

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
FACULDADE DE AGRONOMIA
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM FITOTECNIA

HERANÇA DA RESISTÊNCIA QUALITATIVA À FERRUGEM DA FOLHA EM
GENÓTIPOS DE AVEIA (*Avena sativa* L.)

Eduardo André Roesler
Engenheiro Agrônomo/UPF

Dissertação apresentada com um dos requisitos
à obtenção do Grau de Mestre em Fitotecnia
Área de Concentração Recursos Genéticos, biotecnologia e melhoramento
vegetal

Porto Alegre (RS), Brasil
Março de 2017

CIP - Catalogação na Publicação

Roesler, Eduardo André

Herança da resistência qualitativa à ferrugem da
folha em genótipos de aveia (*Avena sativa* L.) /
Eduardo André Roesler. -- 2017.

167 f.

Orientador: Luiz Carlos Federizzi.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal do
Rio Grande do Sul, Faculdade de Agronomia, Programa
de Pós-Graduação em Fitotecnia, Porto Alegre, BR-RS,
2017.

1. Aveia. 2. Resistência genética. 3. Ferrugem da
folha. I. Federizzi, Luiz Carlos, orient. II. Título.

EDUARDO ANDRÉ ROESLER
Engenheiro Agrônomo - UPF

DISSERTAÇÃO

Submetida como parte dos requisitos
para obtenção do Grau de

MESTRE EM FITOTECNIA

Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia
Faculdade de Agronomia
Universidade Federal do Rio Grande do Sul
Porto Alegre (RS), Brasil

Aprovado em: 02.03.2017
Pela Banca Examinadora

Homologado em: 16.05.2017
Por

LUIZ CARLOS FEDERIZZI
Orientador - PPG Fitotecnia

SIMONE MUNDSTOCK JAHNKE
Coordenadora do Programa de
Pós-Graduação em Fitotecnia

MARCELO TEIXEIRA PACHECO
PPG Fitotecnia/UFRGS

JOSÉ ANTONIO MARTINELLI
PPG Fitotecnia/UFRGS

MARCIA SOARES CHAVES
EMBRAPA Clima Temperado
Pelotas/RS

CARLOS ALBERTO BISSANI
Diretor da Faculdade de
Agronomia

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Rosalvo Osvino Roesler e Reni Alice Schemmer Roesler, que me apoiaram, nunca deixaram de acreditar em mim e me deram suporte durante todos estes anos.

À minha namorada Andressa Luísa Morás, pelo amor, carinho, companheirismo, ajuda nos momentos difíceis, pelas idas a Porto Alegre e à estação experimental durante os períodos de avaliação.

Aos familiares que estiveram presentes nessa trajetória apoiando.

Ao meu avô Telmo Schemmer (*in memoriam*), que veio a falecer em 2016.

Ao professor Marcelo Teixeira Pacheco, pelos dois anos de ensinamento, amizade, apoio, comprometimento, atenção, parceria e tempo dedicado a min.

Ao meu orientador professor Luiz Carlos Federizzi, pela orientação e pelo conhecimento transmitido

Aos professores do departamento de Fitotecnia Luiz Carlos Federizzi, Marcelo Teixeira Pacheco, Itamar Cristiano Nava, Renata Pereira da Cruz, Christian Bredemeier, Carla Andrea Delatorre, e José Fernandes Barbosa Neto, pelos ensinamentos através das disciplinas cursadas durante o mestrado.

Aos colegas da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, em especial aos da sala 1, Gustavo Mazurkiewicz e Leonardo Ferreira Cenci, pelos dois anos de amizade, convivência, companheirismo e idas à estação experimental.

Aos colegas do melhoramento, Ana Paula Durand Coelho, Andriele Wairich, Cristiano Mathias Zimmer, Emilio Ghisleni Arenhardt, Ernandes Manfroi, Francisco Saccol Gnocato, Gustavo Mazurkiewicz, Itacir De Pierri Ubert, Leonardo Ferreira Cenci, Liliana Hentschke Dutra.

Aos demais colegas do programa de pós-graduação em Fitotecnia.

Aos Amigos Breno Xavier Gonçalves e Yohanna Evelyn Miotto.

Aos Compadres Nilson da Silva e Andréa Morás, à afilhada Helena Morás da Silva e a sogra Maria Leonir Morás, pelos bons momentos.

Aos compadres Ernandes Manfroi e Saionara Manfroi, pela generosidade em me acolher no primeiro ano de mestrado, pela amizade, companheirismo e convivência.

Aos funcionários da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, em especial aos da estação experimental, José Miguel dos Santos Lenzi, Paulo Vinícius L. da Silva, Cristiano de Ávila Dotto e Adriano Huff da Fonseca, pela ajuda durante esses dois anos, os quais auxiliaram no estabelecimento dos experimentos.

Aos amigos, que mesmo não estando presente, me apoiaram e incentivaram.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos.

DEDICATÓRIA

À meu pai Rosalvo Osvino Roesler,
à minha mãe Reni Alice Schemmer Roesler,
e minha namorada Andressa Luísa Morás.

HERANÇA DA RESISTÊNCIA QUALITATIVA À FERRUGEM DA FOLHA EM GENÓTIPOS DE AVEIA (*Avena sativa* L.)

Autor: Eduardo André Roesler
Orientador: Luiz Carlos Federizzi

RESUMO

A ferrugem da folha é a principal e mais destrutiva doença da cultura da aveia. Resistência genética é uma das formas mais eficientes do seu controle. No entanto, o constante surgimento de novas raças virulentas do patógeno torna não efetivas as resistências em uso, necessitando a busca por novas fontes de resistência. O objetivo deste trabalho foi estudar a herança genética da resistência à ferrugem da folha em genótipos de aveia, controlada por genes de maior efeito sobre o fenótipo. Este trabalho foi conduzido nos anos de 2015 e 2016, em Eldorado do Sul-RS, utilizando-se 14 populações segregantes à ferrugem da folha. Os genitores 07BT306, 07BT333, LA90105C4-1-1-1-2-1, Leggett e URS Charrua representam novas fontes de resistência à ferrugem da folha, utilizadas no Programa de Melhoramento de Aveia da UFRGS. Em 2015 foram avaliadas 14 populações na geração F_2 . No ano seguinte seis populações foram avançadas para a geração $F_{2:3}$. Para explicar a segregação da resistência nas diferentes populações F_2 , modelos genéticos foram formulados e sua adequação foi confirmada em seis populações $F_{2:3}$, em 2016. As populações segregaram para um, três ou quatro locos controlando a resistência à ferrugem da folha. Considerando-se os parentais resistentes, foi detectada a presença de dois locos controlando a resistência em 07BT333 e LA90105 C4-1-1-1-2-1 e de três locos em 07BT306, Leggett e URS Charrua. Com exceção de URS Charrua, para os demais genitores resistentes foi determinado a existência de um loco principal (*A*), que deve estar sempre presente, para que o fenótipo resistente seja expresso. A presença de locos inibidores foi identificada em duas populações com genitor resistente 07BT306 e quatro populações com o genitor URS Charrua. O modo de ação gênica do inibidor variou entre dominância completa, incompleta e recessividade. Por outro lado, não foi detectada a presença de genes inibidores nas populações derivadas dos genitores LA90105C4-1-1-1-2-1 ou Leggett. Valores elevados de herdabilidade no sentido amplo foram estimados para as 14 populações avaliadas na geração F_2 , variando de 0,822 a 0,974. Enquanto que as estimativas da herdabilidade no sentido restrito variaram de 0,462 a valores próximos a um, baseando-se nos dados obtidos a partir das seis populações avançadas para a geração $F_{2:3}$.

¹Dissertação de Mestrado em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil. (167f.) Março, 2017.

INHERITANCE OF QUALITATIVE CROWN RUST RESISTANCE ON OAT GENOTYPES (*Avena sativa* L.)

Author: Eduardo André Roesler

Adviser: Luiz Carlos Federizzi

ABSTRACT

Crown rust is the main disease and more destructive for the oat crop. Genetic resistance is one of the most efficient methods to control it. However, with the constant appearance of new virulent pathogen races, the resistances in use become ineffective, requiring the search for new resistance sources. The objective of this work was to study the genetic inheritance of crown rust resistance of oat genotypes, controlled by major genes. This research was conducted in 2015 and 2016, in Eldorado do Sul-RS, using 14 segregating populations for oat crown rust. The parental lines 07BT306, 07BT333, LA90105C4-1-1-1-2-1, Leggett, and URS Charrua represent new sources of crown rust resistance in use by the UFRGS Oat Breeding Program. In 2015 14 populations were evaluated in the F_2 generation. In the following growing season, six populations were advanced to $F_{2:3}$ generation. To explain the segregation for the resistance in the different populations F_2 , genetic models were formulated and their fitness was confirmed for six populations $F_{2:3}$ in 2016. The populations segregated for one, three, or four loci controlling crown rust resistance. Considering the resistant parental, it was detected the presence of two loci controlling the resistance in 07BT333 and LA90105C4-1-1-1-2-1, and three loci in 07BT306, Leggett, and URS Charrua. The presence of a main locus (*A*), which presence is required in order to the resistance to crown rust be expressed, was determined to all resistant parents, but not in URS Charrua. The presence of suppressor locus was identified in two populations descendant of the resistant parent line 07BT306, and in four populations descending from URS Charrua. The mode of inheritance of the suppressor varied among populations, showing complete dominance, incomplete dominance or recessiveness. On the other hand, no suppressor locus was identified in populations descending from LA90105C4-1-1-1-1-1 or Leggett. High heritability values in broad sense heritability were estimated to 14 F_2 populations in F_2 generation, varied from 0.822 to 0.974, while the narrow sense heritability ranged from 0.462 to values close to one, based on the data from the six populations advanced to $F_{2:3}$ generation

¹Master's dissertation in Plant Science, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brazil. (167p.) March, 2017.

SUMÁRIO

	Página
1 INTRODUÇÃO.....	1
1.1 Hipótese científica.....	3
1.2 Objetivos.....	4
1.2.1 Objetivos gerais.....	4
1.2.2 Objetivos específicos.....	4
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	5
2.1 Aveia.....	5
2.1.1 Aspectos botânicos.....	5
2.1.2 Aspectos económicos.....	6
2.2 Ferrugem da folha da aveia.....	9
2.2.1 Ocorrência e Danos.....	9
2.2.2 Características do patógeno.....	11
2.3. Resistência genética à ferrugem da folha da aveia.....	15
2.3.1 Herança da resistência à ferrugem da folha.....	18
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	24
3.1 Material genético.....	24
3.2 Caracterização da área experimental.....	28
3.3 Instalação e condução do experimento.....	28
3.4 Avaliações de ferrugem da folha.....	31
3.5 Análise dos dados.....	33
3.5.1 Modelos genéticos para resistência a ferrugem da folha.....	33
3.5.2 Testes de aderência aos modelos genéticos propostos.....	34
3.5.3 Estimativas de herdabilidade para ASCPDNC ferrugem da folha da aveia.....	35
3.5.3.1 Estimativa de herdabilidade no sentido amplo (h^2_a).....	35

	Página
3.5.3.2 Estimativa de herdabilidade no sentido restrito (h^2_r) através de decomposição de variâncias.....	36
3.5.3.3 Estimativas de herdabilidade no sentido restrito (h^2_r) através da regressão pai-progênie.....	38
4 RESULTADOS.....	40
4.1 Progresso da ferrugem da folha.....	40
4.1.1 Progresso da ferrugem da folha nas populações com genitores resistentes 07BT306 e 07BT333.....	40
4.1.2 Progresso da ferrugem da folha nas populações com genitor resistente LA90105C4-1-1-1-2-1.....	50
4.1.3 Progresso da ferrugem da folha na população com o genitor resistente Leggett.....	53
4.1.4 Progresso da ferrugem da folha nas populações com o genitor resistente URS Charrua.....	54
4.2 Distribuições de frequências da ASCPDNC.....	62
4.2.1 Distribuições de frequências da ASCPDNC para populações com genitores resistentes 07BT306 e 07BT333.....	63
4.2.2 Distribuições de frequências da ASCPDNC para populações com o genitor resistente LA90105C4-1-1-1-2-1.....	70
4.2.3 Distribuições de frequências da ASCPDNC para população com o genitor resistente Leggett.....	72
4.2.4 Distribuições de frequências para as populações com o genitor URS Charrua.....	73
4.3. Herança da resistência à ferrugem da folha.....	77
4.3.1 Estimativas da herdabilidade da resistência à ferrugem da folha	78
4.3.1.1 Estimativas da herdabilidade no sentido amplo.....	78
4.3.1.2 Estimativas da herdabilidade no sentido restrito.....	79
4.3.2 Modelos genéticos para o controle da resistência à ferrugem da folha.....	87
4.3.2.1 Modelos genéticos para o controle da resistência à ferrugem da folha nas populações com genitores 07BT306 e 07BT333.....	91

	Página
4.3.2.2 Modelos genéticos para o controle da resistência à ferrugem da folha nas populações com o genitor resistente LA90105C4-1-1-1-2-1.....	98
4.3.2.3 Modelo genético para o controle da resistência à ferrugem da folha nas populações com o genitor Leggett.....	102
4.3.2.4. Modelo genético para o controle da resistência à ferrugem da folha nas populações com o genitor URS Charrua.....	102
5 DISCUSSÃO.....	113
6 CONCLUSÕES.....	138
7 VITA.....	140
8 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	141
9 APÊNDICES.....	149

RELAÇÃO DE TABELAS

	Página
1. Reação à ferrugem da folha da aveia das 14 populações segregantes de aveia utilizadas para estudo de resistência a ferrugem da folha. Eldorado do Sul-RS, 2015.....	25
2. Genealogia dos genitores das 14 populações segregantes de aveia utilizadas para estudo de resistência a ferrugem da folha. Eldorado do Sul-RS, 2015.....	26
3. Amplitude da severidade final para os genitores femininos e masculinos, severidade final e desvio padrão para cada classe, classificada de acordo com o progresso da doença, severidade e distribuição de frequências da ASCPDNC. Eldorado do Sul – RS, 2015.....	42
4. ASCPDNC média e desvio padrão dos genitores femininos e masculinos de cada população segregante, ASCPDNC média e desvio padrão para cada classe fenotípica (Resistente, Resistente-Intermediária, Intermediária e Suscetível. Eldorado do Sul – RS, 2015.....	64
5. Estimativas da herdabilidade no sentido amplo (h^2a) da resistência à ferrugem da folha e das variâncias fenotípica (VP), ambiental (VE) e genotípica (VG) para o caráter ASCPDNC, nas 14 populações avaliadas. Eldorado do Sul- RS, 2015.....	78
6. Estimativas dos componentes de variância da ASCPDNC, dentro e entre famílias F2:3, da variância δ^2 ambiental (VE) e da herdabilidade no sentido restrito (h^2r) da resistência à ferrugem da folha, para as 6 populações avaliadas na geração F2:3. Eldorado do Sul-RS, 2016.....	79
7. Segregação da ASCPDNC da ferrugem da folha em 14 populações segregantes F2. Proporções esperada (E) e observada (O) entre as classes fenotípicas: Resistente (R), Resistente-Intermediária (R-I), Intermediária (I) e Suscetível (S), valor de qui-quadrado (χ^2), probabilidade do teste de qui-quadrado (p) e genótipos propostos para genitores femininos e masculinos, de cada população F2. Eldorado do Sul-RS, 2015.....	89

	Página
8. Genótipos propostos para plantas F2 de cada classe fenotípica observada nas 14 populações estudadas. Eldorado do Sul- RS, 2015.....	90
9. Segregação da resistência à ferrugem da folha em famílias F2:3 da população 2 e teste de qui-quadrado (χ^2). Eldorado do Sul-RS, 2016...	94
10. Segregação da resistência à ferrugem da folha em famílias F2:3 da população 6 e teste de qui-quadrado (χ^2). Eldorado do Sul-RS, 2016...	98
11. Segregação da resistência à ferrugem da folha em famílias F2:3 da população 9 e teste de qui-quadrado (χ^2). Eldorado do Sul-RS, 2016...	101
12. Segregação da resistência à ferrugem da folha em famílias F2:3 da população 12 e teste de qui-quadrado (χ^2). Eldorado do Sul-RS, 2016.....	105
13. Segregação da resistência à ferrugem da folha em famílias F2:3 da população 14 e teste de qui-quadrado (χ^2). Eldorado do Sul-RS, 2016.....	109
14. Segregação da resistência à ferrugem da folha em famílias F2:3 da população 15 e teste de qui-quadrado (χ^2). Eldorado do Sul-RS, 2016.....	111

RELAÇÃO DE FIGURAS

	Página
1. Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia na geração F2 da população 1 e em seus genitores, 07BT306 (resistente) e URS Guria (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.....	41
2. Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia na geração F2 da população 2 e em seus genitores, 07BT306 (resistente) e UFRGS 046054-5 (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.....	43
3. Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia em famílias F2:3 da população 2 e em seus genitores, 07BT306 (resistente) e UFRGS 046054-5 (suscetível). As classes fenotípicas da geração F2:3 correspondem às classes das plantas F2 que deram origem as respectivas famílias F2:3. Eldorado do Sul-RS, 2016.....	45
4. Progresso da severidade de ferrugem da folha da aveia na geração F2 da população 3 e em seus genitores, 07BT306 (resistente) e URS Tarimba (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.....	46
5. Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia na geração F2 da população 5 e em seus genitores, 07BT306 (resistente) e UFRGS 077026-2 (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.....	47
6. Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia na geração F2 da população 6 e em seus genitores, 07BT333 (resistente) e URS Guria (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.....	48
7. Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia em famílias F2:3 da população 6 e em seus genitores, 07BT333 (resistente) e URS Guria (suscetível). As classes fenotípicas da geração F2:3 correspondem às classes das plantas F2 que deram origem as respectivas famílias F2:3. Eldorado do Sul-RS, 2016.....	49
8. Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia na geração F2 da população 7 e em seus genitores, 07BT333 (resistente) e UFRGS 078007-4 (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.....	50
9. Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia na geração F2 da população 8 e em seus genitores, LA90105C4-1-1-1-2-1 (resistente) e URS Guará (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.....	51

10.	Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia na geração F2 da população 9 e em seus genitores, LA90105C4-1-1-1-2-1 (resistente) e UFRGS 960257-5 (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.....	52
11.	Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia em famílias F2:3 da população 9 e em seus genitores, LA90105C4-1-1-1-2-1 (resistente) e UFRGS 960257-5 (suscetível). As classes fenotípicas da geração F2:3 correspondem às classes das plantas F2 que deram origem as respectivas famílias F2:3. Eldorado do Sul-RS, 2016.....	53
12.	Progresso da severidade de ferrugem da folha da aveia na geração F2 da população 10 e em seus genitores, Leggett (resistente) e URS Taura (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.....	54
13.	Progresso da severidade de ferrugem da folha da aveia na geração F2 da população 11 e em seus genitores, URS Charrua (resistente) e BW 4703 (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.....	55
14.	Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia na geração F2 da população 12 e em seus genitores, URS Charrua (resistente) e UFRGS 970497-1 (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.....	56
15.	Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia na geração F2:3 da população 12 e em seus genitores, URS Charrua (resistente) e UFRGS 970497-1 (suscetível). As classes fenotípicas da geração F2:3 correspondem às classes das plantas F2 que deram origem as respectivas famílias F2:3. Eldorado do Sul-RS, 2016.....	57
16.	Progresso da severidade de ferrugem da folha da aveia na geração F2 da população 13 e em seus genitores, URS Charrua (resistente) e UFRGS 066083-1 (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.....	58
17.	Progresso da severidade de ferrugem da folha da aveia na geração F2 da população 14 e em seus genitores, URS Charrua (resistente) e UFRGS 046054-5 (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.....	59
18.	Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia na geração F2:3 da população 14 e em seus genitores, URS Charrua (resistente) e UFRGS 046054-5 (suscetível). As classes fenotípicas da geração F2:3 correspondem às classes das plantas F2 que deram origem as respectivas famílias F2:3. Eldorado do Sul-RS, 2016.....	60
19.	Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia na geração F2 da população 15 e em seus genitores, URS Charrua (resistente) e URS Penca (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.....	61
20.	Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia geração F2:3 da população 15 e em seus genitores, URS Charrua (resistente) e URS Penca (suscetível). As classes fenotípicas da geração F2:3 correspondem às classes das plantas F2 que deram origem as respectivas famílias F2:3. Eldorado do Sul-RS, 2016.....	61

21.	Distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas segregantes F2 da população 1. Eldorado do Sul-RS, 2015.....	63
22.	Distribuição de frequência dos valores de ASCPDNC para os genótipos genitores e plantas segregantes F2 da população 2. Setas negras indicam seus respectivos valores médios. Eldorado do Sul-RS, 2015.....	65
23.	Distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas segregantes F2 da população 3. Eldorado do Sul-RS, 2015.....	66
24.	Distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas segregantes F2 da população 5. Eldorado do Sul-RS, 2015.....	67
25.	Distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas segregantes F2 da população 6. Eldorado do Sul-RS, 2015.....	68
26.	Distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas segregantes F2 da população 7. Eldorado do Sul-RS, 2015.....	69
27.	Distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas segregantes F2 da população 8. Eldorado do Sul-RS, 2015.....	70
28.	Distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas segregantes F2 da população 9. Eldorado do Sul-RS, 2015.....	71
29.	Distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas segregantes F2 da população 10. Eldorado do Sul-RS, 2015.....	72
30.	Distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas segregantes F2 da população 11. Eldorado do Sul-RS, 2015.....	73
31.	Distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas segregantes F2 da população 12. Eldorado do Sul-RS, 2015.....	74
32.	Distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas segregantes F2 da população 13. Eldorado do Sul-RS, 2015.....	75
33.	Distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas segregantes F2 da população 14. Eldorado do Sul-RS, 2015.....	76

34.	Distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas segregantes F2 da população 15. Eldorado do Sul-RS, 2015.....	77
35.	Estimativa da herdabilidade no sentido restrito, através da regressão pai-progênie da ASCPDNC padronizada das gerações F2 e F2:3, da população 2. Eldorado do Sul-RS, 2015-2016.....	81
36.	Estimativa da herdabilidade no sentido restrito, através da regressão pai-progênie da ASCPDNC padronizada das gerações F2 e F2:3, da população 6. Eldorado do Sul-RS, 2015-2016.....	82
37.	Estimativa da herdabilidade no sentido restrito, através da regressão pai-progênie da ASCPDNC padronizada das gerações F2 e F2:3, da população 9. Eldorado do Sul-RS, 2015-2016.....	83
38.	Estimativa da herdabilidade no sentido restrito, através da regressão pai-progênie da ASCPDNC padronizada das gerações F2 e F2:3, da população 12. Eldorado do Sul-RS, 2015-2016.....	85
39.	Estimativa da herdabilidade no sentido restrito, através da regressão pai-progênie da ASCPDNC padronizada das gerações F2 e F2:3, da população 14. Eldorado do Sul-RS, 2015-2016.....	86
40.	Estimativa da herdabilidade no sentido restrito, através da regressão pai-progênie da ASCPDNC padronizada das gerações F2 e F2:3, da população 15. Eldorado do Sul-RS, 2015-2016.....	87

1 INTRODUÇÃO

Os principais usos da aveia branca (*Avena sativa L.*) são para a alimentação animal, na forma de grãos, silagem, feno e pastagem, e para o consumo humano, principalmente na forma de flocos. Além disso, também é utilizada para cobertura de solo e na estação fria do ano, como ocorre na região Sul do Brasil, a aveia é uma alternativa ao agricultor, na rotação de cultura com o trigo e demais cereais de inverno cultivados na região.

Durante o desenvolvimento da cultura, algumas doenças podem causar danos, os quais podem vir a comprometer a produção, caso não forem controladas. A principal moléstia que ataca a cultura da aveia é a ferrugem da folha, causada pelo fungo *Puccinia coronata* f. sp. *avenae*. Em anos em que as condições climáticas são favoráveis a essa doença, os danos podem ser devastadores, comprometendo a produção, principalmente em cultivares que são altamente suscetíveis, cuja severidade da doença torna-se elevada.

Apesar do uso de fungicidas permitir o controle da ferrugem da folha em cultivares suscetíveis, este traz riscos potenciais ao ambiente e aos humanos, além de que a sua aplicação depende de condições de ambiente adequadas, além de representar um custo de produção adicional, especialmente em condições favoráveis a moléstia, quando várias aplicações de fungicida tornam-se necessárias. Uma das alternativas, que reduz a quantidade utilizada de fungicidas e custos associados à sua aplicação, é a resistência genética, que tem sido de

extrema importância para a agricultura, sendo que sua presença nas cultivares adotadas não representa custo adicional ao agricultor. A principal forma de resistência genética utilizada na agricultura é a resistência completa, também chamada de resistência vertical. Essa resistência do tipo completa, confere elevados níveis de resistência, sendo comum a imunidade das plantas à doença, com sinais do patógeno ausentes.

A adoção da resistência completa pelos programas de melhoramento deve-se, entre outros, ao fato de ser relativamente mais fácil de ser transferida entre genótipos quando comparado à resistência do tipo parcial. Tais fatores são devidos à resistência completa ser determinada por um ou poucos genes, de elevada herdabilidade. A maior desvantagem desse tipo de resistência é sua curta duração, sendo, de modo geral, rapidamente vencida pelo patógeno devido ao mesmo sofrer constantes mutações no seu material genético, aumentando o número de genes de virulência nas raças presentes no ambiente, as quais se tornam cada vez mais complexas e capazes de causar doença em uma gama maior de genótipos de aveia.

Portanto, esforços devem ser feitos em direção à obtenção de novas fontes de resistência à ferrugem da folha da aveia, especialmente em ambientes altamente favoráveis ao patógeno, como o que ocorre nos três estados do sul do Brasil. Desta forma, os programas de melhoramento estão em constante busca por novas fontes de resistência completa, para serem incorporadas no seu germoplasma, contribuindo com a rápida substituição de cultivares já não mais resistentes, por novas cultivares com níveis adequados de resistência.

A fim de se ter uma maior chance de sucesso na seleção de genótipos superiores, que incorporem novos genes de resistência à ferrugem da folha, é fundamental conhecer a herança genética envolvida no controle do caráter, nas

diferentes fontes de resistência utilizadas pelo programa de melhoramento. Os estudos de herança genética incluem a determinação do número de genes e dos tipos de ação gênica envolvidos no controle do caráter, assim como a sua herdabilidade.

Deste modo, o presente estudo tem por finalidade determinar a herança genética de diferentes fontes de resistência completa à ferrugem da folha em aveia branca, que estão sendo utilizados pelo Programa de Melhoramento Genético de Aveia da UFRGS e que ainda se encontram efetivos. Embora essas fontes de resistência tenham sido utilizadas em cruzamento com genótipos elite, as bases genéticas da sua resistência à ferrugem da folha ainda não foram investigadas.

Assim, 14 populações foram estudadas envolvendo as linhagens resistentes 07BT306, 07BT333, LA90105C4-1-1-1-2-1 e as cultivares Leggett e URS Charrua, cruzadas com genótipos suscetíveis do Programa de Melhoramento de Aveia da UFRGS, com o objetivo de entender o controle genético da resistência à ferrugem da folha presente nesses genótipos. Os resultados obtidos poderão ser utilizados diretamente por este ou outro programa de melhoramento, contribuindo com a construção de estratégias que aumentem a eficiência do desenvolvimento de novas cultivares de aveia, resistentes à sua doença mais destrutiva.

1.1 Hipótese científica

A Resistência à ferrugem da folha dos genótipos 07BT306, 07BT333, LA90105C4-1-1-1-2-1, Leggett e URS Charrua é controlada por poucos genes, de grande efeito sobre o fenótipo.

1.2 Objetivos

1.2.1 Objetivos gerais

Caracterizar a resistência à ferrugem da folha presente nos genótipos 07BT306, 07BT333, LA90105C4-1-1-1-2-1, Leggett e URS Charrua, em cruzamentos biparentais envolvendo genótipos suscetíveis de aveia, assim como determinar a herança genética controlando esse caráter.

1.2.2 Objetivos específicos

- Caracterizar o progresso da ferrugem da folha em populações segregantes F_2 e $F_{2:3}$, derivadas do cruzamento simples entre genótipos resistentes e suscetíveis à doença;
- Determinar o número de genes e a ação gênica controlando a resistência à ferrugem da folha nas populações segregantes;
- Estimar a herdabilidade da resistência à ferrugem da folha.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 Aveia

2.1.1 Aspectos botânicos

A aveia é uma gramínea, pertencente à família *Poaceae*, gênero *Avena*; compreende diversas espécies, que podem ser classificadas citologicamente pelo número de cromossomos nas células (Coffman, 1977).

O gênero *Avena* engloba diversas espécies poliploides, com número básico de cromossomos igual a sete ($x=7$); estas podem ser diploides ($2n = 2x = 14$ cromossomos), tetraploides ($2n = 4x = 28$ cromossomos) e hexaploides ($2n = 6x = 42$ cromossomos) (Tavares *et al.*, 1993; Tiwari, 2010). Dentro do gênero *Avena*, apenas poucas espécies possuem importância na agricultura moderna, como as espécies hexaploides cultivadas *Avena byzantina* e a *A. sativa*. Essa última espécie, cujo nome comum é aveia branca, contém 21 cromossomos na forma haplóide e possui três genomas (AACCCDD), sendo a mais estudada atualmente e com maior importância econômica (Loskutov, 2008; Chaffin *et al.*, 2016).

As aveias hexaplóides que são atualmente cultivadas originaram a partir de espécies silvestres diploides e tetraploides que hibridizaram. Acredita-se que a espécie *A. sterilis* seja o possível ancestral de espécies hexaplóides, tais como a *A. byzantina* e a *A. sativa*, com os genomas AACCCDD (Loskutov e Rines (2011). As espécies de aveia foram difundidas principalmente como plantas daninhas de

culturas como trigo e cevada. E somente vieram a ser cultivadas muitos anos depois (Stevens, 2004). O centro de origem mais provável do gênero *Avena* é o mediterrâneo, mais precisamente na parte ocidental, enquanto que o centro secundário da espécie *A. sativa* é situado dentro da Ásia menor (Loskutov, 2008).

Segundo Zamir (2001), espécies ancestrais foram e ainda são muito importantes como fonte de variabilidade genética, essas podem contribuir para o melhoramento genético de plantas através de cruzamentos interespecíficos e introgressão.

Para a cultura da aveia, essas espécies relacionadas foram importantes, principalmente, com relação a ser fonte de alelos que conferem resistência a doenças (Aung *et al.*, 2010.) Nesse sentido, para a resistência à ferrugem da folha, algumas espécies como *A. strigosa*, que é uma espécie diploide, com o genoma AA, e *A. barbata*, que é uma espécie tetraploide com os genomas AABB, contribuíram com uma grande quantidade de genes efetivos contra o patógeno *Puccinia coronata*, causador da ferrugem da folha (Rines *et al.*, 2006; Carson, 2009a; Loskutov & Rines, 2011). Além da espécie hexaplóide *A. sterilis* que deve ter contribuído com o maior número de genes de resistência à ferrugem da folha, durante o século XX (Leonard, 2007).

2.1.2 Aspectos econômicos

A aveia é cultivada em boa parte do mundo, sendo a mesma cultivada nos cinco continentes, em regiões onde a agricultura está presente, em toda Europa, na Rússia, Norte do Continente Asiático, América do Norte, no Norte e Sul da América do Sul, na região Sul do Continente Africano e também a Oceania (Austrália e Nova Zelândia) (Loskutov & Rines, 2011).

A cultura possui grande importância na agricultura moderna, dentre os papéis que a aveia pode desempenhar, cita-se, em especial, a produção de grãos para a alimentação humana. Com características nutricionais importantes, como a quantidade de proteína dos grãos, que varia de 12 a 20%, além de ter elevados teores de fibras solúveis, como as β -glicanas, as quais estão relacionadas com a redução de doenças cardíacas. Resultados de pesquisas sugerem efeitos benéficos, de alimentos que contém β -glicanas de aveia, no metabolismo de carboidratos e na pressão arterial de obesos (Maki *et al.*, 2007). Embora no Brasil seja ampla utilização da aveia para produção de pães, biscoitos, bolos, entre outros produtos, ainda não se tem informação do volume (toneladas) que são utilizadas pelas indústrias alimentícias (Federizzi *et al.*, 2014).

Em clima subtropical temperado encontrado no hemisfério sul, como é o caso do sul do Brasil, essa gramínea, além de servir como matéria prima para indústria, também é utilizada como cobertura de inverno, alimento para gado na forma de grão, pastagem, feno e silagem, por possuir boa qualidade nutricional. Quando o objetivo está voltado para a cobertura de solo, a produção de palha torna-se importante, prevenindo erosão eólica e hídrica de solo.

Essa cultura é bem adaptada e consegue se desenvolver bem em solos arenosos e solos argilosos bem drenados (Hoffman, 1987; Cruz *et al.*, 1999; Tiwari, 2010). Os solos, no entanto, não devem apresentar restrições para o desenvolvimento da planta, como alumínio tóxico (Al^{3+}), compactação, competição por plantas daninhas, pragas e doenças, além de apresentar capacidade de reter água e nutrientes (Escosteguy *et al.*, 2014).

No sistema do plantio direto sobre a palha, as atuais cultivares de aveia branca são de fundamental importância, por ter a produção de palhada com elevada relação carbono:nitrogênio. Portanto, apresenta menor velocidade de

decomposição, em relação aos restos culturais de várias outras espécies agrícolas (Federizzi *et al.*, 2014). Nos estados do sul do Brasil, durante a estação fria, a cultura é alternativa ao trigo e outras gramíneas, tendo papel importante na rotação de culturas, levando a redução de danos causados por doenças que são capazes de sobreviver em restos culturais (Hartwig, 2007; Federizzi, *et al.*, 2015).

A aveia é uma importante cultura no Brasil, com produção estimada em 650 mil toneladas para a safra de 2016, colocando-o como sexto maior produtor deste cereal (USDA, 2017). No atual cenário mundial a cultura da aveia é o sexto cereal mais produzido no mundo, sendo que na safra de 2016 foram colhidos 9,27 milhões de hectares, o que resultou em uma produção de 22,87 milhões de toneladas, com produtividade média foi de 2.470 Kg.ha⁻¹ (USDA, 2017). Com relação aos maiores produtores de aveia, em primeiro lugar está a União Europeia produzindo 7,80 milhões de toneladas, seguida da Rússia, com 4,75 milhões de toneladas, depois pelo Canadá com cerca de 3,00 milhões de toneladas, Austrália com 1,80 milhões de toneladas e Estados Unidos com 0,94 milhões de toneladas (USDA, 2017).

Quando os países da União Europeia são considerados de modo individual, o Brasil ocupa a décima colocação na produção mundial (USDA, 2017; AHDB Cereals & Oilseeds, 2016). Segundo a estimativa da CONAB, no último ano foram cultivados 291,5 mil hectares no Brasil, sendo que o Estado do Rio Grande do Sul é responsável por cerca de 75% e o estado do Paraná responsável por 20% da área cultivada, o que corresponde a 218,3 e 58,2 mil hectares, respectivamente para os dois estados. A produção de grãos desses dois estados no ano de 2016 foi estimada em 532,4 e 134,2 mil toneladas, respectivamente para os estados do Rio Grande do Sul e Paraná, enquanto que a produção brasileira total foi estimada em 690 mil toneladas, sendo bem superior aos anos anteriores (CONAB, 2017).

O país que tem o maior consumo mundial de aveia é a Rússia, com 4,6 milhões de toneladas, seguido dos Estados Unidos com 2,6, Canadá com 1,65, Austrália, com 1,35 e China, com 0,85 milhões de toneladas ao ano. Já o Brasil apresenta consumo de 0,64 milhões de toneladas por ano, ou seja, consome toda a sua produção (USDA, 2017).

2.2 Ferrugem da folha da aveia

2.2.1 Ocorrência e Danos

As doenças estão entre as principais causas da perda de produtividade da cultura da aveia, cujos danos são significativos e podem levar a perda total, caso as condições forem favoráveis ao desenvolvimento dos patógenos. As ferrugens englobam diferentes espécies fúngicas que atacam um grande número de culturas agrícolas, sendo que na cultura da aveia a ferrugem da folha é a principal doença.

As ferrugens são doenças causadas por fungos biotróficos, os quais necessitam de hospedeiro vivo para se nutrir. Os patógenos que causam ferrugens são altamente especializados e são designados, por este motivo, como forma *specialis* (f. sp). Pode-se citar vários patógenos que causam ferrugens nos cereais, como a ferrugem do colmo do trigo cujo causador é *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*, ferrugem da folha do trigo, causado por *Puccinia triticina*, ferrugem do colmo da aveia, causada por *Puccinia graminis* f.sp. *avenae*, ferrugem da folha da cevada, causada por *Puccinia hordei*, ferrugem da folha do centeio, causada por *Puccinia recondita* f. sp. *secalis*, ferrugem do colmo do centeio causado por *Puccinia graminis* f. sp. *secalis*, bem como a ferrugem da folha da aveia, tendo como agente causal *Puccinia coronata* f. sp. *avenae* Fraser & Led (Fetch *et al.* 2011; Chaves *et al.* 2008). O patógeno *P. coronata* é um parasita que ataca muitas espécies de aveia como *A. sativa* que é cultivada, *A. fatua*, que é uma planta daninha, e também

A. sterilis que é o progenitor de ambas espécies hexaplóides *A. sativa* e *A. fatua* (Leonard, 2007).

Devido à característica de necessitarem de um hospedeiro vivo durante a sua vida, as ferrugens são patógenos altamente especializados, o que significa que atacam espécies hospedeiras específicas (Kolmer, 2013). Como descrito por Martinelli (2004), a ferrugem possui algumas particularidades, como a capacidade de atacar diversas espécies de plantas, a fase uredial e telial ocorrem em aveia (incluindo várias espécies do gênero *Avena*) e outras gramíneas como centeio, cevada, azevém, festuca, cevadilha, entre outras espécies.

A ferrugem da folha, causada pelo fungo *Puccinia coronata*, é a doença mais destrutiva da aveia, e vem sendo apontada como um dos principais fatores limitantes para a expansão da área cultivada (Martinelli *et al.*, 2009) Nos Estados Unidos e muitos outros países que exploram essa cultura comercialmente, a ferrugem da folha é considerada a doença mais prejudicial. (Leonard *et al.*, 2004).

Investigando efeitos de genótipo e ambiente sobre rendimento e qualidade de grãos, em Dakota do Norte (EUA), Doehlert *et al.* (2001) atribuíram como causa da interação genótipo x ambiente a resistência diferencial dos genótipos à ferrugem da folha, sendo que, em genótipos suscetíveis, eram produzidos grãos com baixo peso do hectolitro e baixo peso de grãos, nos ambientes favoráveis à doença.

No Canadá, danos de 10 a 40% foram observados em áreas mais propensas à ferrugem, como nas províncias de Quebec, Ontário, Manitoba e Saskatchewan (Fetch *et al.* 2011). Já na Austrália, a ferrugem da folha ocorre de forma generalizada, ocorrendo em todas regiões onde a cultura é estabelecida, sendo principalmente prejudicial na região de cultivo localizada no leste do país. Esta é mais favorável ao desenvolvimento da epidemia, devido ao clima mais quente durante o inverno e o padrão de chuvas do verão (Brake, 2001).

A ferrugem da folha da aveia é importante também na América do Sul onde o cereal é cultivado, principalmente nos países localizados mais ao sul, como Argentina, Uruguai e Brasil (Martinelli, 2004; Leonard & Martinelli, 2005). No Brasil, há relatos de perdas consideráveis de qualidade de grãos e rendimento, este último chegando a 50% em cultivares suscetíveis como descrito por Martinelli *et al.* (1994). Além disso, em cultivar brasileira UPF 16 suscetível à ferrugem da folha, foram constatadas enormes reduções na produtividade, de até 95% no ano de 1999. (Martinelli & Buss, 1999).

No mesmo país, em estudos realizados para verificar os efeitos da severidade de ferrugem da folha sobre caracteres da panícula de aveia, Cruz *et al.* (1999), concluíram que dos caracteres estudados, o peso médio de panículas e o peso de mil grãos são os mais afetados, encontrando correlações negativas significativas, de -0,35 a -0,58 e de -0,49 a -0,73, para peso médio de panículas e peso de mil grãos, respectivamente.

Da mesma forma, em estudo com relação ao rendimento e qualidade de grãos em genótipos elites de aveia, foi verificado correlação negativa entre a severidade da ferrugem da folha e a produtividade de grãos. (Chaves *et al.*, 2002). Além disso, Thomé *et al.* (2001), mostraram que a ferrugem da folha causa enormes prejuízos no rendimento de grãos de aveia, sendo que o componente mais afetado pela doença é o peso de grãos.

2.2.2 Características do patógeno

O agente causal da ferrugem da folha é o fungo *Puccinia coronata* f. sp. *avenae*, pertencente à família *Pucciniaceae*, ordem *Urediales* e classe *Basidiomycotina*. As ferrugens causadas por basidiomicetos da ordem *Uredinales* estão entre as mais destrutivas doenças de plantas e são mais notórias em culturas

relacionadas à produção de grãos, como os cereais (Agrios, 2004). A ferrugem da folha da aveia é uma ferrugem heteroécia, ou seja, é incapaz de completar o ciclo de vida em uma única espécie hospedeira, necessitando de um hospedeiro não correlacionado para que o ciclo se complete (Simons, 1970, apud Simons, 1985).

Segundo Simons (1970), apud Simons (1985), essas ferrugens heteroécias também são classificadas como de ciclo longo, sendo característica a fase uredial repetitiva, que, no caso da *Puccinia coronata* f. sp. *avenae*, ocorre sobre a aveia, mais ou menos durante todo o período de crescimento da cultura. No Brasil a ferrugem da folha causada por *P. coronata* comporta-se de forma autoécia, pois é dependente somente da cultura da aveia; porém, o patógeno não apresenta fase sexual, já que neste país não ocorre o hospedeiro intermediário (Martinelli, 2000; Chaves, 2008).

O principal sintoma da doença em aveia é durante a fase uredial, quando são observadas pústulas de cor laranja (urédias), essas pústulas aparecem em ambas as superfícies da folha (Fetch *et al.*, 2011). Em plantas de aveia que são suscetíveis a esse patógeno, quando a epidemia é severa, a fase uredial pode atingir outras partes verdes da planta, como bainha da folha e até mesmo estruturas como ráquis, aristas, espiguetas e panículas da aveia (Simons, 1985, Chaves *et al.*, 2008).

Em países localizados mais ao sul da América do Sul, tais como Brasil, Argentina e Uruguai, a principal fonte de inóculo que infecta as aveias é proveniente de urediosporos, os quais são produzidos em plantas voluntárias no verão, e estas localizam-se em áreas marginais e também em beira de estradas (Martinelli, 2004). Esta região, possui padrão de ventos característicos e de forma cíclica, ano após ano, o que faz com que se dissemine os uredósporos de *P. coronata* na região,

formado um sistema epidemiológico compartilhado entre estes países (Leonard & Martinelli, 2005).

O patógeno apresenta cinco fases, sendo que a fase uredial produz uredósporos dicarióticos unicelulares, com 20 a 32 μm de diâmetro, as urédias aparecem e sua característica é a forma esférica, ou ovalada, de coloração amarelo alaranjada brilhante, podendo chegar até a 0,5 mm de tamanho (Simons, 1985). Os uredósporos são facilmente disseminados pelo vento, a grandes distâncias, acabam infectando a mesma ou outras plantas e para sua germinação tem-se a necessidade de água disponível na superfície da folha, ocorrendo assim a infecção através dos estômatos (Harder & Haber, 1992; Chaves *et al.*, 2008).

Nessa primeira fase inicial os esporos infectam as plantas e, em um período de 8 a 10 dias, são produzidos novos esporos, isso acontece de forma cíclica durante a epidemia. Nas condições de clima no Brasil, o patógeno é favorecido e apresenta muitos ciclos, assim é produzido uma grande quantidade de esporos durante a estação de crescimento da cultura, o que aumenta a chance de surgir novas raças virulentas como consequência de mutações (Leonard & Martinelli, 2005).

A temperatura ótima para a germinação dos uredósporos é de 18 a 22°C e umidade relativa elevada, formando tubos germinativos capazes de penetrar no interior das células pelos estômatos, tanto na presença quanto ausência de luz. (Forcelini & Reis, 2005). Segundo Simons (1985), os processos de germinação e infecção são favorecidos por temperaturas entre 10 a 25°C, e temperaturas acima de 30°C são capazes de inibir o processo de infecção.

Com a maturidade da planta, e decorrência de vários ciclos urediais, o fungo desenvolve estruturas chamadas de teliósporos (fase telial), esses teliósporos são dicarióticos bicelulares, e caracterizam-se por apresentar células apicais escuras,

largas e projeções em forma de coroa (Forcelini & Reis, 2005). Em regiões onde se tem condições adequadas, após a fusão de dois núcleos dos teliosporos, ocorre a formação de células diploides. Posteriormente, essas sofrem meiose, produzindo estruturas denominadas de basidiósporos (haploides), sendo essa fase denominada de basidial. Basidiósporos maduros, são incapazes de infectar os mesmos hospedeiros que a fase uredial infecta, como a aveia (Simons, 1985; Agrios, 2004). Nesse sentido, a importância é principalmente na Europa e na América do Norte, que em condições climáticas severas com temperaturas reduzidas o fungo não consegue sobreviver e também não há fonte de urediosporos transmitidos pelo vento. Portanto, a sobrevivência do fungo é dependente da presença de hospedeiro alternativos, como espécies do gênero *Rhamnus* (Simons 1985). Além disso, esse hospedeiro alternativo contribui à grande variabilidade existente, devido a ocorrência do ciclo sexual do patógeno (Chaves *et al.*, 2008).

Em regiões onde há presença do hospedeiro alternativo *Rhamnus spp.*, tem-se a formação de estruturas de infecção especializadas chamadas de pínias (fase picnial). Nesse estágio a hifa receptora de um pínium é fertilizada por picniósporos de um pínium compatível, gerando aeciosporos (fase aecial), os quais são incapazes de infectar o hospedeiro alternativo. No entanto, essas estruturas infectam a cultura da aveia, completando o ciclo através da formação de urédias. (Simons, 1985; Agrios, 2004).

No Brasil não há infecções que se iniciam através de aeciosporos. Devido a isso, no Brasil o patógeno não apresenta fase sexual, apenas as fases uredial e telial (Chaves e Martinelli, 2005).

2.3. Resistência genética à ferrugem da folha da aveia

A resistência genética à ferrugem da folha da aveia pode ser classificada de diferentes formas, de acordo com a herança do caráter ou da expressão fenotípica do mesmo. De acordo com o número de genes controlando o caráter, a resistência pode ser classificada em monogênia, oligogênica ou poligênica (Staletic *et al.*, 2009). Quando monogênica ou oligogênica, devido à mesma ser controlado um ou poucos genes, tende a ser pouco durável, em comparação com a resistência poligênica, onde a efetividade se dá para um amplo espectro de raças do patógeno (Camargo, 2011). A herança monogênica é muitas vezes também chamada de resistência completa que se refere à expressão fenotípica, relativo ao termo resistência vertical, cunhado por Van der Plank (1963). Segundo esse autor, a resistência vertical é efetiva contra algumas raças do patógeno, atuando na redução da quantidade de inóculo inicial, o que leva a um atraso no início da epidemia. Além disso a herança monogênica é devida a genes maiores, ou seja, de maior efeito fenotípico, enquanto a herança poligênica é governada por genes de menor efeito sobre a expressão do fenótipo. De outra forma, a resistência de herança monogênica é também chamada de resistência qualitativa ou também de resistência vertical (Parlevliet & Zadoks, 1977; Nelson, 1978).

Em contrapartida, a resistência horizontal, conforme definida por Van der Plank (1963), age sobre várias raças do patógeno e está relacionada à redução na taxa de progresso da epidemia. Devido as características de ambos os tipos de resistência, a primeira leva a um aumento na frequência de raças virulentas do patógeno, o que, teoricamente, não ocorre na segunda.

Resistência completa refere-se ao fato do patógeno não ser capaz de se desenvolver e reproduzir sobre o hospedeiro resistente. De modo complementar, a resistência incompleta é quando o hospedeiro apresenta sintomas da doença, ou

seja, o patógeno é capaz de reproduzir-se, mas o hospedeiro apresenta reação de resistência, afetando um ou mais componentes do ciclo de vida do patógeno (Parlevliet, 1997). Por outro lado, a resistência vertical pode também ser definida como raça-específica, devido à sua diferenciação entre raças de um patógeno. Portanto, eficaz contra algumas raças específicas do patógeno e ineficaz contra outras (Agrios, 2004).

Os programas de melhoramento genético de aveia, de modo geral, utilizam resistência do tipo vertical (raça específica). Esse tipo de resistência está envolvido com a interação gene-a-gene, proposta por Flor (1956). Na teoria de Flor, a reação incompatível é resultante da interação entre o gene de resistência do hospedeiro e o gene de avirulência do patógeno. Em geral, os genes de resistência têm ação gênica de dominância, sendo que os alelos que reconhecem os produtos dos genes de avirulência são dominantes sobre os alelos incapazes de fazê-lo, que, portanto, são recessivos. Da mesma forma, no patógeno há alelos de avirulência, que costumam ser dominantes e são incapazes de causar infecção, enquanto os alelos de virulência, em geral, são recessivos. Assim a reação de resistência somente ocorrerá quando o hospedeiro portar algum alelo de resistência e o patógeno o respectivo alelo de avirulência (Agrios, 2004).

A resistência vertical (qualitativa), que é controlada por um ou pouco genes, tem-se mostrado pouco durável, pelo fato de que a exposição às raças do patógeno faz com que se tenha uma maior pressão de seleção sobre a população do mesmo. Essa pressão de seleção leva à evolução do mesmo, devido à seleção de raças virulentas e agressivas, tornando a população hospedeira suscetível, ou seja, em um período curto a resistência é superada, tornando-se ineficaz contra o patógeno. (Stuthman *et al.*, 2007; Barbosa *et al.*, 2006). Além disso, as populações do patógeno são altamente polimórficas, levando à ineficácia de diferentes genes de

resistência, o que pode ocorrer até mesmo antes que as cultivares sejam lançadas e usadas comercialmente (Leonard, 2007).

Uma das maneiras de controlar a doença é por meio do melhoramento genético, desenvolvendo variedades com resistência. Porém, o patógeno está em constante mudança, surgindo novas raças, mais virulentas, de tempos em tempos, devido a modificações no patógeno, seja esta por recombinação ou mutação (Simons & Murphy, 1955). A ferrugem da folha da aveia vem desafiando os melhoristas de plantas, através da superação de genes de resistência em um ritmo quase impossível de ser acompanhado pelo lançamento de novas cultivares, principalmente na região Sul do Brasil (Chaves & Martinelli, 2005).

As cultivares apresentam curta duração quanto à efetividade da resistência, devido ao caráter ser controlado por poucos genes e pelo fato do patógeno apresentar ampla variabilidade genética (Forcelini & Reis, 2005). Desta forma, a resistência do tipo raça específica em aveia não fornece uma proteção adequada contra a doença, pois com o aparecimento de novas raças do patógeno, a resistência dos genótipos é superada rapidamente em um curto período de tempo por *P. coronata*, isso muitas vezes ocorre em poucos anos depois do lançamento de cultivares contendo resistência do tipo raça específica (Cruz *et al.*, 1999; Leonard, 2002).

Mesmo sendo pouco durável, os programas de melhoramento genético continuam a explorar a resistência completa, explorando genes maiores (Thomé, 1999). Além disso, a utilização de cultivares resistentes é economicamente viável e reduz impactos ambientais, provocados pela utilização de produtos químicos para o controle da doença (Sowa *et al.*, 2016)

Pela facilidade que se tem em transferir esses genes de maior efeito para genótipos elite, os programas de melhoramento genético têm utilizado a resistência

qualitativa em seus trabalhos (Chaves *et al.*, 2004). Segundo Caierão *et al.* (2001), a hibridação entre genótipos produtivos e genótipos resistentes torna-se uma alternativa para obtenção de genótipos superiores em relação a resistência e ao desempenho agrônomico. Portanto, devido à evolução contínua e seleção de novas raças de ferrugem, a introdução de novas fontes de resistência à ferrugem ao germoplasma é de fundamental importância para o melhoramento manter o desenvolvimento de cultivares resistentes, aumentando a variabilidade genética e favorecendo assim o processo de seleção (Kolmer, 2013).

Uma das maneiras de aumentar a duração da resistência é através da piramidização de genes de resistência, que consiste em selecionar genótipos que contenham dois ou mais genes de resistência efetivos. Essa técnica aumenta a chance de prolongar a efetividade da resistência contra o patógeno, já que o mesmo deverá mutar em mais de um gene de avirulência, para poder causar doença (Hittalmani *et al.*, 2000; Chen *et al.*, 2007).

Atualmente, a resistência é o principal meio de controle da ferrugem da folha da aveia nos Estados Unidos, sendo que a utilização de genes de resistência raça específica continua sendo o principal mecanismo de combate ao patógeno (Carson, 2009a; Carson, 2009b).

2.3.1 Herança da resistência à ferrugem da folha

O conhecimento sobre a existência das fontes de resistência (genes) e também de sua eficácia é fundamental para o eficiente melhoramento de novas cultivares de aveia, resistentes à ferrugem da folha. Genes de resistência específicos à raça do patógeno *Puccinia coronata* são denominados de “Pc”, correspondendo as iniciais do nome do patógeno. Plantas que possuem esses

genes de resistência, geralmente, apresentam reação de hipersensibilidade, ocorrendo a morte da célula no local da infecção (Chaves *et al.*, 2008).

Segundo Chaves *et al.* (2008), entre os genes *Pc* conhecidos, 97 são específicos à raça, nomeados de *Pc1* a *Pc96* e *PcX*. Atualmente são descritos na literatura outros genes específicos à raça como *Pc98* a *Pc104* (Sowa *et al.*, 2016). Diversos genes que conferem resistência específica à raça foram caracterizados através de mapeamento molecular, dentre eles estão os genes *Pc38*, *Pc39*, *Pc48*, *Pc68*, *Pc71*, *Pc91*, *Pc92* e *Pc94* (Wight *et al.*, 2003).

Muitos acessos de *A. sterilis* são fontes de genes de resistência à ferrugem da folha, devido a compatibilidade reprodutiva com *A. sativa*. Essa espécie tornou-se maior fonte de genes de resistência, sendo que mais de 45 genes efetivos contra *P. coronata* foram obtidos dessa espécie hexaplóide (McCallum *et al.*, 2007; Leonard, 2007). Recentemente diversos esforços na introdução de genes de resistência provenientes de espécies diploides e tetraploides foram feitas, no entanto a introdução em genótipos hexaplóides, como na espécie *A. sativa*, é dificultada devido as diferenças no nível de ploidia (Carson, 2010).

Segundo Aung *et al.* (1996), a introgressão de genes de resistência para espécies hexaplóides, derivados de espécies com menor ploidia, como diploides e tetraploides, é muito difícil de ser alcançada através de retrocruzamentos regulares. A explicação para isso seria devido a reduzida frequência com que os cromossomos de espécies silvestre se pareiam com os cromossomos de espécies hexaplóides cultivadas, o que reduziria a chance de recombinação e transferência de genes.

Algumas transferências de genes de resistência à ferrugem da folha foram bem-sucedidas como o caso da linhagem CI6954SP de *A. strigosa*, a qual transferiu a resistência para *A. sativa* através do cruzamento inicial com a cultivar hexaploide

Black Mesdag (*A. sativa*), produzindo embriões tetraploides ($2n=4x=28$ cromossomos). Esses embriões foram tratados com colchicina e tiveram seu número cromossômico duplicado ($2n=8x=56$). As plantas octaploides e férteis, foram cruzadas com a cultivar Ogle de *A. sativa*, seguindo uma série de quatro retrocruzamentos para a cultivar Ogle, acompanhados pela seleção para resistência e para número cromossômico $2n=6x=42$ (Rines *et al.*, 2007).

A resistência à ferrugem da folha da linhagem CI6954SP foi inicialmente inibida quando essa linhagem foi inicialmente cruzada com a cultivar hexaplóide Black Mesdag. Essa supressão da resistência deixou de existir após um cruzamento e um retrocruzamento para a cultivar hexaplóide Ogle. A supressão da resistência foi recuperada quando uma das linhagens hexaploídes resistentes “(CI6954SP/Black Mesdag) C1//Ogle*3” foi cruzada com uma linhagem octaplóide $2x \cdot 6x$ “CI6954SP/Black Mesdag”, porém não quando cruzada diretamente com a cultivar Black Mesdag. Esse resultado indica que o supressor pode estar presente na linhagem diploide CI6954SP, onde não é funcional (Rines *et al.*, 2007). De modo similar, a resistência de uma linhagem hexaplóide “(CI6954SP/Black Mesdag) C1//Ogle*3” também foi suprimida quando cruzada com uma linhagem contendo o gene *Pc38*, a qual também suprime a resistência do gene *Pc94*, presente na cultivar Leggett. Várias evidências indicam que o gene derivado da *A. strigosa* CI6954SP deva ser o próprio gene *Pc94* ou um gene fortemente relacionado ao mesmo. Essas evidências incluem a presença de um marcador do tipo SCAR segregando a uma distância (0 a 3,6 cM) do gene de resistência à ferrugem da folha, similar a previamente descrita para populações segregantes contendo o gene *Pc94* (Rines *et al.*, 2007).

Segundo Chong e colaboradores (2011) os genes *Pc91* e *Pc94* são genes importantes, que foram incorporados a cultivares canadenses. Esses genes

também foram obtidos de espécies com número de cromossomos reduzidos como é o caso do gene *Pc94* obtido a partir de *A. strigosa* (diplóide) (Mitchell Fetch *et al.*, 2007). O gene *Pc91* é originário de *A. magna* (tetraploide), através do desenvolvimento do genótipo de aveia Amagalon por Rothman (1984). A cultivar Amagalon participa da genealogia da cultivar Hi-Fi, sendo a fonte do gene *Pc91* presente nessa cultivar e que foi lançada comercialmente pela Universidade de Dakota do Norte (McMullen *et al.*, 2005). Amagalon também faz parte da genealogia da cultivar URS Charrua, desenvolvida pelo Programa de Melhoramento de Aveia da UFRGS, e que foi objeto de estudo nessa dissertação.

A cultivar Leggett lançada no ano de 2005 no Canadá, contém os genes *Pc68*, *Pc94* e, possivelmente *Pc 39* (Mitchell Fetch, 2007). O gene *Pc94* foi eficiente desde o ano de 1993, quando testado para ferrugem da folha em populações segregantes de aveia, e até meados da década de 2000 era um dos genes mais eficazes naquele país (Chen *et al.*, 2007; McCallum *et al.*, 2007). O gene *Pc94* foi mapeado em duas populações F_{2:3}, sendo que um marcador do tipo SNP (Single Nucleotide Polymorphism), chamado de *Pc94-SNP1a*, foi localizado a uma distância genética de 2,1 e 5,4 cM do gene *Pc94*, nas diferentes populações de aveia (Chen *et al.*, 2007).

O gene *Pc91* é responsável por conferir resistência de plântulas, sendo efetivo e muito usado contra o patógeno *P. coronata* na América do Norte. Esse gene foi mapeado por McCartney *et al.* (2011) em uma população de linhagens endogâmicas segregantes, derivadas do cruzamento envolvendo a cultivar HiFi, resistente à ferrugem da folha. Cinco marcadores do tipo SCAR (Sequence Characterized Amplified Regions), gerados a partir de marcadores DArT (Diversity Arrays Technology) não redundantes, cosegregaram com o fenótipo de resistência (McCartney *et al.*, 2011). Esses marcadores SCAR foram mapeados em grupo de

ligação que corresponde a dois grupos de ligação e um ponto de quebra no mapa de ligação da população "Kanota x Ogle". Esses grupos são supostamente localizados na translocação 7C-17. A cultivar Amagalon, que contribui com o gene *Pc91* na cultivar Hi-Fi, é uma aveia sintética derivada do cruzamento entre as espécies *Avena longiglumis* Dur. ($2n=2x=14$), contendo o genoma (AIAI) e *Avena magna* Murphy et Terrell ($2n=4x=28$) contendo o genoma (AACCC). *A. magna* deve ter sido o doador do gene *Pc91* (Rothman, 1984; Rooney *et al.*, 1994).

Para que se possa transferir de forma mais eficaz genes que conferem resistência ao patógeno, o conhecimento sobre a forma de herança é muito importante e pode auxiliar os programas de melhoramento, ajudando na escolha dos métodos mais adequados a serem utilizados.

Em um apanhado geral sobre resistência de plantas às ferrugens do gênero *Puccinia*, Hooker (1967) descreve que em muitos trabalhos genéticos clássicos foram observados segregações simples envolvendo um gene herdado de maneira dominante ou recessiva, dois ou mais genes atuando independentemente, podendo ser dominantes ou recessivos e até mesmo combinação de ambos. Além disso, há relatos de epistasia, ação de interação entre genes, que também é descrita como interdependência de dois ou mais genes, os quais são essenciais para expressão da característica. Além da presença de genes modificadores, os quais causam um pequeno efeito sobre outros genes. O autor também descreve a possibilidade da reversão da dominância, a qual seria dependente da constituição genética ("background" genético), portanto o gene pode ser expresso ora de forma recessiva ora de forma dominante. (Hooker, 1967).

Alguns trabalhos realizados no Brasil em relação a herança da resistência da ferrugem da folha como o feito por Vieira (2006), em genótipos brasileiros de aveia branca, concluíram que a resistência a ferrugem da folha, possui herança

simples, condicionados por poucos genes (um ou dois), os quais podem ser dominantes ou recessivos. As segregações observadas nesse trabalho foram de 3:1, 1:3, 13:3, e 15:1. Resultados similares foram observado por Cruz e colaboradores (2001) em genótipos de aveia como a linhagem UFRGS 881920 e a cultivar UFRGS 15, relatando que a resistência desses genótipos é de herança simples, condicionada por um alelo dominante e dois alelos dominantes, atuando de modo epistático, respectivamente para UFRGS 881920 e UFRGS15.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Material genético

A herança da resistência à ferrugem da folha foi avaliada em 14 populações de aveia, derivadas de cruzamento bi-parentais envolvendo genitores contrastantes para o caráter. Como fonte de resistência genética à ferrugem da folha, foram utilizadas as linhagens 07BT306, 07BT333 e LA90105C4-1-1-1-2-1, além das cultivares Leggett e URS Charrua. Como genótipos suscetíveis foram utilizadas as linhagens BW 4703, UFRGS 960257-5, UFRGS 970497-1, UFRGS 046054-5, UFRGS 066083-1, UFRGS 078007-4, assim como as cultivares URS Guará, URS Guria, URS Penca, URS Tarimba e URS Taura.

Os cruzamentos foram realizados entre os anos de 2008 e 2013 na Estação Experimental Agronômica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (EEA/UFRGS). As populações segregantes avaliadas quanto à ferrugem da folha encontram-se na Tabela 1. As genealogias dos genótipos parentais de cada população segregante avaliada para a ferrugem da folha da aveia estão descritas na Tabela 2.

Quanto as cultivares, comercialmente registradas e protegidas, a URS Charrua foi lançada em 2010 permanecendo resistente à ferrugem da folha desde o lançamento até o presente momento.

TABELA 1. Reação à ferrugem da folha da aveia das 14 populações segregantes de aveia utilizadas para estudo de resistência a ferrugem da folha. Eldorado do Sul-RS, 2015.

População	Genitor feminino	Reação à ferrugem da folha [§]	Genitor masculino	Reação à ferrugem da folha
1	07BT306 ^a	R	URS Guria ^b	S
2	UFRGS 046054-5 ^c	S	07BT306	R
3	URS Tarimba ^d	S	07BT306	R
5	UFRGS 077026-2 ^e	S	07BT306	R
6	07BT333 ^f	R	URS Guria	S
7	07BT333	R	UFRGS 078007-4 ^g	S
8	LA90105 C4-1-1-1-2-1 ^h	R	URS Guará ⁱ	S
9	LA90105 C4-1-1-1-2-1	R	UFRGS 960257-5 ^j	S
10	Leggett ^l	R	URS Taura ^m	S
11	BW 4703 ⁿ	S	URS Charrua ^o	R
12	UFRGS 970497-1 ^p	S	URS Charrua	R
13	UFRGS 066083-1 ^q	S	URS Charrua	R
14	URS Charrua	R	UFRGS 046054-5	S
15	URS Charrua	R	URS Penca ^r	S

§R = resistente; S = suscetível à ferrugem da folha da aveia

Já a cultivar URS Guará foi lançada em 2011, sendo completamente resistente desde aquele ano até 2013. Em 2014, plantas suscetíveis à ferrugem da folha foram observadas, porém populações segregantes derivadas dessa cultivar, cruzadas com linhagens completamente suscetíveis, mantidas no Programa de Melhoramento Genético de Aveia da UFRGS, apresentaram genótipos imunes no ano de 2016. A resistência da cultivar URS Guará deve-se, provavelmente, a recombinação de genes já não efetivos de modo individual, uma vez que envolve o cruzamento entre genótipos antigos do Programa de Melhoramento de Aveia da UFRGS, sem adição de novas fontes de resistência (Marcelo Teixeira Pacheco, comunicação pessoal).

As demais cultivares do Programa de melhoramento da UFRGS, URS Taura, URS Tarimba, URS Guria, URS Torena e URS Penca (esta última não está registrada no Registro Nacional de Cultivares), lançadas entre os anos de 2009 e 2011 eram todas resistentes à ferrugem da folha durante os testes de desempenho em rede, ou seja, nos ensaios de valor, cultivo e uso (VCU). Porém, tornaram-se suscetíveis poucos anos após o seu lançamento comercial.

TABELA 2. Genealogia dos genitores das 14 populações segregantes de aveia utilizadas para estudo de resistência a ferrugem da folha. Eldorado do Sul-RS, 2015.

^a 07BT306: (A. strigosa CI6954SP / Black Mesdag) C2 // 5* Ogle-c
^b URS Guria: UFRGS 987015-2 / UFRGS 960195-2
UFRGS 987015-2: UPF 85380 Resel. // Guaíba Sel. / CTC 84B993 Guaíba Sel.: seleção dentro linha pura "Q28/1987" CTC 84B993: CI8235 / Ken631 / MN720183 UFRGS 960195-2: CTCB1415-3 / UPF 830348
^c UFRGS 046054-5: UFRGS 970216-2 (F _{3:4})/UFRGS 970461 (F _{7:8})
UFRGS 970216-2: UFRGS 881971 // Pc68 / 5* Starter UFRGS 881971: Cocker 81C72 // Coronado ² / Cortez ³ / Pendek / ME 1563 UFRGS 970461: UFRGS 15 / UFRGS 14 UFRGS 14: 80SA65 // Coronado ² / Cortez ³ / Pendek / ME 1563 UFRGS 15: Coronado ² / Cortez ³ / Pendek / ME1563 // C16CRcpx / C7512/SRcpx/74C8014
^d URS Tarimba: UFRGS 987016-1 / UFRGS 19
UFRGS 987016-1: UPF 85380 // Guaíba Sel. // CTC 84B993 UFRGS 19: UFRGS 841110 / UFRGS 884021-1 UFRGS 841110: CRcpx / SRcpx // Barrow 79 UFRGS 884021-1: Coker 81C72 // Coronado ² / Cortez ³ / Pendek / ME 1563
^e UFRGS 077026-2: UFRGS 007020-2 / UFRGS 984060-1
UFRGS 007020-2: UPF 85380-a-2 / 94 6H35 (TAMO 386 ERB/92SAT24-4) UFRGS 984060-1: Pc68 / 5* Starter (F ₄) // UFRGS 8
^f 07BT333: (A. strigosa CI6954SP / Black Mesdag) C2 // 5* Ogle-c
^g UFRGS 078007-4: UFRGS 984077-2 / UFRGS 984082-2
UFRGS 984077-2: Pc68 / 5* Starter (F ₄) // UFRGS 8 UFRGS 984082-2: Amagalon / 4* Ogle / UFRGS 10
^h LA90105 C4-1-1-1-2-1: C716//76-30*3/76-29/3/716*2/CI8026/4/ TX82C6023
ⁱ URS Guará: UFRGS 987016-1 / UFRGS 970497-1
^j UFRGS 960257-5: UFRGS 15 / UFRGS 901834
^k Leggett: OT294 / Pc94
^m URS Taura: UFRGS 970216-2 (F _{3:4}) / UFRGS 970461 (F _{7:8})
ⁿ BW4703: BW1887/ Guaíba Sel 1 Resel Bw Bw 1887: Coronado ² / Cortez ³ / Pendek / ME1563
^o URS Charrua: UFRGS 984126-1 / UFRGS 984109-7
UFRGS 984126-1: Amagalon / 4* Ogle 1543 // UFRGS 881971 UFRGS 881971: Cocker 81C72 // Coronado ² / Cortez ³ / Pendek / ME 1563 UFRGS 984109-7: Pc68 / 5* STARTER (F ₄) // UFRGS 10 UFRGS 10: C1217 / (Coronado / BCLA)
^p UFRGS 970497-1: UFRGS 881920 / UFRGS 14
UFRGS 881920: seleção dentro linha pura "Q28/1987"
^q UFRGS 066083-1: UFRGS 995088-3 / UFRGS 006049
UFRGS 995088-3: UFRGS 881971 // Pc68 / 5* STARTER (F ₄)
^r URS Penca: UFRGS 995078-2 / UFRGS 006054-4
UFRGS 995078-2: UFRGS 10 / Paul UFRGS 006054-4: Pc68 / 5* Starter // UFRGS 8

Assim como as cultivares descritas no parágrafo anterior, as linhagens desenvolvidas pela UFRGS foram resistentes à ferrugem da folha durante o processo de seleção, tornando-se suscetíveis em algum momento posterior ao início dos testes de desempenho agrônômico, em ensaios preliminares ou ensaios em rede. Essas linhagens são: UFRGS 960257-5, UFRGS 970497-1, UFRGS 046054-5, UFRGS 066083-1, UFRGS 077026-2, UFRGS 078007-4.

A linhagem BW 4703 é altamente suscetível à ferrugem da folha, nas condições do Sul do Brasil. Essa linhagem foi desenvolvida pelo Programa de Melhoramento de Aveia do INTA, na Chacra Experimental Integrada Barrow, localizado na cidade de Tres Arroyos, província de Buenos Aires, Argentina.

As linhagens 07BT306 e 07BT333 foram obtidas pelo “USDA-ARS Plant Science Research Unit”, localizado junto ao Departamento de Agronomia e Genética de Plantas, da Universidade de Minnesota, Estados Unidos. Estas linhagens possuem resistência à ferrugem da folha da aveia derivada da linhagem CI6954SP da espécie diplóide *Avena strigosa*, transferida para *Avena sativa* através de cruzamento direto entre a espécie diplóide e a cultivar hexaplóide (*A. sativa*) Black Mesdag, com posteriores retrocruzamentos para a cultivar hexaplóide Ogle (Rines *et al*, 2007).

A cultivar Leggett, foi desenvolvida pelo centro de pesquisa de cereais da instituição “Agriculture and Agri-Food Canada” em 2005. Leggett possui os genes de resistência *Pc68*, *Pc94* e possivelmente *Pc39* (Mitchell Fetch *et al*, 2007). O gene *Pc94* é derivado da linhagem RL1697 de *Avena strigosa*, transferido para *A. sativa* através de cruzamento inicial entre *A. strigosa* e *Avena longiglumis*, também diplóide e que possibilita o pareamento entre os cromossomos de *A. strigosa* e *A. sativa* (Aung *et al*, 1996). A resistência do gene *Pc94* é suprimida pelo gene *Pc38* ou um fator fortemente ligado a esse gene (Chong & Aung, 1996).

A origem da resistência à ferrugem da folha na linhagem LA90105 C4-1-1-1-2-1 não é conhecida. Essa linhagem foi desenvolvida pelo programa de Melhoramento de Aveia da Universidade do Estado da Louisiana (LSU) e constituía uma das linhagens puras da coleção de germoplasma do “International Oat Quaker Nursery” (QION) no ano de 2003. O QION é um programa de intercâmbio de germoplasma de aveia patrocinado pela empresa Quaker Oats, desde o ano de 1976, do qual a UFRGS participa desde a sua fundação.

3.2 Caracterização da área experimental

Os experimentos foram instalados nos invernos dos anos 2015 e 2016, na Estação Experimental Agronômica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (EEA/UFRGS), localizada no município de Eldorado do Sul, às margens da BR 290, encontrando-se aproximadamente à 60 quilômetros da capital Porto Alegre - RS. A área experimental da EEA/UFRGS, encontra-se nas coordenadas 30°07' Sul de latitude e 51°40' Oeste de longitude, com elevação de aproximadamente 46 metros acima do nível do mar.

Segundo Bergamaschi (2003), a precipitação anual é de cerca de 1.440 mm, sendo que a amplitude térmica média varia de 13.5°C, no mês de junho, a 24.6°C, no mês de janeiro. O clima deste local segue a classificação de Köppen, o qual pertence ao subgrupo Cfa, subtropical úmido com verão quente.

3.3 Instalação e condução do experimento

Os experimentos foram conduzidos à campo em sistema de plantio direto sendo a soja a cultura antecessora em ambos os anos. A adubação de base foi realizada com fertilizante mineral na dose de 300 kg ha⁻¹, da fórmula 5-30-15 de N-P-K. A adubação nitrogenada em cobertura foi realizada na forma de uréia, sendo

aplicado 90 kg ha⁻¹ em cada aplicação. Essa adubação, foi feita em dois momentos, o primeiro quando as plantas estavam com três folhas expandidas (escala fenológica 13), o segundo quando as plantas estavam com seis folhas expandidas (escala fenológica 16), escala proposta por Zadoks *et al.* (1974). As sementes oriundas de plantas F₁ foram tratadas com o inseticida Imidacloprido, na dose de 60 ml por 100 Kg⁻¹ de semente do produto comercial Gaucho FS (suspensão concentrada 600 g L⁻¹).

Em 26 de junho de 2015 foram semeadas 14 populações segregantes (geração F₂), relacionadas na Tabela 1. As populações segregantes F₂ foram semeadas em 2015 sob sistema de plantio direto, na forma de plantas espaçadas, em um total de 300 sementes F₂ e 30 sementes de cada genitor por população. As populações foram semeadas em linhas de 3 metros de comprimento, com espaçamento entre plantas de 0,3 metros e espaçamento entre linhas também de 0,3 metros, permitindo uma melhor avaliação das plantas individuais. As linhas foram dispostas em blocos de semeadura, sendo que cada bloco comportou uma população segregante, incluindo plantas F₂ e genitores. Os genitores foram semeados em linhas situadas no início, no meio e no final do bloco, posicionados lado a lado. Durante a condução do experimento não foram aplicados fungicidas, inseticidas ou herbicidas.

A germinação das plantas ocorreu dia 4 de julho, e o início das avaliações daquele ano foi dia 14 de agosto, sendo finalizada dia 9 de novembro. No fim do ciclo, as plantas F₂ foram colhidas manualmente a partir da maturação fisiológica. Optou-se por colher todas as panículas de cada planta F₂, as quais foram identificadas de acordo com o caderno de campo e armazenadas em câmara fria com temperatura de 10°C e umidade relativa de 30%.

Com base nas primeiras análises realizadas quanto à segregação da ferrugem da folha, foram selecionadas seis populações para verificar as hipóteses genéticas levantadas quanto ao número de genes e ação gênica. Para isso, foram selecionados 30 indivíduos das populações 6, 9, 12, 14 e 15, totalizando 30 famílias $F_{2:3}$ para cada população e 45 plantas para a população 2, totalizando 45 famílias $F_{2:3}$ para a população 2. Procurou-se amostrar as famílias $F_{2:3}$ de acordo a segregação da geração F_2 , mantendo a proporção entre plantas resistentes e suscetíveis observadas em 2015. Porém, em alguns casos algumas classes foram super-representadas, procurando avaliar um maior número de famílias $F_{2:3}$ que se esperava estar segregando para o caráter resistência à ferrugem da folha. A fim de colocar à prova os modelos genéticos propostos para cada população F_2 . Essas distorções de segregação foram corrigidas por ocasião das estimativas da herdabilidade.

Cada família $F_{2:3}$ foi composta por 30 sementes (3 linhas). O espaçamento utilizado foi o mesmo da semeadura do ano de 2015, com linhas de 3 metros de comprimento, com espaçamento de 0,3 m entre linhas e entre plantas, dentro de linhas. Assim como no primeiro ano, cada genitor foi semeado em uma linha situada tanto no início, no meio e no final de cada população, colocadas lado a lado.

A semeadura das populações 6, 9, 12 e 14 foi realizado no dia 21 de junho de 2016, enquanto que a semeadura das populações 2 e 15 foi realizada no dia 24 de junho de 2016. A germinação ocorreu nos dias primeiro e 4 de julho, respectivamente às datas de semeadura.

3.4 Avaliações de ferrugem da folha

A ferrugem da folha foi avaliada através da severidade, ou seja, porcentagem da área infectada pela doença. Para isso, utilizou-se a escala modificada de Cobb

(Schramm *et al*, 1974). As avaliações iniciaram em período anterior ao surgimento das primeiras pústulas. Foram realizadas avaliações semanais da severidade da doença tanto para os genitores como para as populações segregantes nas gerações F₂ e F_{2:3}.

A severidade foi avaliada de modo visual, sendo considerada como a área foliar média infectada com pústulas de ferrugem da folha, levando em conta todas as lâminas foliares de cada planta. As avaliações de severidade foram realizadas até próximo da senescência das folhas, ao final da epidemia. As datas das avaliações das populações segregantes F₂ no ano de 2015 e populações segregantes F_{2:3} no ano de 2016 encontra-se no Apêndice 1.

Previamente ao início das avaliações, um treinamento foi realizado para avaliar de modo mais acurado a severidade da doença à campo, utilizando o software DISTRAIN (Tomerlin & Howell, 1988). A partir dos dados de severidade, obtidos semanalmente, foi possível avaliar o progresso da doença, calculando-se a área sob a curva do progresso da doença (ASCPD), de acordo com a fórmula de Wilcoxson *et al.* (1975):

$$ASCPD = \sum_{i=1}^n [(y_{i+1} + y_i)/2] [t_{i+1} - t_i]$$

Onde:

y_i = percentagem de área foliar infectada pela ferrugem na i -ésima observação;

T_i = tempo (dias) no momento da i -ésima observação;

n = número total de observações.

Com a finalidade de comparar os resultados obtidos de ASCPD dos genótipos os quais apresentaram diferentes dias de avaliação, os dados de ASCPD foram normalizados e corrigidos (ASCPDNC). Os valores normalizados e corrigidos

foram obtidos a partir da divisão da ASCPD pelo número de dias de epidemia, que considera o intervalo entre a primeira e a última avaliação de cada genótipo. Posteriormente, o valor obtido é multiplicado pelo número de dias da primeira à última avaliação da população, de acordo com o modelo proposto por Graichen *et al.* (2010):

$$ASCPDNC = \left\{ \frac{\left\{ \sum_{i=1}^n \left[\frac{(y_{i+1} + y_i)}{2} \right] * [t_{i+1} - t_i] \right\}}{n} \right\} * c$$

Onde:

y_i = percentagem da área foliar afetada pela ferrugem da folha na i -ésima observação;

t_i = tempo (em dias após o aparecimento da primeira pústula) no momento da i -ésima observação;

n = número de dias entre o início da doença e a última avaliação da doença para o genótipo;

c = período total da duração da epidemia para a população.

Os dados de ASCPDNC foram utilizados como variável resposta para as análises de distribuição de frequências e para a análise genética.

3.5 Análise dos dados

3.5.1 Modelos genéticos para resistência à ferrugem da folha

Para formular modelos para explicar o controle genético da resistência à ferrugem da folha da aveia foi primeiro realizado as distribuições de frequência da ASCPDNC das plantas da geração F_2 e dos respectivos genitores de cada

população segregante. As distribuições de frequência foram feitas utilizando o procedimento "PROC CHART" do pacote estatístico SAS 9.4 (2013).

A classificação das plantas F_2 em classes fenotípicas distintas foi realizada utilizando-se as distribuições de frequência dos respectivos genitores resistente e suscetível. Assim os maiores valores de ASCPDNC do genitor resistente e o menor valor do genitor suscetível foi considerado parâmetro para a classificação, ou seja, valores abaixo do maior valor do genitor resistente os indivíduos foram classificados como resistentes enquanto que valor acima do menor valor de ASCPDNC do genitor suscetível foram classificadas como suscetíveis. Assim, em populações que o genitor resistente apresentou imunidade todos indivíduos da população que se apresentaram imunes foram classificados como resistentes, enquanto que aqueles indivíduos que apresentaram algumas pústulas foram classificados como resistentes-intermediário. Os indivíduos da população que apresentam valores de ASCPDNC abaixo do menor valor do genitor suscetível foram classificados como intermediários e os indivíduos da população que apresentaram valores acima do menor valor de ASCPDNC do genitor suscetível foram considerados suscetíveis. Em alguns casos, quando plantas F_2 apresentavam ASCPDNC similares, mas comportamento distinto quanto ao progresso da ferrugem da folha, a severidade ao longo das avaliações especialmente, a severidade final foi utilizada auxiliar na classificação das plantas. A partir dos dados observados da população e genitores, as plantas foram classificadas em até 4 classes fenotípicas, sendo elas: Resistente, Resistente- Intermediária, Intermediária e Suscetível. Assim em populações que apresentaram distribuição discreta, apenas duas classes foram formadas (Resistentes e Suscetíveis) e quando as populações apresentaram distribuição contínua, até quatro classes foram formadas como mencionado acima.

Para cada população F_2 diferentes modelos genéticos foram propostos, procurando explicar o número de genes e ação gênica controlando o caráter resistência à ferrugem da folha. Esses modelos genéticos tiveram sua aderência testada, para determinar sua significância. Além disso, seis populações tiveram uma amostra da descendência das plantas F_2 testadas na geração $F_{2:3}$, conforme descrito no item 3.3. A segregação dentro de cada linhagem $F_{2:3}$ foi utilizada para testar a adequação dos modelos propostos na geração F_2 .

3.5.2 Testes de aderência aos modelos genéticos propostos

A aderência dos modelos genéticos propostos foi testada utilizando o teste de Qui-Quadrado (χ^2) conforme descrito por Steel & Torrie (1980). A hipótese de nulidade foi aceita quando o nível de probabilidade calculado foi igual ou superior a 5%. Segundo Steel & Torrie (1980) tem-se:

$$\chi^2 = \sum [(Obs - Esp)^2 / Esp]$$

Com $n-1$ graus de liberdade.

Onde:

Obs = número de plantas observado para determinada classe fenotípica;

Esp = número de plantas esperado para determinada classe fenotípica, de acordo com modelo genérico proposto;

n = número de classes fenotípicas esperado.

Na geração $F_{2:3}$ foram testados modelos genéticos de segregação dentro de cada família, de acordo com os modelos propostos para cada classe fenotípica (resistente, resistente-intermediária, intermediária ou suscetível), dentro de cada população. O teste de aderência foi realizado conforme descrito acima. Para

realização do teste de aderência utilizou-se planilha eletrônica do software Microsoft Office Excel 2016, o teste Qui-Quadrado (χ^2) foi utilizado para testar a aderência dos modelos genéticos propostos às proporções fenotípicas.

3.5.3 Estimativas de herdabilidade para ASCPDNC ferrugem da folha da aveia

Para as populações na geração F_2 foi calculada a herdabilidade no sentido amplo. Já para as populações que foram avançadas para a geração $F_{2:3}$ a herdabilidade no sentido restrito foi estimada através de duas metodologias: pela decomposição de variâncias e pela regressão pai-progênie.

3.5.3.1 Estimativa de herdabilidade no sentido amplo (h^2_a)

Utilizando-se os dados de ASCPDNC da geração F_2 e dos genitores avaliados em 2015 estimou-se a herdabilidade no sentido amplo (h^2_a). O cálculo da estimativa da herdabilidade no sentido amplo segue a fórmula apresentada por Kearsey & Pooni (1996):

$$h^2_a = VG / VP$$

Onde:

$$VP = V_{F_2};$$

$$VE = (V_{P_1} + V_{P_2}) / 2$$

$$VG = VP - VE$$

Em que:

VG = variância genotípica;

VP = variância fenotípica;

VE = variância do ambiente;

V_{F_2} = variância da geração F_2 ;

V_{P_1} = variância do genitor feminino;

V_{P_2} = variância do genitor masculino;

h^2_a = herdabilidade no sentido amplo

3.5.3.2 Estimativa de herdabilidade no sentido restrito (h^2_r) através de decomposição de variâncias

Através do método de decomposição de variâncias, apresentado por Kearsey e Pooni (1996), foi estimado a herdabilidade no sentido restrito da resistência à ferrugem da folha da aveia para todas as seis populações avançadas para a geração $F_{2:3}$ no ano de 2016. Conforme Kearsey e Pooni (1996), tem-se que:

$$\sigma^2_{\text{Entre Famílias}} = (\text{QM}_{\text{Entre Famílias}} - \text{QM}_{\text{Dentro Famílias}})/r$$

$$\sigma^2_{\text{Entre Famílias}} = VA^* + 1/4 VD^*$$

$$\sigma^2_{\text{Dentro Famílias}} = \text{QM}_{\text{Dentro Famílias}}$$

$$\sigma^2_{\text{Dentro Famílias}} = 1/2 VA^* + 1/2 VD^* + Ve$$

$$VE = \sigma^2_{\text{Dentro Famílias}} - 1/2 \sigma^2_{\text{Entre Famílias}}$$

$$VE = 3/8 VD^* + Ve$$

$$h^2_r = \sigma^2_{\text{Entre Famílias}} / (\sigma^2_{\text{Entre Famílias}} + VE)$$

$$h^2_r = (VA^* + 1/4 VD^*) / [(VA^* + 1/4 VD^*) + (3/8 VD^* + VE)]$$

$$h^2_r = (VA^* + 1/4 VD^*) / [(VA^* + 5/8 VD^* + VE)]$$

Onde:

σ^2 = Variância;

QM = Quadrado médio;

r = número médio de plantas por família;

VA^* = Variância aditiva relativa à geração F_2 ;

VD^* = Variância de dominância relativa à geração F_2 ;

V_e = variância ambiental;

VE = Variância ambiental estimada pelo método;

h_r^2 = Estimativa da herdabilidade no sentido restrito

Para estimar a herdabilidade, os dados foram analisados com o software SAS 9.4 (2013), utilizando o procedimento "PROC GLM". Através de uma análise de variância (ANOVA), para o caráter ASCPDNC da ferrugem da folha, obteve-se as variâncias entre e dentro de famílias F_3 . Para obtenção do número médio de plantas por família (r), o qual é necessário para calcular a variância entre famílias, utilizou-se o procedimento "PROC GLM" argumento "RANDOM" opção "TEST". Essa opção fornece as esperanças dos quadrados médios, com respectivos coeficientes multiplicadores de cada termo dos quadrados médios, permitindo assim obter " r ". A esperança dos quadrados médios da causa de variação "entre famílias" é igual a:

$$V(\text{erro}) + r \sigma^2_{\text{Entre Famílias}}$$

Em que:

$V(\text{erro})$ = variância do erro experimental;

$\sigma^2_{\text{Entre Famílias}}$ = variância entre famílias $F_{2:3}$;

r = estimativa do número médio de plantas por família.

Nas populações onde havia maior representação de alguma classe fenotípica, observada na geração F_2 , foi realizada uma reamostragem das famílias $F_{2:3}$, de modo que as proporções entre classes fenotípicas observada na F_2 fossem respeitadas.

3.5.3.3 Estimativas de herdabilidade no sentido restrito (h^2_r) através da regressão pai-progênie

A herdabilidade no sentido restrito para a ASCPDNC da ferrugem da folha também foi estimada através do método da regressão Pai-Progênie. Para tanto, foi realizada a análise de regressão linear entre ASCPDNC padronizada de cada planta F_2 (média dos pais) e da ASCPDNC padronizada média da família F_3 , derivada de cada planta F_2 . A padronização da ASCPDNC foi feita através do software SAS, utilizando o procedimento "STDIZE", portanto os dados ficaram com média igual a zero e desvio padrão igual a 1. Os gráficos de dispersão entre os dados padronizados das gerações F_2 e $F_{2:3}$ foram plotados no software Microsoft Office Excel 2016.

A herdabilidade no sentido restrito foi estimada através do coeficiente de regressão (b), de acordo com Falconer & Mackay (1996):

$$h^2_r = b$$

$$b_{O,MP} = COV_{O,MP} / V_{MP}$$

Onde: h^2_r = herdabilidade no sentido restrito;

$b_{O,MP}$ = coeficiente de regressão linear entre a média da progênie e a média dos pais;

$COV_{O,MP}$ = covariância entre a média da progênie e a média dos pais;

V_{MP} = variância da média dos pais.

No caso da regressão entre as plantas F_2 e a média de suas progênies $F_{2:3}$, teremos: $b_{F_2,F_{2:3}} = COV_{F_2,F_{2:3}} / V_{F_2}$.

Onde: $b_{F_2,F_{2:3}}$ = coeficiente de regressão linear entre as plantas F_2 e a média de sua progênie F_3 ;

$COV_{F_2, F_{2:3}}$ = covariância entre os valores das plantas F_2 e a média de sua progênie

$F_{2:3}$;

V_{F_2} = variância da geração F_2 .

De acordo com Falconer e Mackay (1996) a $COV_{F_2, F_{2:3}}$ é dado por:

$$COV_{F_2, F_{2:3}} = \frac{1}{2} VA + \frac{1}{8} VD$$

Em que: VA = Variância aditiva;

VD = Variância de dominância.

Sendo que, a variância da geração F_2 é: $V_{F_2} = \frac{1}{2} VA + \frac{1}{4} VD + VE$

Desta forma, tem-se que: $b_{F_2, F_{2:3}} = (\frac{1}{2} VA + \frac{1}{8} VD) / (\frac{1}{2} VA + \frac{1}{4} VD + VE)$.

Assim como para as estimativas da herdabilidade pelo método da decomposição da variância (item 3.5.3.2), as famílias $F_{2:3}$ foram reamostradas, de modo a manter as proporções observadas na geração F_2 , quando alguma classe fenotípica estava super-representada.

4 RESULTADOS

4.1 Progresso da ferrugem da folha

O desenvolvimento da ferrugem da folha nos diferentes genótipos foi acompanhado através de análise sequencial da severidade da doença. O progresso da severidade média da doença para diferentes classes fenotípicas quanto ao nível de resistência (genitores resistentes e suscetíveis, F₂ resistentes, F₂ resistente-intermediárias, F₂ intermediárias e F₂ suscetíveis), é apresentado para cada população, possibilitando comparar o desenvolvimento da ferrugem da folha nas diferentes classes fenotípicas das 14 populações estudadas. As populações foram agrupadas de acordo com a fonte de resistência (genitores resistentes) e a numeração designada inicialmente às populações.

4.1.1 Progresso da ferrugem da folha nas populações com genitores resistentes 07BT306 e 07BT333

Foram avaliadas quatro populações derivadas do genitor resistente 07BT306 e duas do genitor 07BT333. Essas populações são apresentadas conjuntamente devido aos genitores resistentes serem provenientes do mesmo cruzamento. As linhagens irmãs 07BT306 e 07BT333 são provenientes do cruzamento da linhagem de *Avena strigosa* CI6954SP (fonte da resistência) com a cultivar Black Mesdag (*A. sativa*), sendo o que a F₁ foi cruzado com a cultivar Ogle, seguindo-se uma série retrocruzamentos para a essa cultivar, conforme descrito na Tabela 2.

Na população 1, o genitor resistente 07BT306, não apresentou pústulas durante o ciclo, ou seja, severidade média final igual a zero. O mesmo padrão foi observado para a classe fenotípica resistente da geração F₂ (Figura 1). A severidade máxima observada na classe intermediária da F₂ foi de 0,18%, compreendendo um grupo de 16 plantas (Tabela 3). Por outro lado, o progresso da doença da ferrugem da folha no genitor suscetível, URS Guria, apresentou aumento da severidade a partir da terceira avaliação, aos 55 dias após a emergência, atingindo uma média de 59,73% de severidade final. De maneira similar, a severidade das plantas F₂ classificadas como suscetíveis teve incremento mais acentuado na terceira avaliação, atingindo uma média de 72,95% de severidade final, aos 110 dias após a emergência. (Figura 1, Tabela 3).

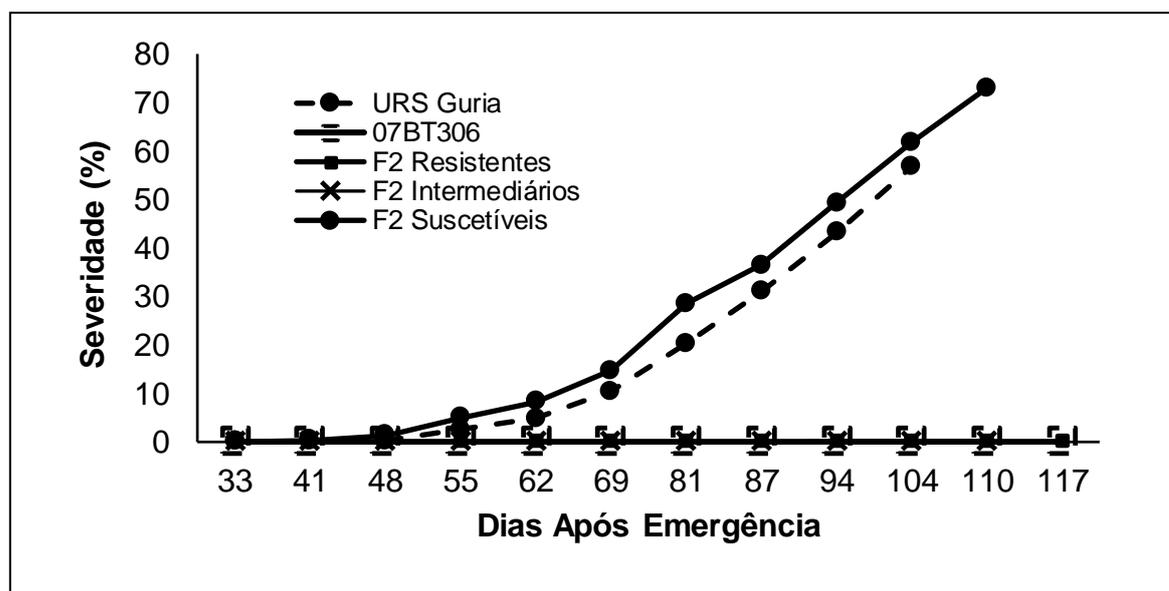


FIGURA 1. Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia na geração F₂ da população 1 e em seus genitores, 07BT306 (resistente) e URS Guria (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.

TABELA 3. Amplitude da severidade final para os genitores femininos e masculinos, severidade final e desvio padrão para cada classe, classificada de acordo com o progresso da doença, severidade e distribuição de frequências da ASCPDNC. Eldorado do Sul – RS, 2015.

Pop.	Nº de indivíduos R: R-I: I:S ou R:I:S ou R:S	Amplitude severidade final (%)						Severidade final média (%)					
		Genitor fem.	Genitor mas.	R	R-I	I	S	Genitor fem.	Genitor mas.	R	R-I	I	S
1	127:16:58	0 - 0	40 - 80	0 - 0	-	0 - 1.5	30 - 95	0 ± 0	56.1 ± 9.7	0 ± 0	-	0.2 ± 0.6	70.5 ± 15.7
2	34:55:19:148	52 - 95	0 - 0	0 - 0	0 - 1.5	0.5 - 35	35 - 98	69.5 ± 11.6	0 ± 0	0 ± 0	0.5 ± 0.3	8.0 ± 9.1	73.9 ± 15.25
3	32:59:135	28 - 85	0 - 0	0 - 0	-	0.2 - 3	2 - 98	63.7 ± 14.8	0 ± 0	0 ± 0	-	0.7 ± 1.1	55.8 ± 27.2
5	161:97	60 - 98	0 - 0	0 - 0.5	-	-	30 - 98	82.0 ± 10.8	0 ± 0	0 ± 0	-	-	80.2 ± 14.9
6	147:59	0 - 0	40 - 90	0 - 3	-	-	15 - 95	0 ± 0	58.4 ± 12.7	0 ± 0.2	-	-	63.9 ± 19.9
7	50:139	0 - 0.5	38 - 95	0 - 0.9	-	-	2 - 95	0.1 ± 0.1	74.7 ± 14.7	0.1 ± 0.2	-	-	55.11 ± 28.8
8	165:60	0 - 0.4	1.5 - 60	0 - 0	-	-	0.5 - 95	0 ± 0	23.9 ± 18.4	0 ± 0	-	-	69.8 ± 24.5
9	172:75	0 - 0	35 - 95	0 - 0	-	-	15 - 95	0 ± 0	72.9 ± 17.5	0 ± 0	-	-	76.9 ± 15.9
10	94:92:65	0 - 0	65 - 95	0 - 0.3	-	0.1 - 6	20 - 95	0 ± 0	81.0 ± 7.7	0 ± 0	-	1.1 ± 1.4	77.3 ± 16.58
11	43:194	40 - 98	0 - 0	0 - 0.5	-	-	10 - 98	83.4 ± 14.0	0 ± 0	0 ± 0	-	-	82.88 ± 16.6
12	113:154	4.5 - 80	0 - 0	0 - 1	-	-	2.5 - 95	45.9 ± 18.7	0 ± 0	0 ± 0.1	-	-	60.0 ± 22.9
13	159:79	61 - 98	0 - 0	0 - 0.5	-	-	3 - 98	85.8 ± 12.92	0 ± 0	0 ± 0	-	-	75.6 ± 17.6
14	116:43:89	0 - 0	50 - 95	0 - 0.5	-	1 - 65	50 - 95	0 ± 0	65.0 ± 11.2	0 ± 0.1	-	17.0 ± 16.9	62.7 ± 18.4
15	209:29	0 - 0	58 - 94	0 - 2.5	-	-	3 - 97	0 ± 0	78.7 ± 8.7	0 ± 0.2	-	-	58.3 ± 31.5

R: Resistente, R-I: Resistente-Intermediária, I: Intermediária, S: Suscetível.

Para a população 2, as plantas segregantes F_2 foram classificadas em quatro grupos, o primeiro classificado como F_2 resistentes não apresentaram pústulas, comportando-se de forma idêntica ao genitor 07BT306, com severidade final zero, sendo imune ao patógeno. Enquanto que as plantas F_2 classificadas como resistente-intermediárias apresentaram severidade média final de 0,51%; pertencem a esse grupo aquelas plantas que apresentaram algumas pústulas, quase imperceptíveis, durante o ciclo (Figura 2, Tabela 3). Já as plantas F_2 classificadas como intermediárias apresentaram incremento na severidade a partir dos 104 dias após a emergência, com severidade final média de 8,04%. Diferentemente, tanto o genitor suscetível, linhagem UFRGS 046054-5, quanto as plantas F_2 suscetíveis apresentaram elevada severidade final média, igual a 67,91% e 70,59%, respectivamente (Figura 2, Tabela 3).

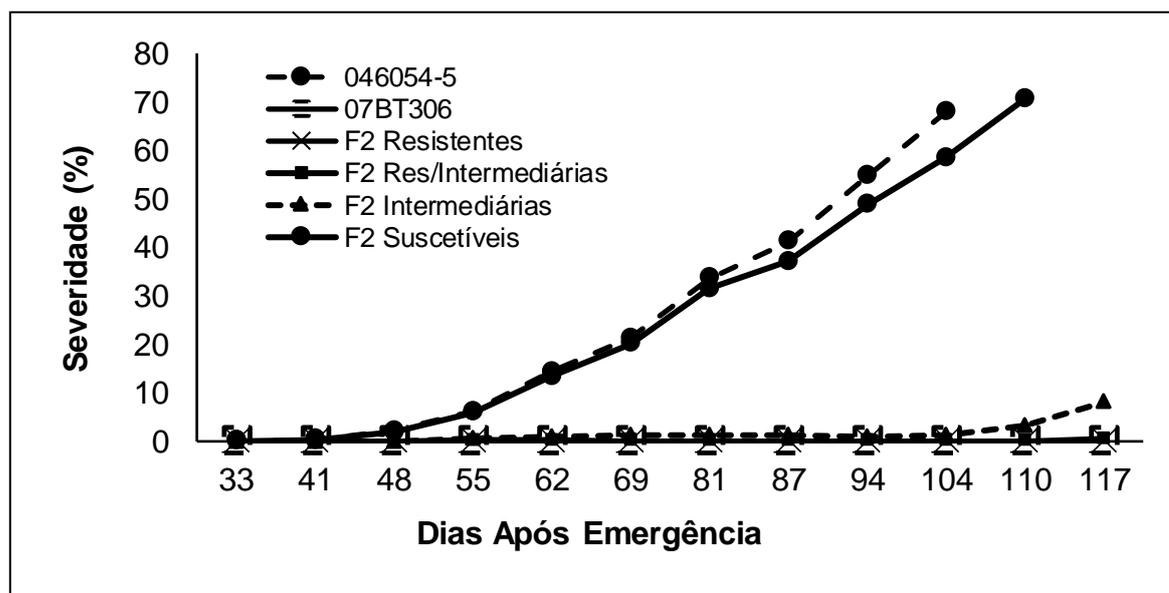


FIGURA 2. Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia na geração F_2 da população 2 e em seus genitores, 07BT306 (resistente) e UFRGS 046054-5 (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.

A população 2 foi avançada para a geração $F_{2:3}$ e avaliada no ano de 2016. O desenvolvimento da doença nos genitores, apresentou severidade final média

bem próxima ao observado no ano de 2015, com média igual a zero para o genitor resistente e 63,18% para o genitor suscetível (Figura 3). Uma diferença observada quando comparados os dois anos é o tempo da epidemia, no primeiro ano a ferrugem da folha iniciou mais cedo, durando 76 dias, como observado na Figura 2.

Já no ano de 2016 a epidemia foi reduzida, começando cerca de 30 dias após o observado em 2015, relativo à data da emergência, e durando aproximadamente 56 dias (Figura 3). Para a classe de plantas $F_{2:3}$ derivadas de plantas F_2 resistente-intermediárias, ocorreu incremento na severidade somente a partir dos 110 dias após a emergência, terminando com média de severidade final de 1,93%. Já para as plantas $F_{2:3}$ derivadas das classes F_2 resistentes e F_2 intermediárias foi observado comportamento similar, para ambas ocorreu incremento da severidade média a partir dos 81 dias após a emergência, finalizando com severidade média de 8,97 e 12,57%, respectivamente (Figura 3). Com isso é possível notar que há segregação dentro das classes, porém a média da severidade final permaneceu próxima a 10%, devido a um maior número de plantas resistentes do que suscetíveis, levando a redução da média.

Para a classes $F_{2:3}$ suscetíveis, a severidade passou a aumentar a partir da terceira avaliação aos 81 dias após a emergência, terminando com média de 51,71% aos 117 dias após a emergência, ficando abaixo da média do genitor suscetível, a linhagem UFRGS 046054-5 (Figura 3).

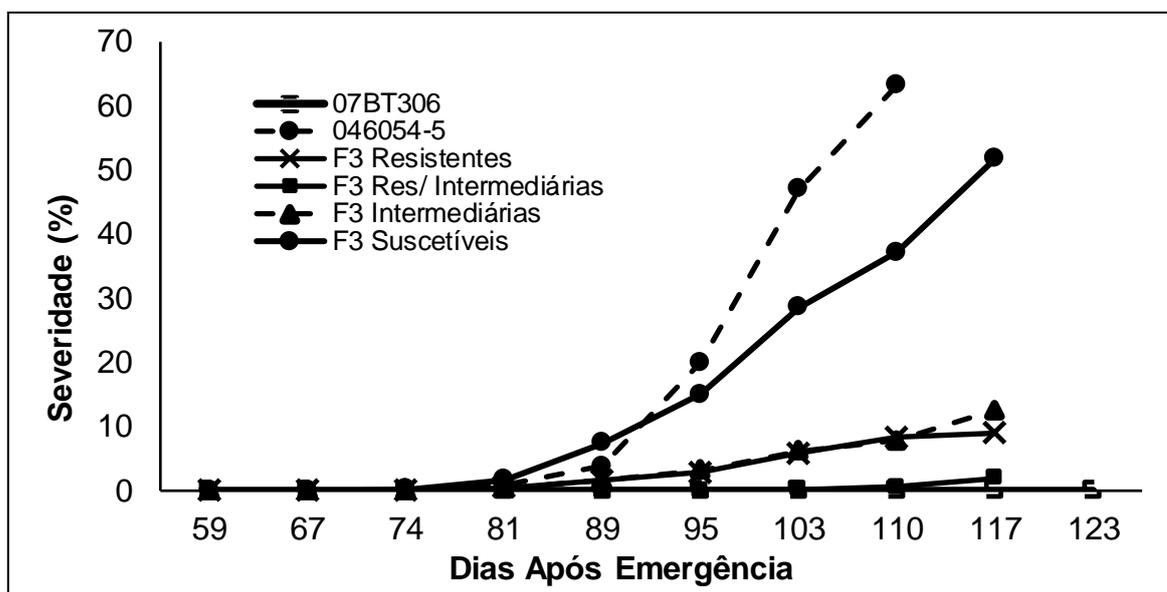


FIGURA 3. Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia em famílias $F_{2:3}$ da população 2 e em seus genitores, 07BT306 (resistente) e UFRGS 046054-5 (suscetível). As classes fenotípicas da geração $F_{2:3}$ correspondem às classes das plantas F_2 que deram origem as respectivas famílias $F_{2:3}$. Eldorado do Sul-RS, 2016.

Assim, como na população 2, as plantas segregantes F_2 da população 3 foram classificadas em 4 grupos, o primeiro sendo F_2 resistentes, com severidade final igual a zero, sendo igual ao genitor 07BT306. A segunda classe, chamada F_2 resistente-intermediária, englobou plantas que tiveram algumas pústulas durante o ciclo, com severidade final média de 0,99% (Figura 4, Tabela 3). Já o grupo classificado como plantas F_2 intermediárias apresentou incremento na severidade a partir dos 110 dias após a emergência, concluindo com 14,3 % de severidade final média. Tanto o genitor suscetível URS Tarimba como plantas F_2 suscetíveis tiveram incrementos na severidade a partir da segunda avaliação aos 48 dias após a emergência, a severidade final para o genitor suscetível foi de 75,0%, aos 110 dias após a emergência, e 67% para plantas F_2 suscetíveis, aos 104 dias após a emergência (Figura 4).

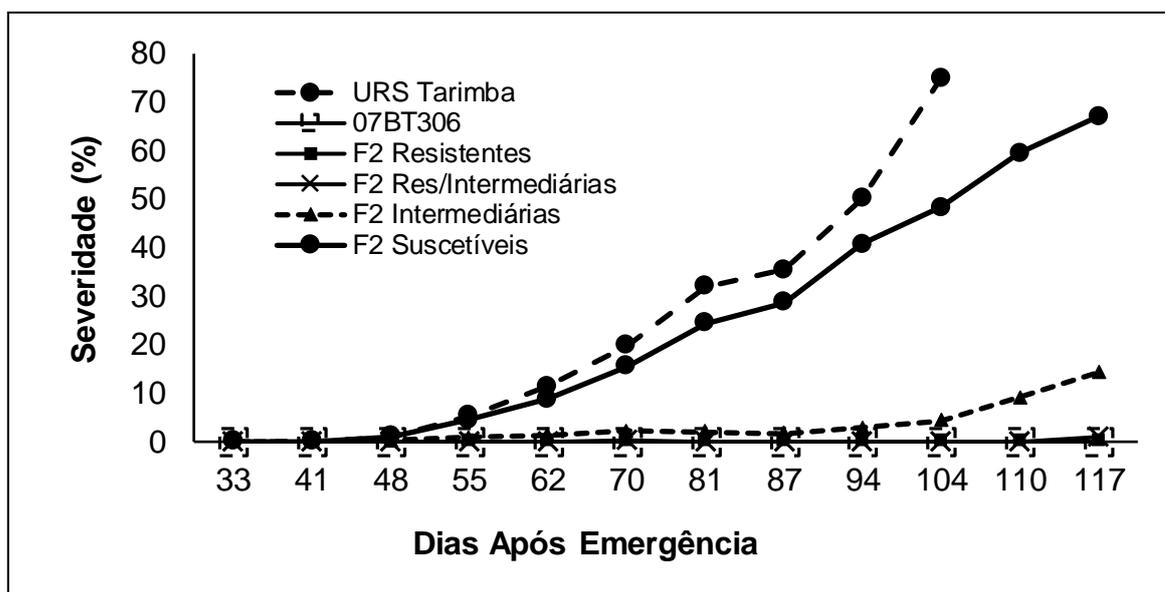


FIGURA 4. Progresso da severidade de ferrugem da folha da aveia na geração F₂ da população 3 e em seus genitores, 07BT306 (resistente) e URS Tarimba (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.

Na população 5, a severidade final de ferrugem da folha no genitor resistente 07BT306 foi zero, não apresentando pústulas, assim como para as populações descritas anteriormente (Tabela 3). Nessa população, as plantas F₂ foram classificadas em apenas duas classes: F₂ resistentes, e F₂ suscetíveis. As plantas F₂ resistentes apresentaram severidade final máxima de 0,01%, enquanto as plantas F₂ suscetíveis terminaram com severidade final média de 72,72 %, as quais tiveram a severidade aumentada a partir da segunda data de avaliação aos 48 dias após a emergência. Comportamento similar ao observado no genitor suscetível, a linhagem UFRGS 077026-2, a qual concluiu com elevada severidade final média, de 80,52% (Figura 5, Tabela 3).

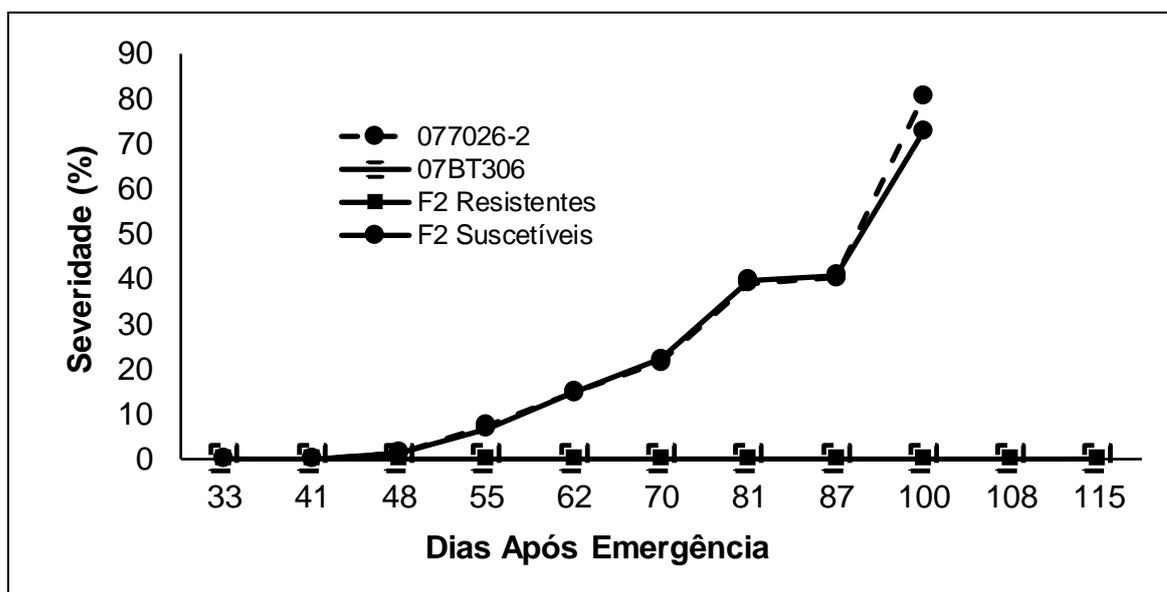


FIGURA 5. Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia na geração F2 da população 5 e em seus genitores, 07BT306 (resistente) e UFRGS 077026-2 (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.

Na Figura 6 é apresentado o progresso ferrugem da folha para a população 6, na qual o genitor resistente, a linhagem 07BT333, não apresentou pústulas durante o ciclo, sendo totalmente imune. Assim como para a população anterior, as plantas segregantes da geração F₂ foram classificadas em apenas duas classes, a classe F₂ resistentes se comportou de forma similar ao genitor resistente, apresentando somente 0,04% de severidade final. Contrariamente, a severidade da ferrugem da folha no genitor suscetível URS Guria apresentou aumento importante a partir da terceira avaliação, aos 62 dias após a emergência, sendo mais acentuado após a quarta avaliação. O término da avaliação para o genitor suscetível foi aos 115 dias após a emergência, concluindo com severidade média de 86,66%. Para os indivíduos F₂ Suscetíveis o progresso foi similar ao observado na categoria anterior, entretanto, a severidade média final foi de 58,61%, aos 122 dias após a emergência (Figura 6, Tabela 3).

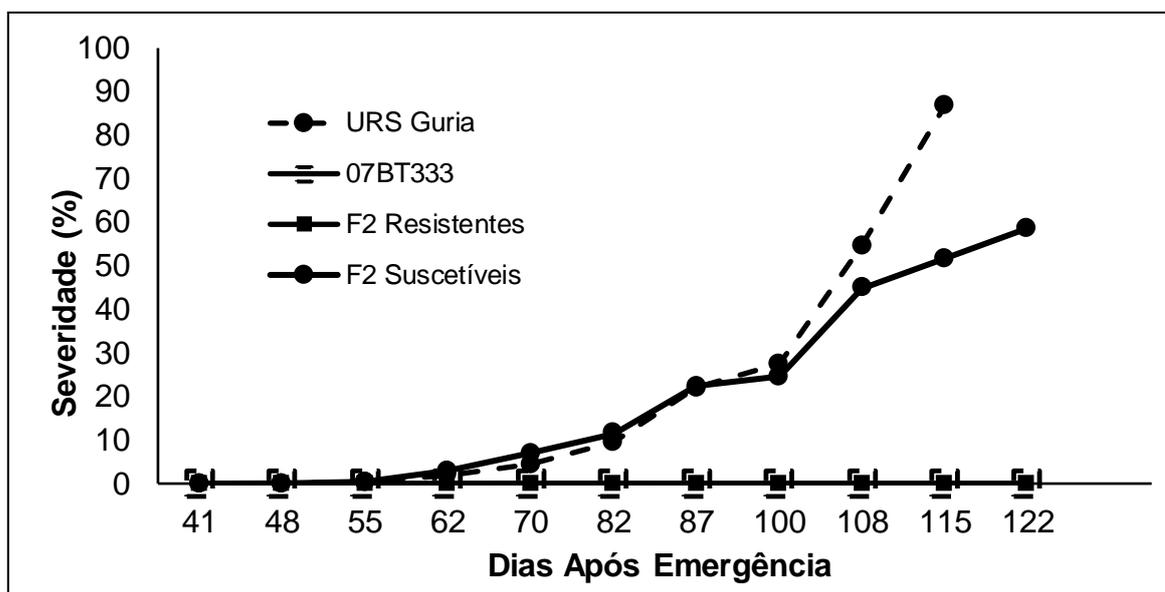


FIGURA 6. Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia na geração F₂ da população 6 e em seus genitores, 07BT333 (resistente) e URS Guria (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.

A população 6 foi avançada para a geração F_{2:3} e avaliada no ano de 2016. O desenvolvimento da doença nos genitores e geração F_{2:3} apresentou algumas diferenças em relação ao ano anterior. No ano de 2015 a epidemia iniciou aos 48 dias após a emergência, durando 81 dias, esse fato foi devido a um período de chuvas acompanhado de um aumento nas temperaturas ocorrido a partir do dia 4 de julho. Já no ano de 2016, devido ao clima mais seco e temperaturas mais baixas, ocorreu um retardo no início da doença, iniciando apenas aos 70 dias após a emergência (Figura 7), o que acarretou em uma menor duração do período da epidemia, apenas 56 dias. Os dados de precipitação e temperaturas máximas e mínimas de cada ano podem ser observadas nos apêndices 1 e 2.

Assim como observado no ano anterior, em 2016 o genitor 07BT333 não apresentou pústulas, sendo imune. Já as famílias F_{2:3} provenientes de plantas F₂ resistentes apresentaram incrementos no progresso da doença a partir dos 92 dias após a emergência, e ao término apresentaram 4,46% de severidade final média (Figura 7). Com relação ao genitor suscetível, a severidade da doença teve

incremento acentuado a partir da terceira avaliação, aos 84 dias após a emergência, terminando com média de severidade final inferior ao ano de 2015 com 57,79 % de área infectada. Já as famílias F_{2:3} derivadas de plantas F₂ suscetíveis apresentaram comportamento similar ao observado no ano anterior, a severidade nesta categoria aumentou a partir dos 84 dias após a emergência até atingir 68,01% aos 120 dias após a emergência (Figura 7).

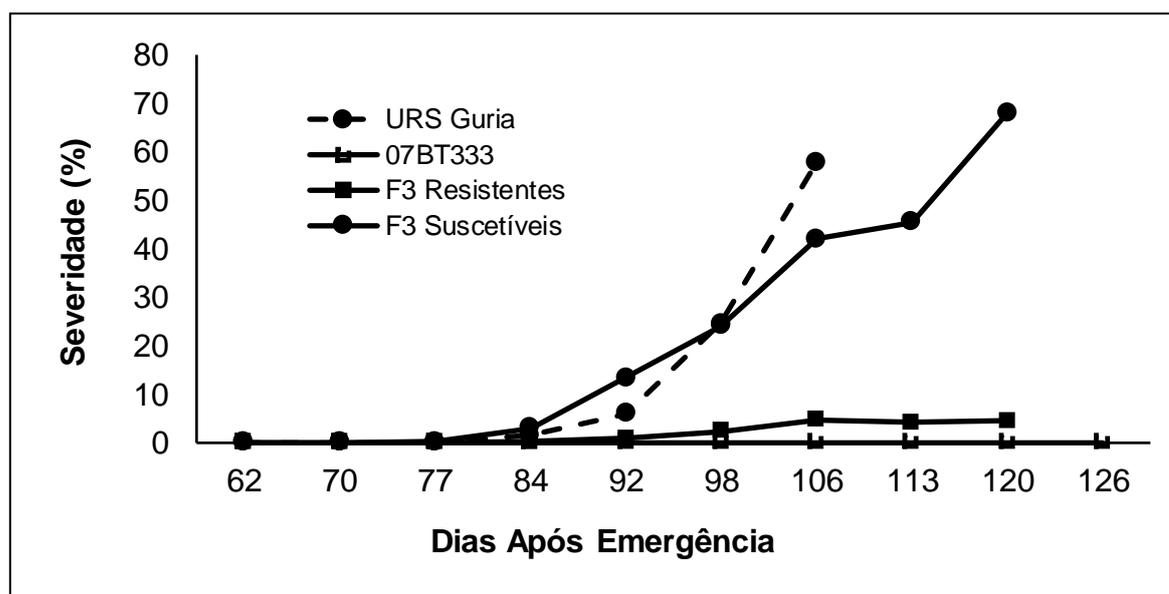


FIGURA 7. Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia em famílias F_{2:3} da população 6 e em seus genitores, 07BT333 (resistente) e URS Guria (suscetível). As classes fenotípicas da geração F_{2:3} correspondem às classes das plantas F₂ que deram origem as respectivas famílias F_{2:3}. Eldorado do Sul-RS, 2016.

Na população 7, o genitor 07BT333 apresentou 0,1 % de severidade final, devido algumas plantas apresentaram pequenas pústulas durante o ciclo, diferentemente do apresentado para o mesmo genitor na população anterior onde não se observou pústulas, possivelmente devido à pressão de inóculo. Da mesma forma, as plantas F₂ classificadas como resistentes apresentaram média de severidade final de 0,14 % (Figura 8, Tabela 3). Quando observado o progresso da doença, tanto para o genitor suscetível quanto para as plantas F₂ classificadas como suscetíveis, é

possível observar incrementos na severidade a partir da terceira avaliação, aos 55 dias após a emergência, sendo o progresso similar para ambas até os 82 dias após a emergência. A severidade média final do genitor foi de 74,7% aos 115 dias após a emergência, enquanto que, para as plantas F₂ suscetíveis foi de 55.1% (Figura 8, Tabela 3).

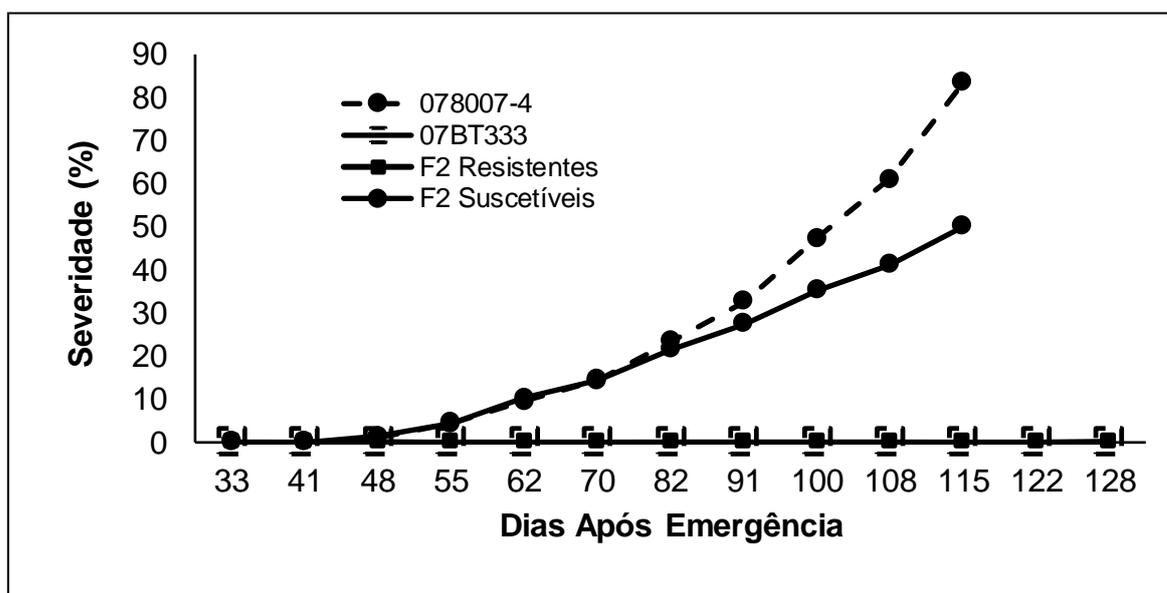


FIGURA 8. Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia na geração F₂ da população 7 e em seus genitores, 07BT333 (resistente) e UFRGS 078007-4 (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.

4.1.2 Progresso da ferrugem da folha nas populações com genitor resistente LA90105C4-1-1-1-2-1

No ano de 2015 foram avaliadas duas populações (população 8 e 9) tendo como genitor resistente comum a linhagem LA90105C4-1-1-1-2-1. Ambas as populações F₂ apresentaram somente duas classes fenotípicas bem definidas (F₂ resistentes e F₂ suscetíveis). A linhagem LA90105C4-1-1-1-2-1 não apresentou doença durante o ciclo (completa imunidade). As plantas F₂ resistentes tanto para a população 8 quanto para a população 9, tiveram comportamento igual a ao

genitor, com média de severidade final igual a zero, o que pode ser observado nas Figuras 9 e 10, respectivamente.

Na população 8, a ferrugem da folha iniciou aos 41 dias após a emergência, com o aumento progressivo da severidade das plantas F₂ classificadas como suscetíveis, as quais apresentaram severidade média final de 69,8 %, aos 122 dias após a emergência. Para o genitor suscetível URS Guará a severidade também inicia aos 41 dias após a emergência, porém a severidade começou a progredir com mais intensidade a partir de 100 dias após a emergência, apresentando severidade final média bem reduzida, de apenas 23,92%, aos 115 dias após a emergência (Figura 9).

Em relação a população 9, verifica-se comportamento similar do progresso da doença entre plantas segregantes F₂ da classe suscetível e do genitor suscetível, a linhagem UFRGS 960257-5. A ferrugem da folha iniciou aos 45 dias

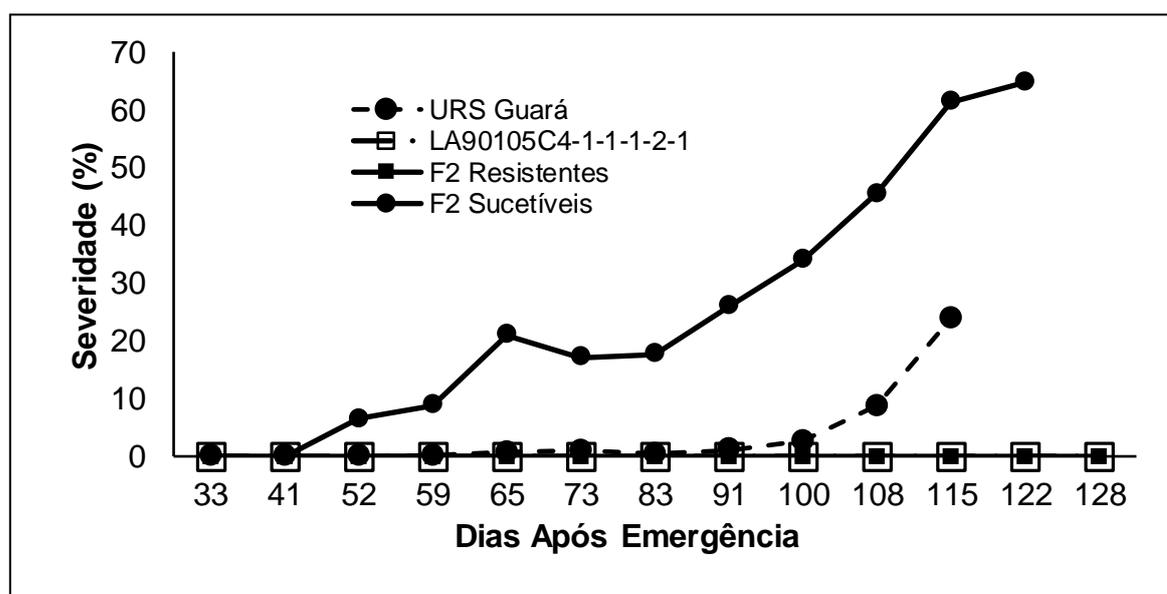


FIGURA 9. Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia na geração F₂ da população 8 e em seus genitores, LA90105C4-1-1-1-2-1 (resistente) e URS Guará (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.

após a emergência, com duração da epidemia foi de 83 dias. A severidade final média foi de 80,0% e 72,5% para o genitor suscetível UFRGS 960257-5 e plantas F_2 suscetíveis, respectivamente (Figura 10, Tabela 3).

A população 9 foi avançada para geração $F_{2:3}$ e o progresso da ferrugem da folha avaliado no ano de 2016, cujos resultados podem ser observados na Figura 11. O genitor resistente apresentou severidade final igual a zero, já o genitor suscetível apresentou incremento na área foliar infectada a partir da terceira avaliação aos 84 dias após a emergência, alcançando a severidade final média de 54,93%, ao final do ciclo (Figura 11). O mesmo padrão foi observado para a classe $F_{2:3}$ derivada de plantas F_2 suscetíveis, a qual teve severidade final média de 64,23%, sendo superior à linhagem suscetível UFRGS 960257-5. Para a classe de plantas $F_{2:3}$ resistentes, verificou-se severidade final média de 13,21%, devido a segregação dentro de algumas famílias $F_{2:3}$, com a presença de plantas suscetíveis, com severidade final elevada (Figura 11).

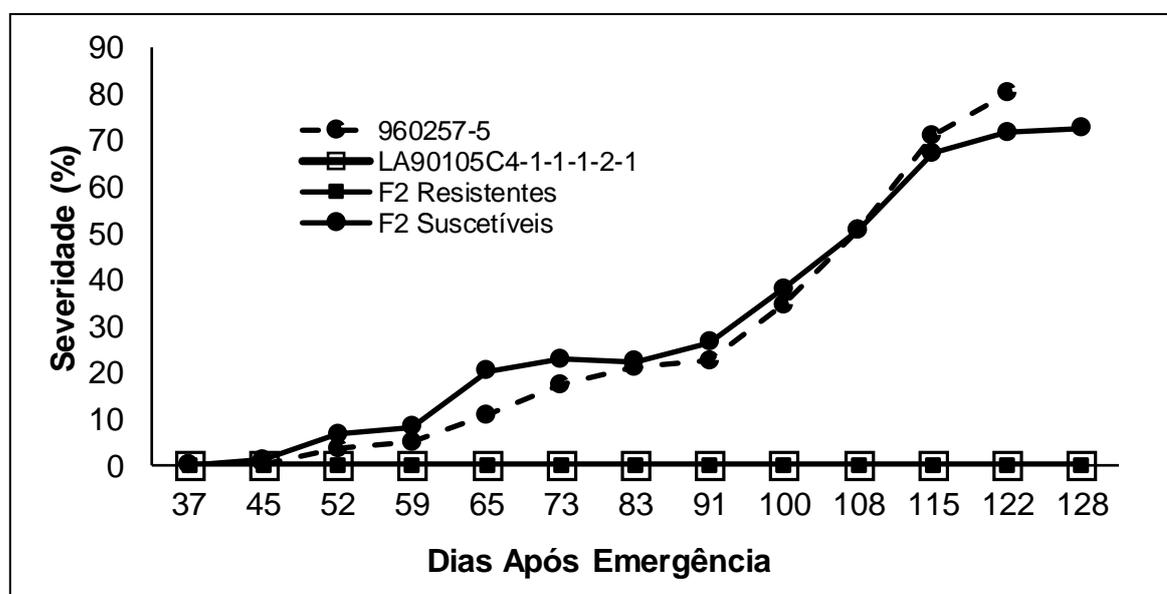


FIGURA 10. Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia na geração F_2 da população 9 e em seus genitores, LA90105C4-1-1-1-2-1 (resistente) e UFRGS 960257-5 (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.

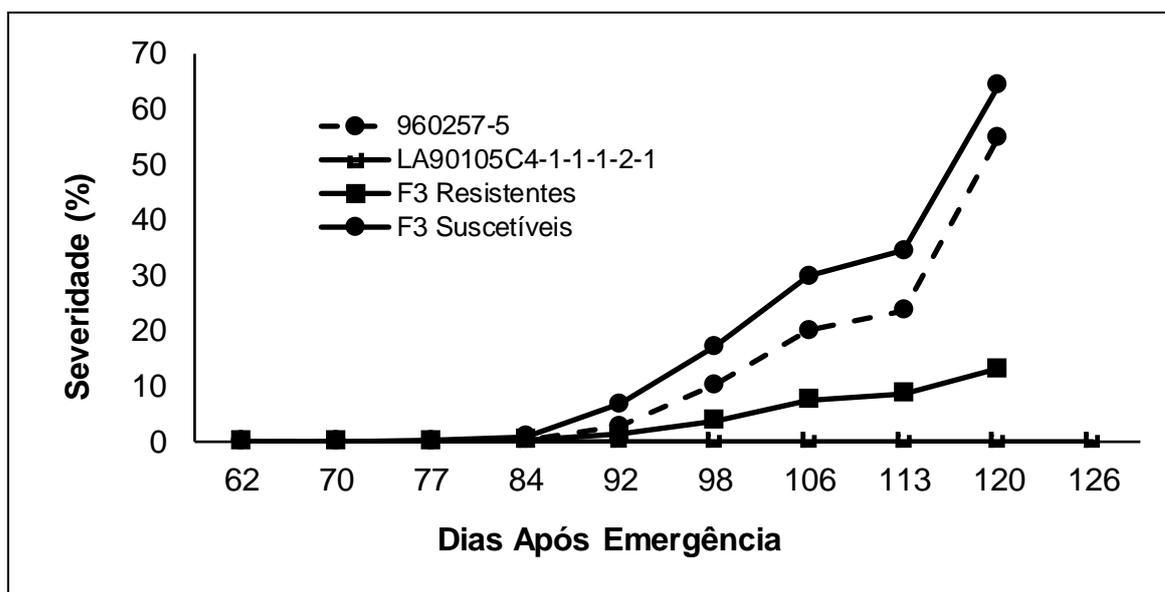


FIGURA 11. Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia em famílias $F_{2:3}$ da população 9 e em seus genitores, LA90105C4-1-1-1-2-1 (resistente) e UFRGS 960257-5 (suscetível). As classes fenotípicas da geração $F_{2:3}$ correspondem às classes das plantas F_2 que deram origem as respectivas famílias $F_{2:3}$. Eldorado do Sul-RS, 2016.

4.1.3 Progresso da ferrugem da folha na população com o genitor resistente Leggett

Somente uma população com o genitor resistente Leggett foi estabelecida a campo no ano de 2015. O progresso da doença observado nos genitores e população segregante F_2 são apresentados na Figura 12. No genitor resistente Leggett, não foram observadas pústulas de ferrugem da folha durante o ciclo da cultura. Já no genótipo suscetível URS Taura, a severidade de ferrugem da folha aumentou de forma progressiva, a partir dos 45 dias após a emergência, alcançando média de 90% aos 115 dias após a emergência. Nessa população as plantas segregantes F_2 foram divididas em 3 classes, F_2 Resistentes, F_2 Intermediárias e F_2 Suscetíveis. As plantas F_2 Suscetíveis mostraram progresso similar ao observado no genitor suscetível, no entanto a severidade final média foi inferior, com valor de 73,44% aos 115 dias após a emergência. Para as classes F_2 resistentes e F_2 intermediárias, resultados muito similares foram observados, porém, o que as difere é que os as

resistentes não apresentaram pústulas enquanto que as intermediárias apresentaram poucas pústulas, de tamanho pequeno, durante o ciclo e aos 122 dias após a emergência apresentaram severidade final média de 1,05% (Figura 12, Tabela 3).

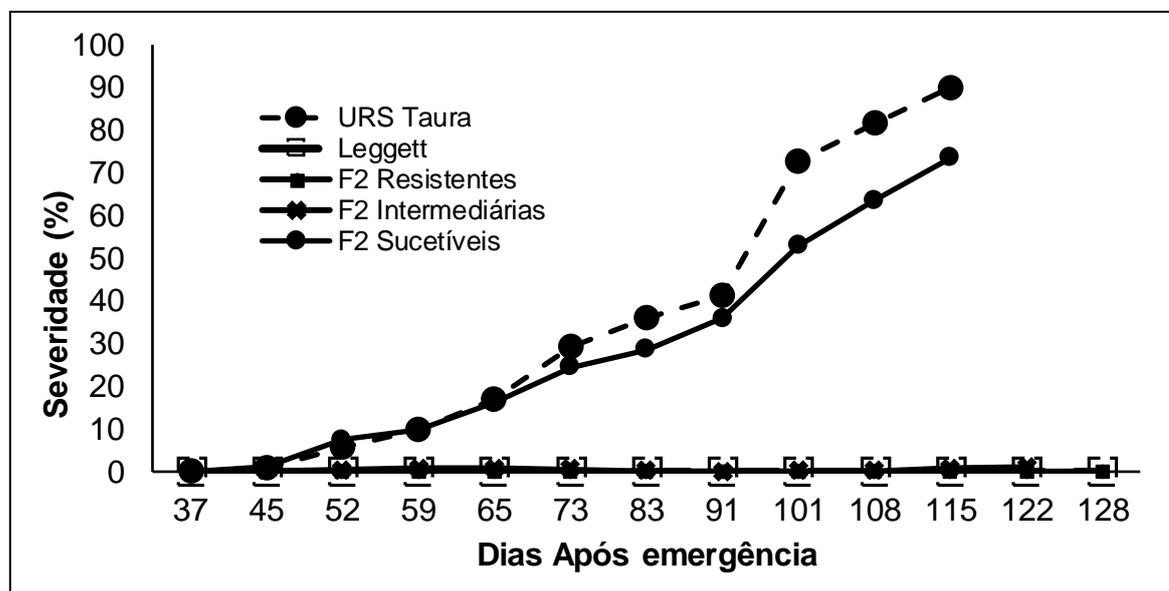


FIGURA 12. Progresso da severidade de ferrugem da folha da aveia na geração F₂ da população 10 e em seus genitores, Leggett (resistente) e URS Taura (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.

4.1.4 Progresso da ferrugem da folha nas populações com o genitor resistente URS Charrua

No ano de 2015 foram avaliadas cinco populações com o genitor resistente URS Charrua comum entre essas populações. Já no ano de 2016 apenas três populações foram avançadas para a geração F_{2:3}. Os dados referentes ao progresso da ferrugem da folha, referentes a essas populações, podem ser observados nas Figuras 13 a 20.

Resultado comum entre as cinco populações é o fato das plantas de URS Charrua não apresentarem pústulas de ferrugem da folha no ano de 2015.

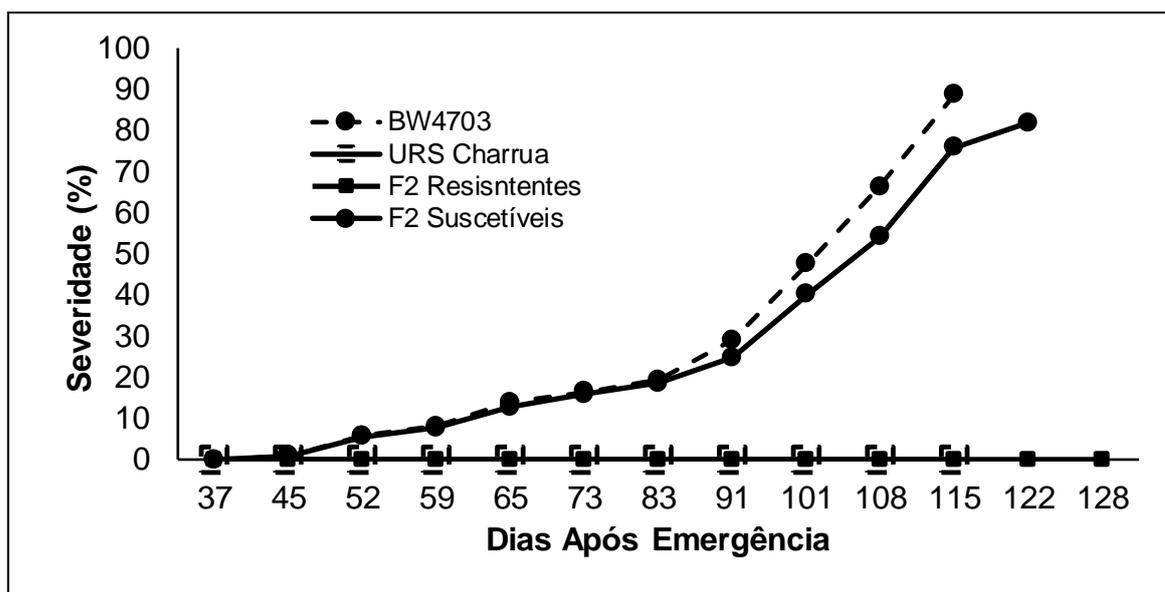


FIGURA 13. Progresso da severidade de ferrugem da folha da aveia na geração F₂ da população 11 e em seus genitores, URS Charrua (resistente) e BW 4703 (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.

Na população 11, os indivíduos F₂ resistentes, assim como no genitor URS Charrua, apresentaram severidade final zero. Já a linhagem genitora suscetível BW 4703 apresentou incrementos na severidade da doença a partir dos 45 dias após a emergência e severidade final média foi de 88,57%. Da mesma forma, as plantas F₂ suscetíveis tiveram progresso de severidade similar ao observado no genitor BW 4703, sendo a severidade final muito próxima, com valor de 81,87% (Figura 13).

Assim como na população anterior, a geração segregante F₂ da população 12, derivada do cruzamento entre URS Charrua e UFRGS 970497-1, foi classificada em somente duas classes. A classes resistente apresentou média de severidade final igual a 0,36% (Figura 14). Para o genitor suscetível UFRGS 970497-1, e também para as plantas F₂ suscetíveis, foram observados incrementos no progresso da severidade a partir dos 45 dias após a emergência, progredindo até chegar a severidade final média de 45,75% e 59,39%. (Figura 14, Tabela 3)

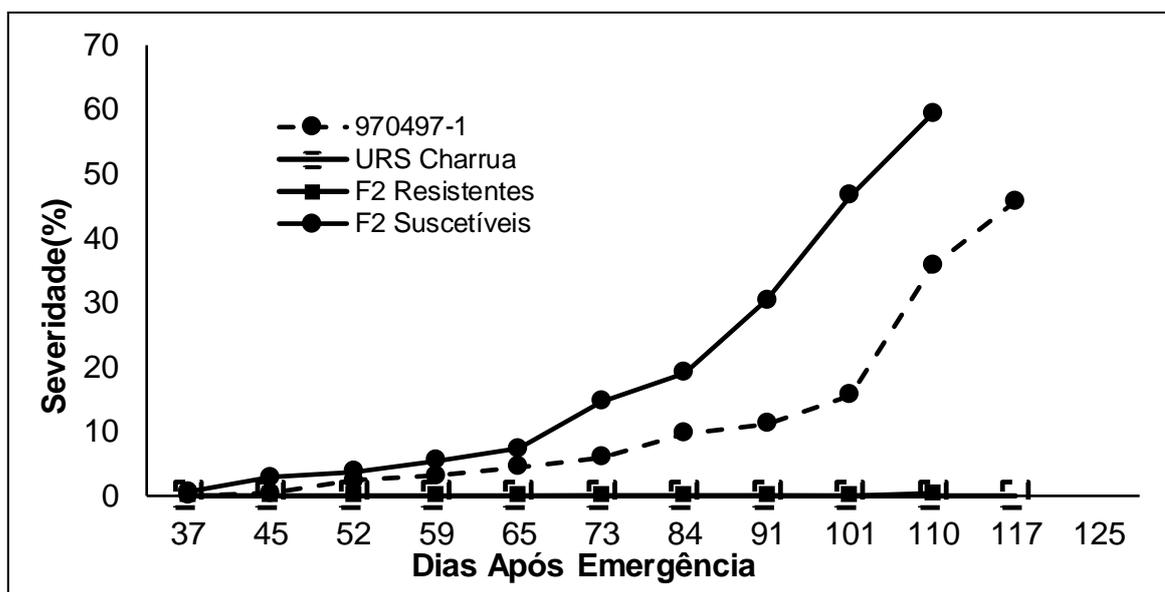


FIGURA 14. Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia na geração F₂ da população 12 e em seus genitores, URS Charrua (resistente) e UFRGS 970497-1 (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.

A população 12 é uma das três populações com o genitor comum URS Charrua a qual foi avançada para a geração F_{2:3}, sendo avaliada no ano de 2016. O genitor resistente URS Charrua, diferentemente do ano de 2015, apresentou doença, chegando a 1,0% de severidade final média. (Figura 15). O progresso da severidade de ferrugem da folha do genitor suscetível, UFRGS 970497-1, e das famílias F_{2:3} suscetíveis, foi similar alcançando severidade final média de 38,0% (Figura 15). A diferença na severidade final observada nesse genitor suscetível nos anos de 2016 e 2015, quando alcançou cerca de 46%, pode ser explicada, em parte, pela duração da epidemia, sendo que no primeiro ano a epidemia durou 80 dias, enquanto que no segundo durou 48 dias (Figuras 14 e 15). As plantas F_{2:3} da classe Resistentes apresentaram severidade final média de aproximadamente 10%, o que é explicado pela segregação de algumas famílias resistentes, apresentando plantas suscetíveis (Figura 15).

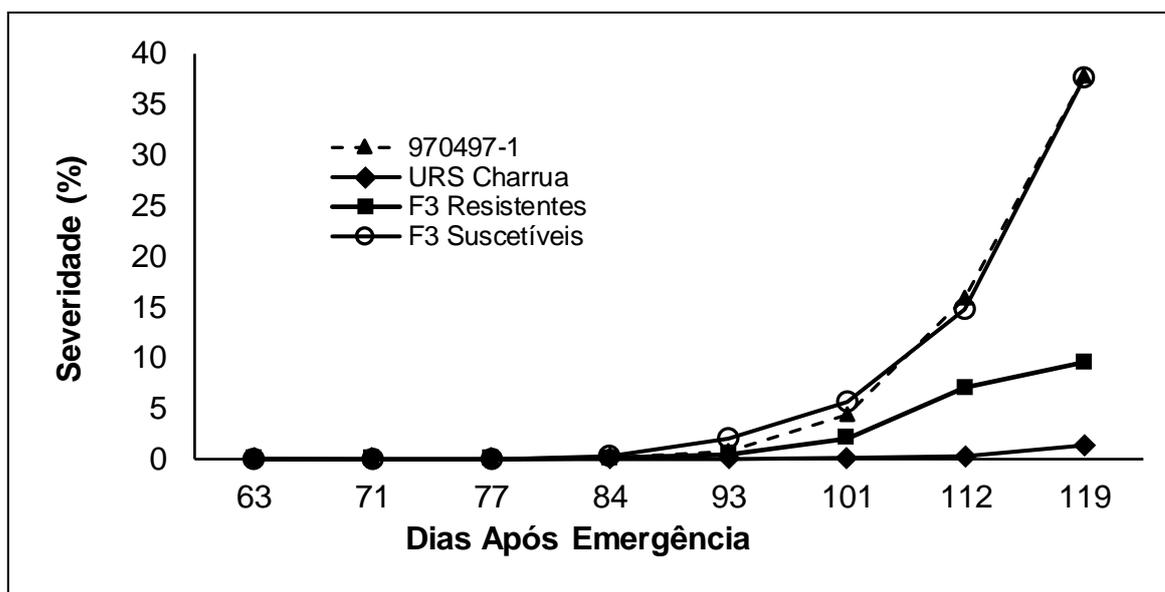


FIGURA 15. Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia na geração $F_{2:3}$ da população 12 e em seus genitores, URS Charrua (resistente) e UFRGS 970497-1 (suscetível). As classes fenotípicas da geração $F_{2:3}$ correspondem às classes das plantas F_2 que deram origem as respectivas famílias $F_{2:3}$. Eldorado do Sul-RS, 2016.

A Figura 16 apresenta os dados obtidos para a população 13 no ano de 2015, onde a geração segregante F_2 foi classificada em dois grupos, como nas populações 11 e 12. Para a classe F_2 Resistentes, assim como para o genitor URS Charrua, não foram observados sintomas de ferrugem da folha. Enquanto que, para o genitor suscetível, UFRGS 066083-1, e para a classe de plantas F_2 Suscetíveis a severidade foi elevada, chegando a 93,7 e 80,6%, respectivamente. Além disso progresso similar da severidade foi observado nas plantas suscetíveis, com sintomas iniciando aos 45 dias após a emergência (Figura 16, Tabela 3).

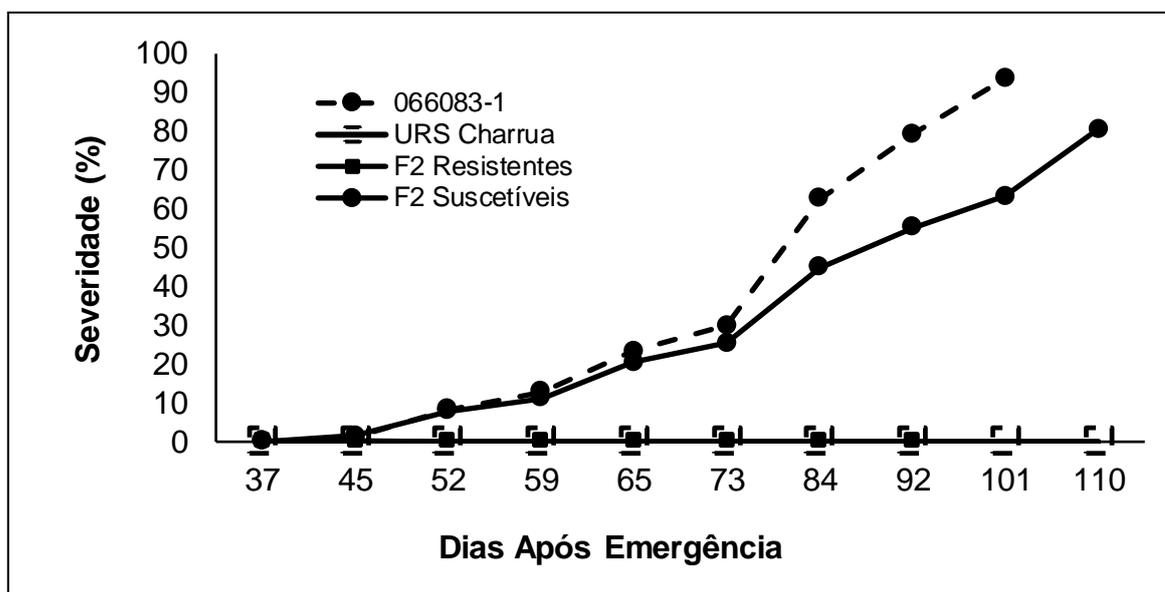


FIGURA 16. Progresso da severidade de ferrugem da folha da aveia na geração F₂ da população 13 e em seus genitores, URS Charrua (resistente) e UFRGS 066083-1 (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.

Na população 14, diferentemente das populações 11, 12 e 13, as plantas segregantes F₂ foram classificadas em três classes fenotípicas: F₂ resistente, F₂ Intermediárias e F₂ Suscetíveis. A severidade final da classe resistente ficou com média de 0,01%, equiparando-se ao genitor URS Charrua. Diferentemente, o genótipo suscetível UFRGS 046054-5 apresentou incrementos na severidade a partir dos 45 dias após a emergência até chegar a severidade final de 63,3% aos 101 dias após a emergência. Enquanto que, a classe F₂ suscetível apresentou média de severidade final 66,51% aos 117 dias após emergência (Figura 17). Diferentemente das duas classes F₂ descritas acima, a classe intermediária manteve severidade média constante de aproximadamente 4% até os 73 dias após a emergência, posteriormente aumentos foram observados, até chegar a severidade final média de 18,05% (Figura 17, Tabela 3)

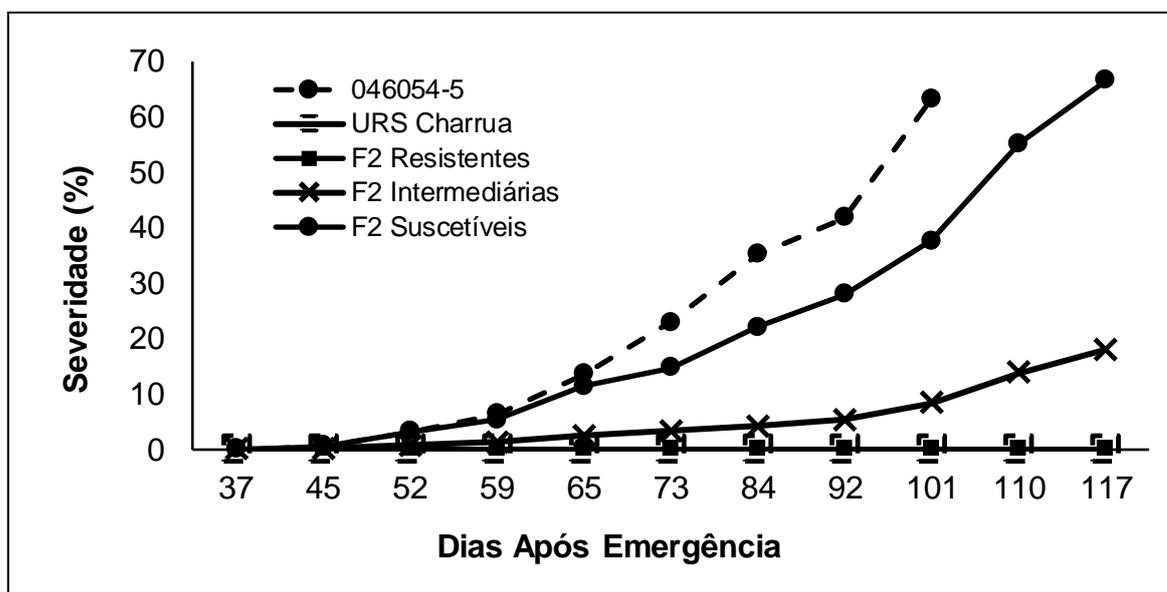


FIGURA 17. Progresso da severidade de ferrugem da folha da aveia na geração F₂ da população 14 e em seus genitores, URS Charrua (resistente) e UFRGS 046054-5 (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.

No ano de 2016 a geração F_{2:3} da população 14 foi avaliada quanto ao progresso da severidade a ferrugem da folha. Semelhante ao observado nas outras populações avaliadas, o genitor resistente URS Charrua apresentou ferrugem nas duas últimas avaliações realizadas, concluindo com severidade final média de 6,55% (Figura 18). As classes F_{2:3} derivadas de plantas F₂ Resistentes e Intermediárias apresentaram severidade final média de 11,42% e 20,91%, respectivamente. Diferentemente, tanto o genitor suscetível UFRGS 046054-5 como as plantas da classe F_{2:3} Suscetíveis alcançaram severidade final média elevada, de 87,5% e 71,55%, respectivamente (Figura 18). A alta severidade observada para a média das famílias F_{2:3} suscetíveis, deve-se ao fato de não segregarem para resistência, sendo suscetíveis.

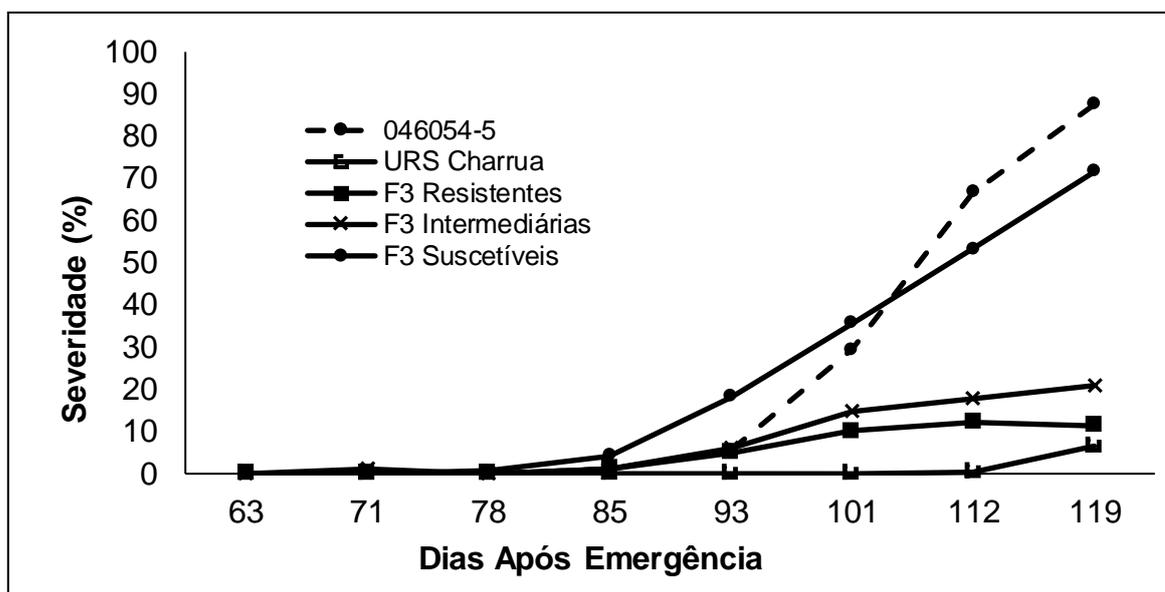


FIGURA 18. Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia na geração $F_{2:3}$ da população 14 e em seus genitores, URS Charrua (resistente) e UFRGS 046054-5 (suscetível). As classes fenotípicas da geração $F_{2:3}$ correspondem às classes das plantas F_2 que deram origem as respectivas famílias $F_{2:3}$. Eldorado do Sul-RS, 2016.

A última população avaliada com genitor URS Charrua foi a população 15, na qual as plantas segregantes F_2 formaram duas classes: F_2 resistentes e F_2 suscetíveis. A severidade final média das plantas F_2 resistentes ficou igual a 0,01%, similar ao observado nas plantas para o genitor URS Charrua, o qual foi imune no mesmo ano (Figura 19). De modo contrário, o genitor suscetível URS Penca apresentou início de severidade a partir dos 48 dias após emergência, e incrementos significativos no progresso foram observados partir da segunda avaliação aos 52 dias após emergência. Em relação à média da severidade final, obteve-se 77,75% para o genótipo suscetível, enquanto que para as plantas F_2 classificadas como suscetíveis foi de 49,13% (Figura 19).

Assim como as populações 12 e 14, a população 15 foi avançada para a geração $F_{2:3}$ e conduzida a campo no ano de 2016. Os resultados referentes ao progresso da severidade podem ser observados na Figura 20. A epidemia no ano de 2015 a epidemia durou 62 dias enquanto que no ano de 2016 durou 48 dias

(Figuras 19 e 20). Em 2016, o progresso da severidade da ferrugem da folha teve incrementos significativos a partir da terceira avaliação aos 82 dias após a emergência, tanto para o genitor suscetível como para a classe F_{2:3} suscetíveis.

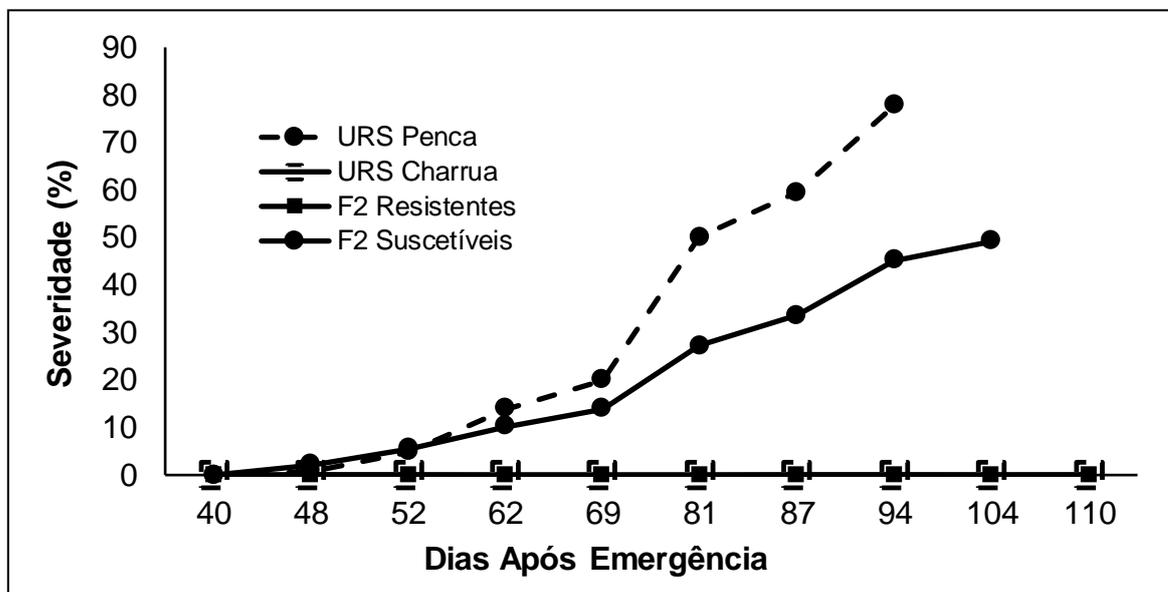


FIGURA 19. Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia na geração F₂ da população 15 e em seus genitores, URS Charrua (resistente) e URS Penca (suscetível). Eldorado do Sul-RS, 2015.

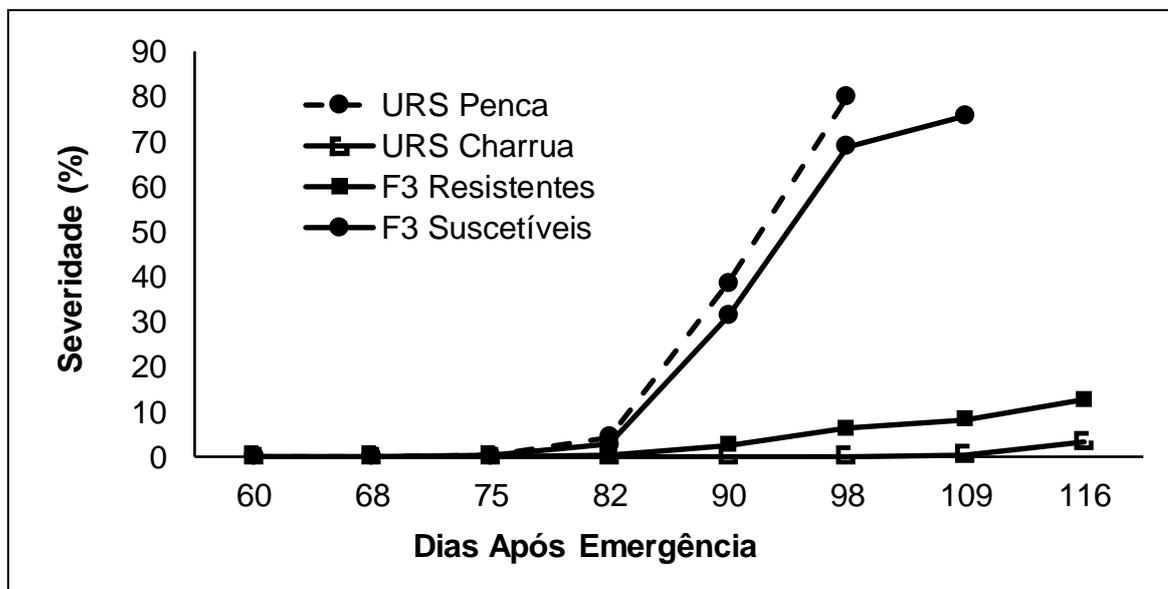


FIGURA 20. Progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia geração F_{2:3} da população 15 e em seus genitores, URS Charrua (resistente) e URS Penca (suscetível). As classes fenotípicas da geração F_{2:3} correspondem às classes das plantas F₂ que deram origem as respectivas famílias F_{2:3}. Eldorado do Sul-RS, 2016.

Além disso, a severidades final média foi muito próxima para genitor URS Penca e a classe F_{2:3} Suscetíveis, atingindo 79,81% e 75.66%, respectivamente (Figura 20).

Na população 15, o genitor URS charrua manteve o mesmo padrão observado nas outras duas populações avaliadas em 2016, apresentando doença nas últimas duas avaliações. Para a categoria de famílias F_{2:3} Resistentes, a média de severidade final foi de 12,69%, ficando mais próxima da média de severidade final de 3,28% do genitor URS Charrua (Figura 20).

4.2 Distribuições de frequências da ASCPDNC

Com base nos valores de ASCPDNC dos genitores, as plantas F₂ foram classificadas em até quatro classes: Resistente, Suscetível e, eventualmente, em Resistente-Intermediária ou Intermediária (Tabela 4). Além disso, foram levados em consideração a severidade final observada e o progresso da severidade, para uma melhor classificação dos indivíduos. Com relação à classificação, foram considerados resistentes os indivíduos que tiveram valor de ASCPDNC dentro da distribuição do genitor resistente ou similar à do mesmo, quando utilizado mais de um parâmetro. Os parâmetros de severidade final e progresso da doença, em algumas populações, contribuíram para uma melhor classificação dos indivíduos.

Em populações que apresentaram distribuição contínua, não ficando clara a distinção entre indivíduos resistentes e suscetíveis, utilizou-se a distribuição do genitor suscetível para fazer a classificação. Nesses casos consideraram-se como suscetíveis os indivíduos que apresentaram ASCPDNC acima da menor ASCPDNC do genitor suscetível ou menor severidade final apresentada por esse genitor. Para populações que apresentaram mais de duas classes, foram utilizados tanto as distribuições de ASCPDNC dos genitores quanto severidade final de cada

genitor. Assim, os indivíduos que ficaram entre as distribuições dos genitores foram considerados como resistentes-intermediários e intermediários ou somente intermediários, além das classes Resistente e Suscetível.

4.2.1 Distribuições de frequências da ASCPDNC para populações com genitores resistentes 07BT306 e 07BT333

Na Figura 21 tem-se as distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas F₂ da população 1. É possível observar distinção entre as distribuições de frequências da linhagem resistente 07BT306 e do genótipo suscetível URS Guria. Os valores de ASCPDNC para o genitor resistente foi igual a zero e variaram de 943,27 a 1670,07 para o genitor suscetível. Assim, 127 plantas da geração F₂ foram classificadas como resistentes, 16 como intermediárias e 58 foram consideradas suscetíveis (Tabela 4). O valor médio de ASCPDNC da geração F₂ foi igual a 508,4 ficando mais próximo à média do genitor resistente do que da média do suscetível, que foi de 1325,62 (Figura 21, Tabela 4).

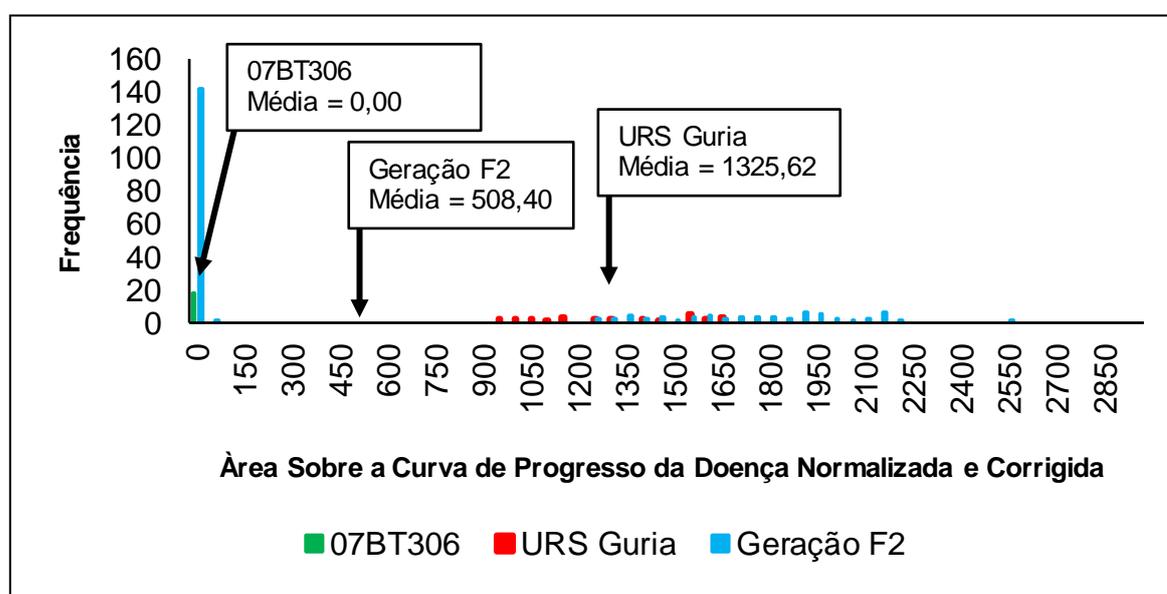


FIGURA 21. Distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas segregantes F₂ da população 1. Eldorado do Sul-RS, 2015.

TABELA 4. ASCPDNC média e desvio padrão dos genitores femininos e masculinos de cada população segregante, ASCPDNC média e desvio padrão para cada classe fenotípica (Resistente, Resistente-Intermediária, Intermediária e Suscetível). Eldorado do Sul – RS, 2015.

Pop.	Genitor feminino	Genitor masculino	Nº de indivíduos		ASCPDNC					
			R: R-I: I:S ou R:I:S ou R:S	Genitor feminino	Genitor masculino	População F ₂	R	R-I	I	S
1	07BT306	URS Guria	1227:16:58	0.0 ± 0.0	1325.6 ± 240.3	508.4 ± 814.2	0.0 ± 0.0	-	8.5 ± 13.0	1759.5 ± 295.7
2	UFRGS 046054-5	07BT306	34:55:19:148	1854.5 ± 299.6	0.0 ± 0.0	1219.6 ± 1053.2	0.0 ± 0.0	6.8 ± 6.2	114.7 ± 208.7	2092.4 ± 315.8
3	URS Tarimba	07BT306	32:59:135	1653.4 ± 331.8	0.0 ± 0.0	1015.3 ± 846.5	0.1 ± 0.4	-	126.2 ± 168.2	1644.5 ± 444.8
5	UFRGS 077026-2	07BT306	161:97	1974.8 ± 282.3	0.0 ± 0.0	795.6 ± 1050.8	0.1 ± 1.1	-	-	2115.8 ± 365.7
6	07BT333	URS Guria	147:59	0.5 ± 1.1	1300.5 ± 248.6	481.0 ± 789.1	1.3 ± 8.8	-	-	1676.2 ± 406.0
7	07BT333	UFRGS 078007-4	50:139	3.9 ± 6.1	2009.3 ± 356.0	1386.6 ± 1096.2	2.6 ± 5.9	-	-	1884.5 ± 832.8
8	LA90105 C4-1-1-1-2-1	URS Guará	165:60	0.0 ± 0.2	229.4 ± 232.9	577.2 ± 1020.4	0.0 ± 0.0	-	-	2201.4 ± 619.80
9	LA90105 C4-1-1-1-2-1	UFRGS 960257-5	172:75	0.0 ± 0.0	1950.0 ± 376.5	741.3 ± 1145.9	0.1 ± 1.7	-	-	2440.5 ± 401.5
10	Leggett	URS Taura	94:92:65	0.0 ± 0.0	2400.0 ± 284.1	674.8 ± 1137.3	0.1 ± 0.4	-	34.3 ± 43.0	2557.0 ± 440.4
11	BW 4703	URS Charrua	43:194	2185.9 ± 366.6	0.0 ± 0.0	1734.7 ± 953.6	0.0 ± 0.0	-	-	2119.2 ± 541.2
12	UFRGS 970497-1	URS Charrua	113:154	1084.7 ± 385.8	0.0 ± 0.0	781.2 ± 789.1	0.8 ± 2.2	-	-	1353.9 ± 550.3
13	UFRGS 066083-1	URS Charrua	159:79	2266.8 ± 446.5	0.0 ± 0.0	654.4 ± 960.4	3.9 ± 10.2	-	-	1963.7 ± 451.7
14	URS Charrua	UFRGS 046054-5	116:43:89	0.0 ± 0.0	1722.4 ± 261.8	615.1 ± 753.2	0.2 ± 1.0	-	352.9 ± 253.3	1543.1 ± 398.5
15	URS Charrua	URS Penca	209:29	0.0 ± 0.0	1907.5 ± 316.6	172.1 ± 530.1	0.4 ± 2.4	-	-	1409.6 ± 756.5

R: Resistente, R-I: Resistente-Intermediária, I: Intermediária, S: Suscetível.

Assim como na população 1 o genitor resistente 07BT306 da população 2 apresentou imunidade até o final da avaliação, já para o genitor suscetível, UFRGS 046054-5, os valores de ASCPDNC variaram de 1403,90 a 2516,26, com média igual a 1854,56. (Figura 22, Tabela 4). Entre as plantas segregantes a ASCPDNC variou de 0 a 2889,9 e média de 1219,69, sendo que 34 plantas foram classificadas como resistentes, 55 resistente-intermediárias, 19 intermediárias, e 148 suscetíveis (Tabela 4). A variação de ASCPDNC das classes foi de 0 a 0,01 para as resistentes, de 0,07 a 26,06 para resistente-intermediárias, de 14,68 a 918,01 para intermediárias e 1155,82 a 2579,46 para as suscetíveis. A sobreposição observada pelas duas classes (Resistente-Intermediária e Intermediária) é devido aos valores bem próximos de ASCPDNC, com difícil distinção. Para a classificação fenotípica a severidade final foi utilizada como parâmetro diferenciador, sendo que a severidade final variou de 0,10 a 1,50% e de 1,80 a 35,0%, para as classes Resistente-Intermediária e Intermediária, respectivamente (Tabela 3).

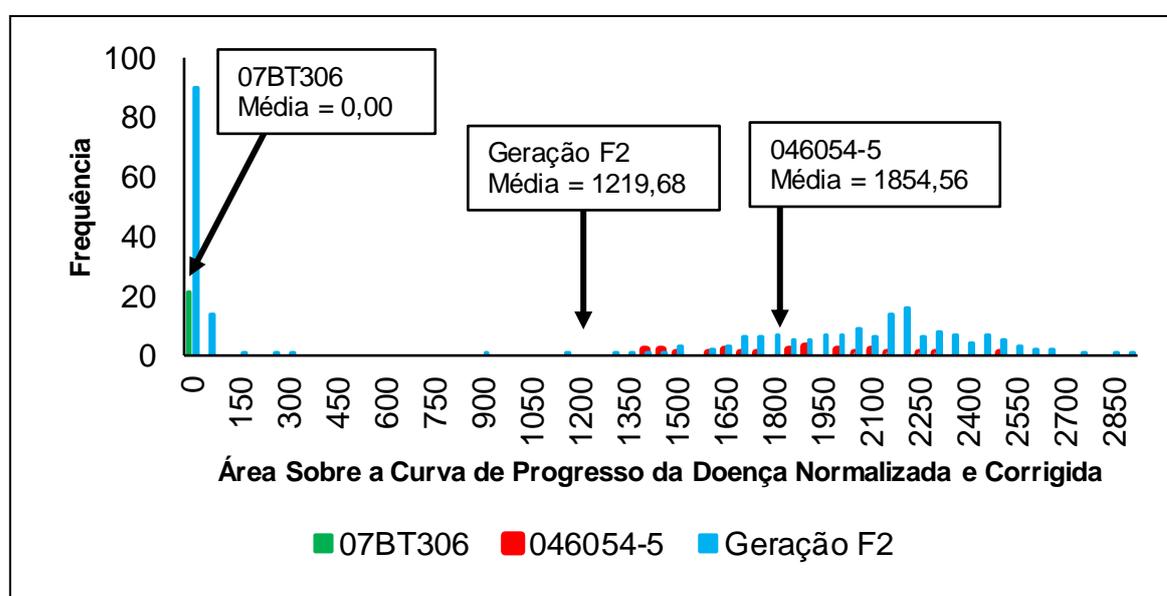


FIGURA 22. Distribuição de frequência dos valores de ASCPDNC para os genótipos genitores e plantas segregantes F2 da população 2. Setas negras indicam seus respectivos valores médios. Eldorado do Sul-RS, 2015.

Em 2015 os valores de ASCPDNC da população 3 variaram da seguinte maneira: zero para o genitor resistente, 07BT306; entre 1082,23 a 2254,48, com média de 1653,48 para o genitor suscetível, URS Tarimba; de 0 a 2595,98 e média de 1015,36 para a geração segregante F₂ (Figura 23, Tabela 4). Nessa geração foram classificadas como resistentes 32 plantas, 23 plantas como resistente-intermediárias, 36 plantas como intermediárias e 135 plantas como suscetíveis. Novamente, para classificação da F₂ foi considerado tanto a ASCPDNC quanto a severidade final. A ASCPDNC para cada classe variou da seguinte maneira: entre 0 a 1,7, para a classe Resistente; entre 0,7 a 32,51, na classe Resistente-Intermediária; entre 33,8 a 653,19, na classe Intermediária; e entre 714,75 a 2595,98, na Suscetível. A sobreposição das classes é devido a utilização do parâmetro severidade final, além do que as classes apresentaram valores muito próximos de ASCPDNC, dificultando uma clara distinção. Para a estimativa o número de locos envolvidos no caráter resistência à ferrugem da folha na

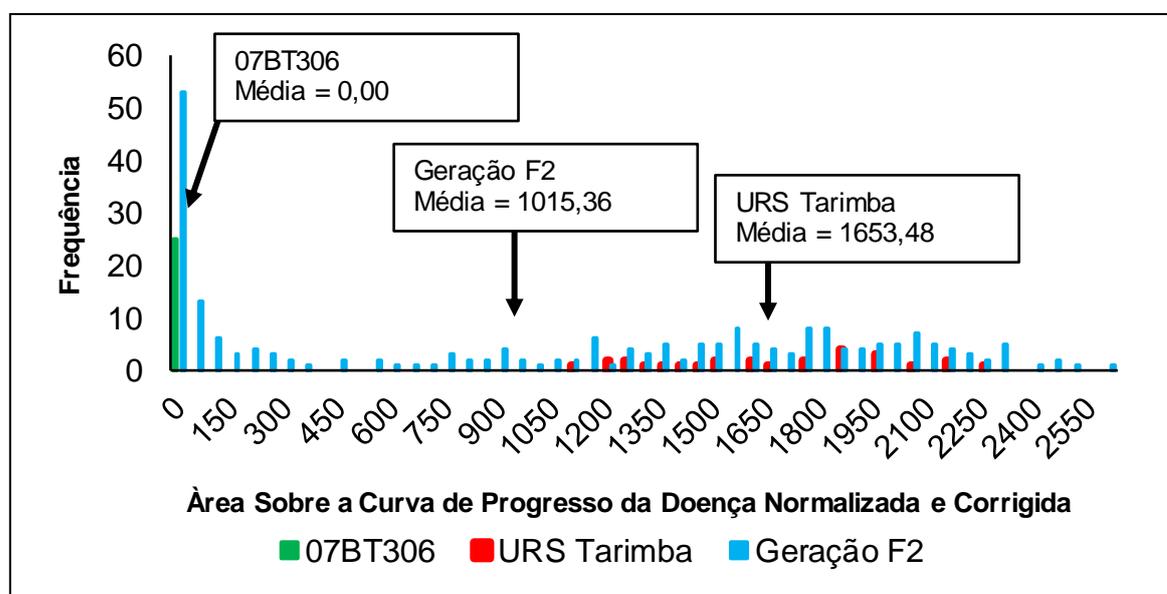


FIGURA 23. Distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas segregantes F₂ da população 3. Eldorado do Sul-RS, 2015.

população 3, as classes Resistente-Intermediária e Intermediária foram agrupadas, considerando-se apenas 3 classes: Resistente, Intermediária e Suscetível (Tabela 4).

Na população 5 foram observadas, 258 indivíduos F_2 , onde 161 mostraram-se resistentes e 97 mostraram-se suscetíveis. (Tabela 4). Na Figura 24 é possível observar a clara distinção entre as duas classes, onde a média da geração F_2 foi de 795,63, variando de 0 a 3079,29, enquanto que a média de ASCPDNC para o genitor resistente foi de zero, ou seja, completa imunidade. Já para o genitor suscetível, a linhagem UFRGS 077026-2, a ASCPDNC variou de 1394,70 a 2507,01, com média igual a 1974,88 (Tabela 4). Para essa população não ocorreu sobreposição de classes, não apresentando distribuição contínua, devido aos indivíduos resistentes apresentarem completa imunidade. Além disso 5 plantas com severidade final de 0,3 a 0,5 foram considerados resistentes (ASCPDNC máxima igual a 13,65), enquanto que a ASCPD mínima para a classe suscetível foi de 1040,0, com severidade final de 30%. (Tabela 3)

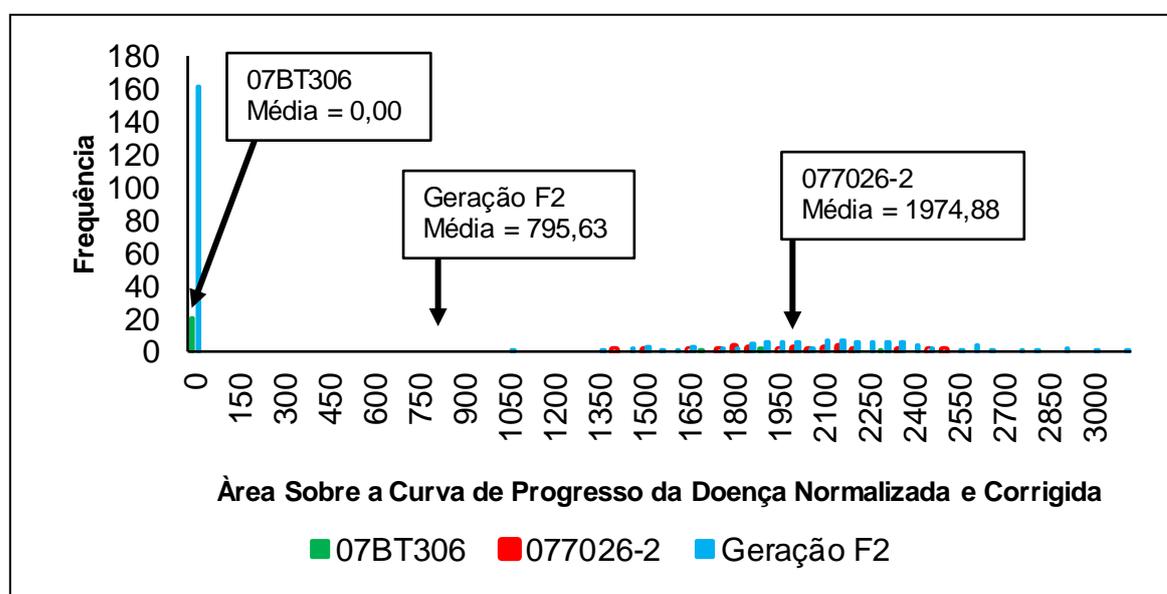


FIGURA 24. Distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas segregantes F_2 da população 5. Eldorado do Sul-RS, 2015.

A Tabela 4 apresenta o número de indivíduos de cada classe fenotípica da população 6, que foi de 147 plantas resistentes e 59 plantas suscetíveis. Na Figura 25 são apresentadas as distribuições de frequências da população 6, derivadas do cruzamento entre os genitores 07BT333 (resistente) e URS Guria (suscetível). As médias de ASCPDNC, respectivas a cada genitor, foram de 0,52 e 1300,51. O genitor resistente apresentou algumas pústulas durante a epidemia da doença, porém, a sua severidade final foi de 0. Enquanto que, para o genitor suscetível a severidade final variou de 40 a 90% (Tabela 3), sendo que a ASCPDNC mínima foi de 795,89 e a máxima de 1709,48. A ASCPDNC média para a geração segregante F_2 foi de 481,07, com variação de 0 a 2428,04. Verificou-se uma clara distinção entre as classes Resistente e Suscetível, como é possível verificar na Figura 25. Na F_2 , a máxima ASCPDNC para a classe Resistente foi de 72,12, com severidade final não superior a 0,8, enquanto que a classe Suscetível apresentou ASCPDNC mínima de 639,20, com severidade final mínima de 15% (Tabela 3)

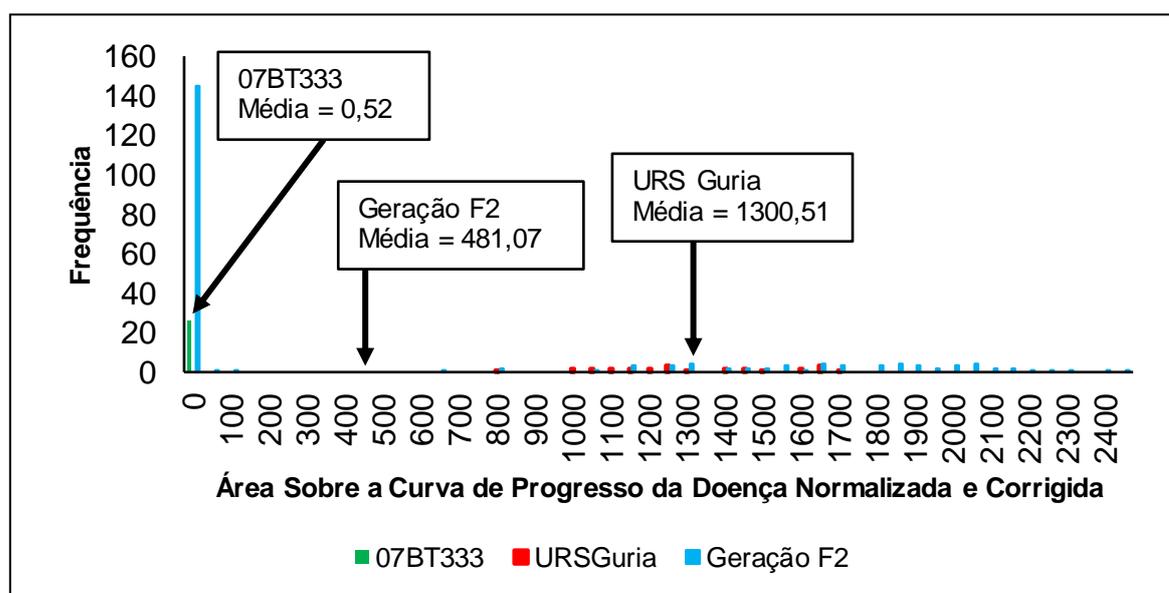


FIGURA 25. Distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas segregantes F_2 da população 6. Eldorado do Sul-RS, 2015.

Para a população 7, foram observadas 50 plantas resistentes e 139 plantas suscetíveis, em um total de 189 indivíduos (Tabela 4). Assim como verificado na população anterior o genitor resistente 07BT333 não foi imune, apresentando variação da ASCPDNC de 0 a 21,60, com média igual a 3,92 (Tabela 4). Enquanto que a média da geração F₂ foi de 1386,68, ficando mais próxima à média do genitor suscetível, UFRGS 078007-4. O qual apresentou média de ASCPDN igual a 2009,30, variando entre 999,26 e 2800,01 (Figura 26, Tabela 4).

A separação fenotípica das plantas F₂ da população 7 não foi tão clara como a observada na população 6. Foram considerados resistentes os indivíduos que apresentaram ASCPDNC final inferior a 34,12, enquanto que a classe intermediária variou de 22,66 a 1205,01 e a classe suscetível de 799,25 a 3238,12. A sobreposição na ASCPDNC das classes de maior resistência é devido a utilização de um segundo parâmetro, a severidade final, o qual auxiliou para uma melhor classificação. Para estimativa do número de locos controlando a resistência à ferrugem da folha foram consideradas somente duas classes (Tabela 4, Tabela 7).

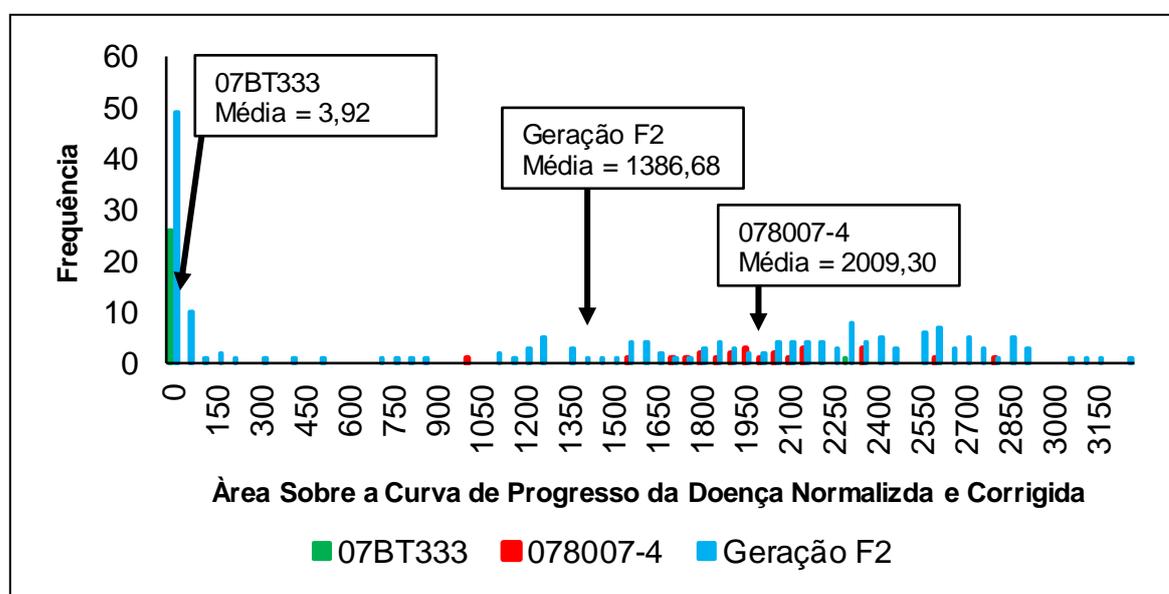


FIGURA 26. Distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas segregantes F₂ da população 7. Eldorado do Sul-RS, 2015.

4.2.2 Distribuições de frequências da ASCPDNC para populações com o genitor resistente LA90105C4-1-1-1-2-1

A população 8 apresentou 165 plantas resistentes e 60 plantas suscetíveis, em um total de 225 plantas F₂ (Tabela 4). A média da ASCPDNC do genitor LA90105C4-1-1-1-2-1 foi de 0,04 apresentando somente um indivíduo com 0,4% de severidade, na última avaliação, as demais plantas foram imunes ao patógeno. A média da ASCPDNC do genitor suscetível URS Guará foi 229,41, valor bem inferior à média dos genitores suscetíveis das demais populações apresentadas até este momento. Já a geração segregante F₂ apresentou média de ASCPDNC igual a 577,28 (Tabela 4), variando de 0 a 3174,44, enquanto que para o genitor suscetível a variação foi de 23,70 a 869 (Figura 27).

As plantas F₂ da população 8 apresentaram uma clara distinção entre as classes Resistente e Suscetível, não havendo sobreposição de ASCPDNC entre as classes (Figura 27).

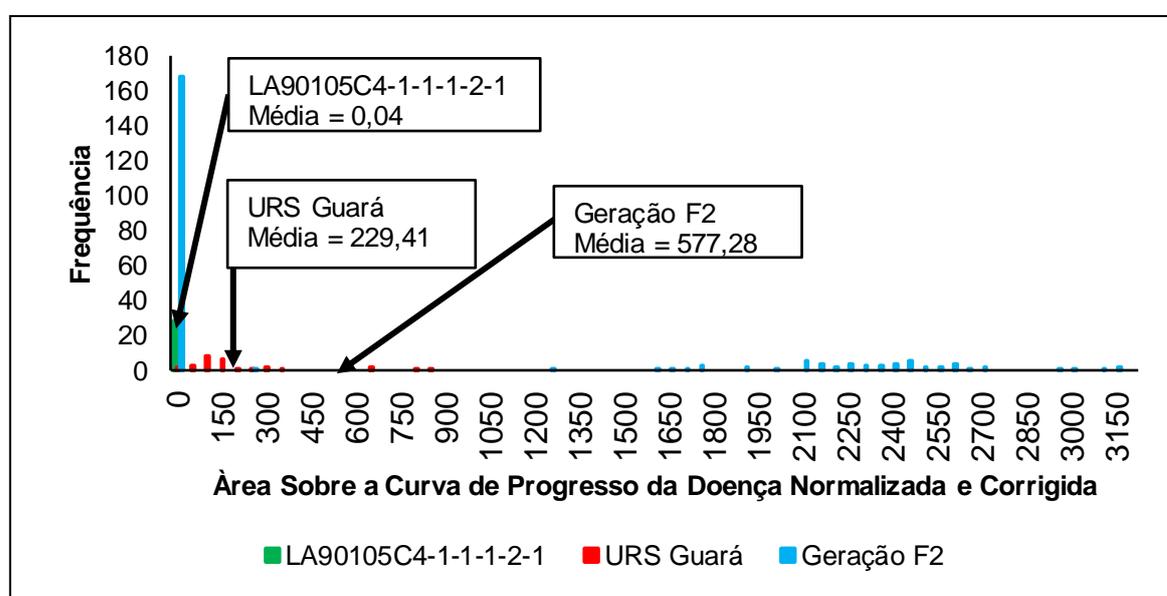


FIGURA 27. Distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas segregantes F₂ da população 8. Eldorado do Sul-RS, 2015.

Indivíduos resistentes apresentaram ASCPDNC igual a zero, enquanto que dos 60 indivíduos da classe Suscetível, três tiveram ASCPDNC de 3,74, 5,60 e 238,75, apresentando severidade final baixa, próximas a zero, porém não foram imunes. Os demais indivíduos da classe suscetível apresentaram ASCPDNC mínima de 1263,50 (Figura 27).

Na população 9 foram verificados resultados similares aos observados na população 8. De um total de 247 plantas F_2 , 172 apresentaram resistência enquanto que 75 foram suscetíveis à ferrugem da folha. (Tabela 4). O genitor LA90105C4-1-1-1-2-1 apresentou imunidade, enquanto que o genitor suscetível UFRGS 960257-5 apresentou ASCPDNC entre 1217,13 a 2676,58. Já esse caráter variou de 0 a 3137,0 na geração F_2 . A geração F_2 da população 9 apresentou distinção clara entre as classes Resistente e Suscetível. A classe Resistente comportou indivíduos que foram imunes ao patógeno, enquanto que a classe Suscetível incluiu indivíduos que apresentaram ASCPDNC mínima de 935,0 (Figura 28).

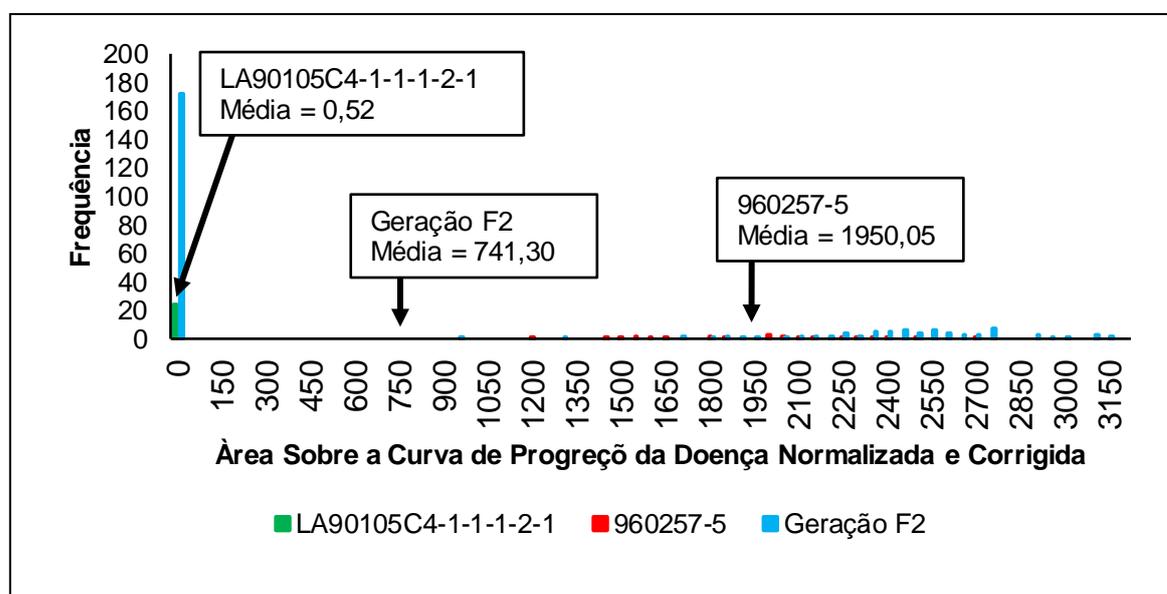


FIGURA 28. Distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas segregantes F_2 da população 9. Eldorado do Sul-RS, 2015.

4.2.3 Distribuições de frequências da ASCPDNC para população com o genitor resistente Leggett

A população 10, com genitor resistente Leggett, apresentou 94 indivíduos resistentes, 92 indivíduos intermediários e 65 indivíduos suscetíveis à ferrugem da folha (Tabela 4). A ASCPDNC média para a geração F₂ foi de 674,82, ficando mais próxima do genitor resistente, enquanto que para o genitor suscetível URS Taura a média foi de 2400,07 (Figura 29, Tabela 4). É possível verificar três grupos distintos na geração F₂, em relação a ASCPDNC: o primeiro apresentado imunidade, sendo igual ao genitor resistente; o segundo apresentando severidade próxima a zero (0,2 a 5%), com ASCPDNC variando de 2 a 199; enquanto o terceiro grupo apresentou variação de 1107,0 a 3271,0, com severidade final entre 20 a 95% (Figura 29, Tabela 3)

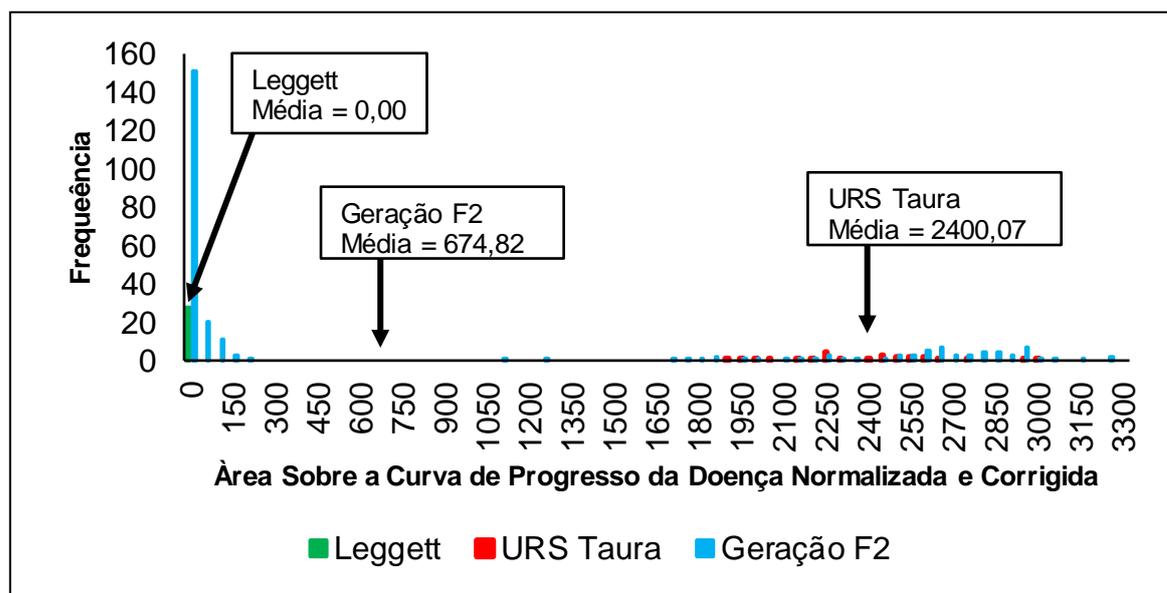


FIGURA 29. Distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas segregantes F₂ da população 10. Eldorado do Sul-RS, 2015.

4.2.4 Distribuições de frequências para as populações com o genitor

URS Charrua

A geração F₂ da população 11, resultante do cruzamento entre o genitor resistente URS Charrua e a linhagem suscetível BW 4703 segregou para apenas duas classes, sendo observadas 43 plantas resistentes e 194 suscetíveis, totalizando 237 plantas (Tabela 4). Das plantas suscetíveis, sete poderiam compor um grupo intermediário, com ASCPDNC variando de 23,02 a 366,80 e severidade final inferior a 25%, enquanto que as demais apresentaram severidade final superior a 45%, porém foram englobadas na classe suscetível (Figura 30, Tabela 3). As médias de ASCPDNC foram de zero e 2185,92, para os genitores resistente e suscetível, respectivamente. Esse caráter variou apenas no genitor suscetível, entre 1167,94 a 2873,46, uma vez que o genitor resistente foi imune à ferrugem da folha. Na população F₂ observou-se variação da ASCPDNC de 0 a 2939,75, com média igual a 1734,77 (Figura 30, Tabela 4).

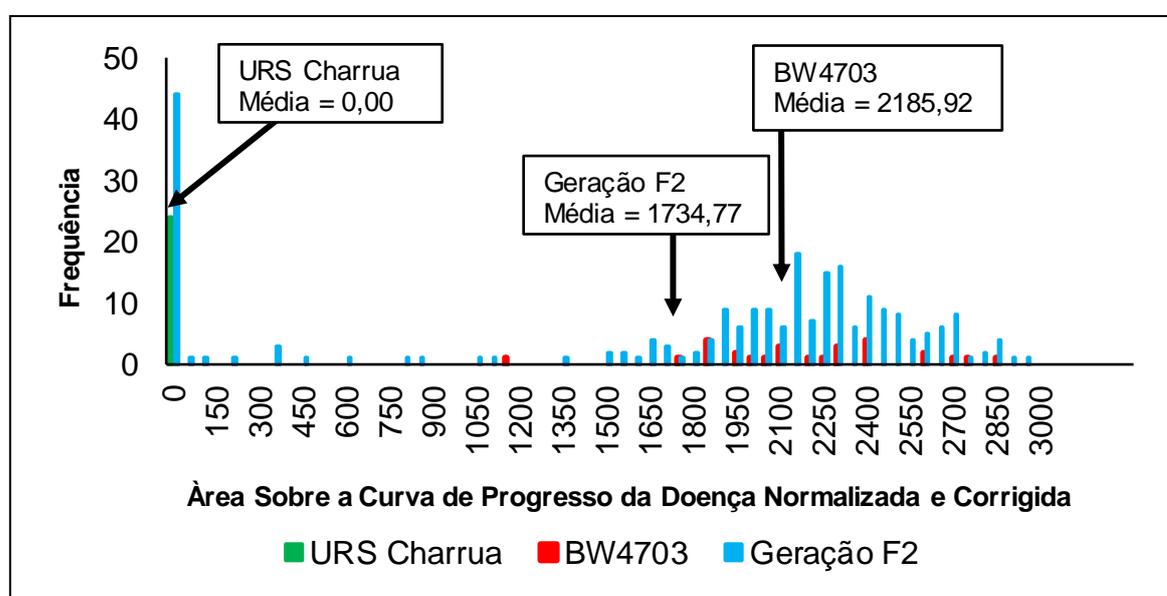


FIGURA 30. Distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas segregantes F₂ da população 11. Eldorado do Sul-RS, 2015.

Na geração F₂ população 12, envolvendo a cultivar URS Charrua e a linhagem UFRGS 970497-1, 113 plantas foram resistentes e 154 foram suscetíveis, totalizando 267 plantas (Tabela 4). O genitor URS Charrua não apresentou doença, enquanto que na linhagem suscetível a ASCPD variou de 207,3 a 1905,2, com média igual a 1084,79 (Figura 31, Tabela4). A média da ASCPD da geração F₂ foi de 781,27, ficando entre 0 a 2491,7. Para a classificação dessa geração, o parâmetro severidade final foi considerado, visto que alguns indivíduos resistentes apresentaram poucas pústulas durante o ciclo, porém não apresentavam sinais de ferrugem da folha ao final do ciclo, igual ao genitor resistente. Com isso a ASCPDNC da classe resistente teve variação entre 0 a 16,9, enquanto que indivíduos suscetíveis variaram de 44,42 a 2491,77. (Tabela 4).

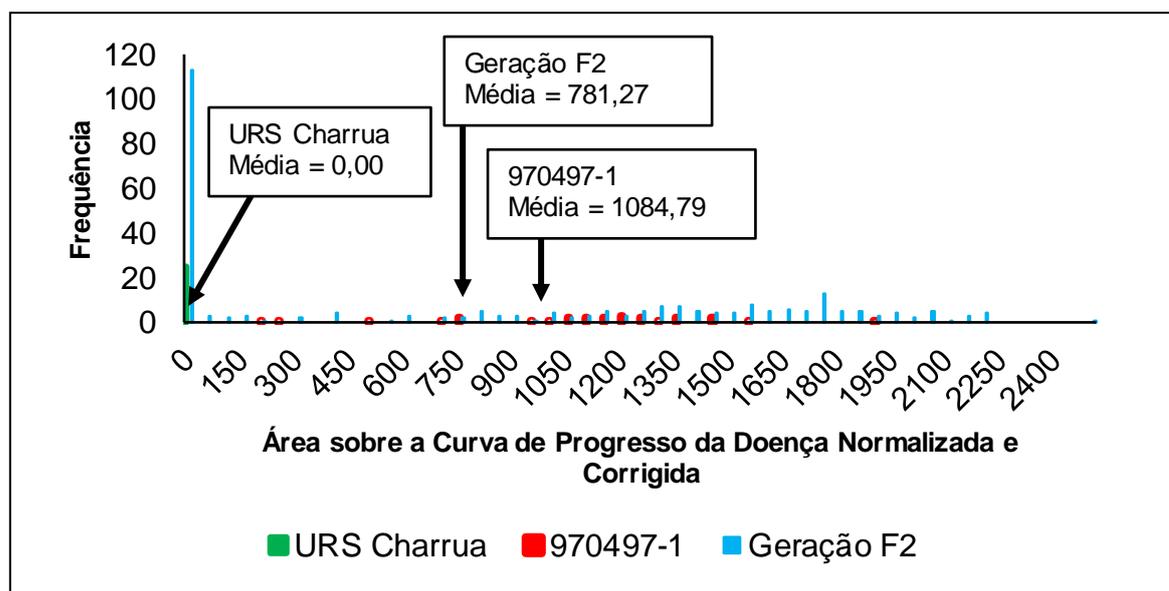


FIGURA 31. Distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas segregantes F₂ da população 12. Eldorado do Sul-RS, 2015.

Na população 13, proveniente do cruzamento entre URS Charrua e a linhagem suscetível UFRGS 066083-1, a geração F₂ apresentou ASCPDNC média de 654,46, ficando mais próxima do genitor resistente, o qual apresentou

imunidade. Já o genitor suscetível apresentou ASCPDNC média de 2266,83. (Figura 32). Essa população apresentou duas classes fenotípicas na F₂, a primeira com 159 indivíduos resistentes, com ASCPDNC inferior a 98,5. Esses valores de ASCPDNC diferente de zero foi devido a algumas pequenas pústulas durante o ciclo, porém ao final da epidemia estas plantas não apresentavam sintomas da doença, mostrando comportamento similar ao genitor resistente. Já a segunda classe fenotípica contou com 79 indivíduos, que tiveram ASCPD entre 88,0 a 2870,5, destas plantas, apenas três apresentaram ASCPDNC inferior a 1196,86 (Tabela 4 e Figura 32).

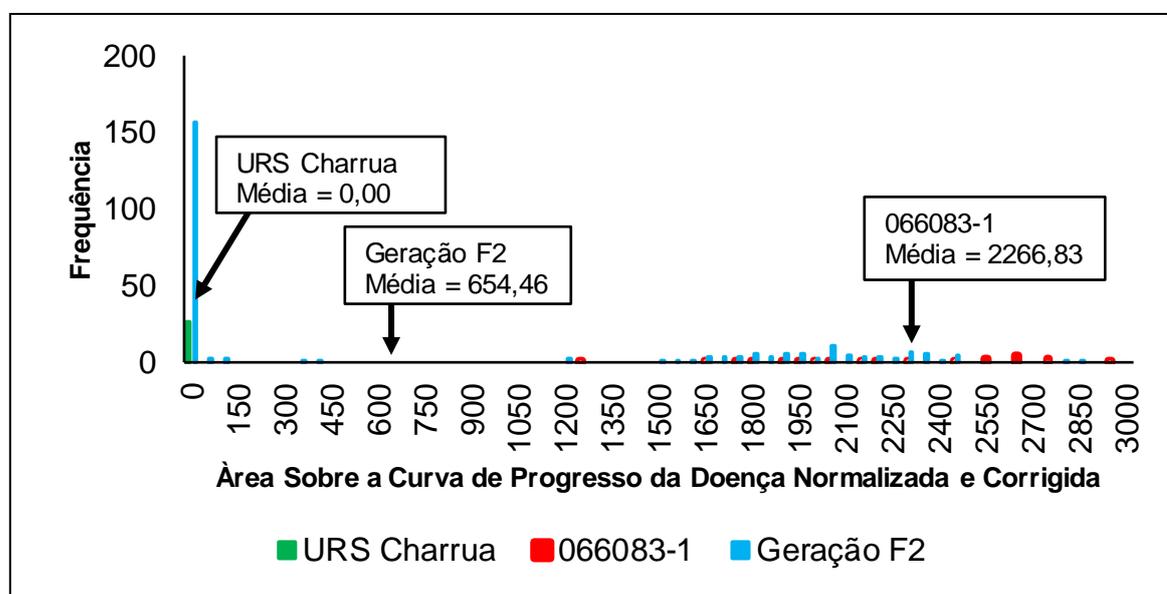


FIGURA 32. Distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas segregantes F₂ da população 13. Eldorado do Sul-RS, 2015.

A população 14 teve a geração F₂ classificada em três grupos, sendo que o resistente apresentou 116 plantas, o intermediário 43 plantas e o suscetível 89 plantas (Tabela 4). Para esta população os genitores tiveram média da ASCPDNC igual a zero, para URS Charrua, e 1722,44, para o genitor suscetível UFRGS 046054-5. A média da geração F₂ foi de 614,2, apresentando ASCPDNC de 0 a

2509,50 (Figura 33, Tabela 4). Os indivíduos pertencentes na classe Resistente apresentaram ASCPDNC máxima de 7,0 e não zero, uma vez que alguns indivíduos apresentaram algumas pústulas durante o ciclo, porém foram classificadas como resistentes pelo fato da severidade final ser zero. A classe Intermediária apresenta indivíduos que tiveram ASCPD entre 17,5 e 560,95, enquanto que indivíduos pertencentes à classe Suscetível apresentaram ASCPDNC de 738,08 a 2509,50 (Figura 33).

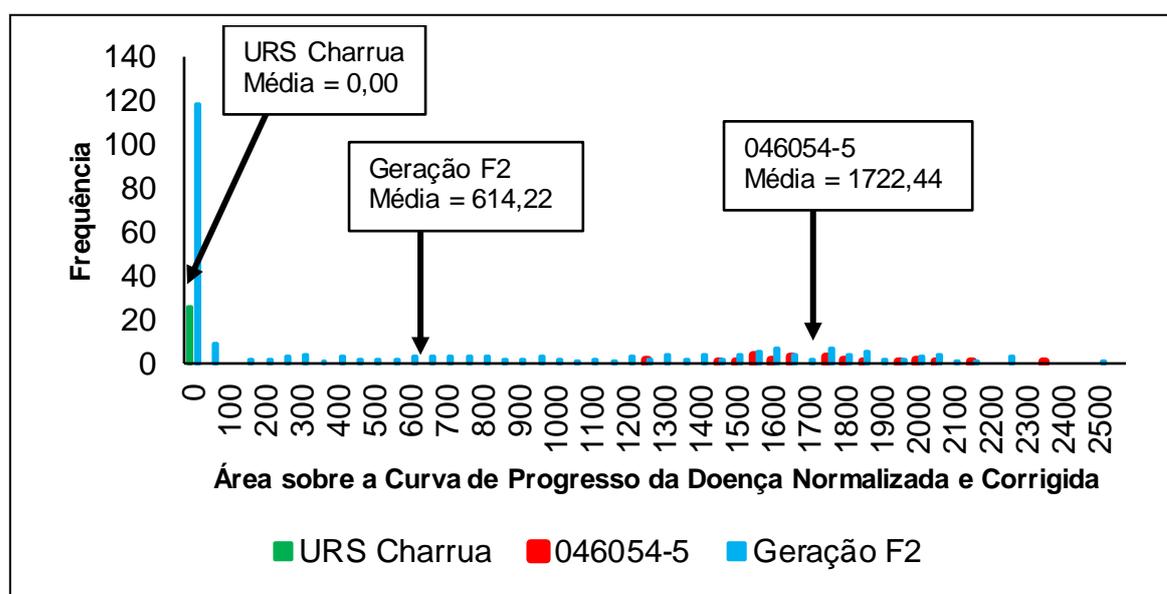


FIGURA 33. Distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas segregantes F₂ da população 14. Eldorado do Sul-RS, 2015.

Para a quinta e última população com o genitor URS Charrua, a população 15, observou-se a menor média de ASCPDNC para a geração F₂, que foi de 172,19. Enquanto que o genitor resistente obteve média zero e o suscetível, URS Penca, média igual a 1907,51 (Figura 34, Tabela 4). A média de ASCPDNC da F₂ muito próxima ao genitor resistente se deve ao número elevado de indivíduos resistentes, que foi de 209, em um total de 238 (Tabela 4). A ASCPDNC para o genitor suscetível variou de 1356,33 a 2533,61, já para a geração F₂ observou-se variação

de zero a 2510,40. Além das duas classes, uma terceira classe Intermediária poderia ser formada com aproximadamente 15 indivíduos, que apresentaram ASCPDNC entre 4,9 e 636,25. Porém, apenas duas classes fenotípicas foram estabelecidas na F₂, a Resistente, com ASCPDNC variando de 0 a 25,65, e a Suscetível, com valores entre 54,30 a 2517,40. Dos 29 indivíduos dessa última classe, 22 tiveram ASCPDNC acima de 1248,33 e sete entre 54,30 a 636,25 (Figura 34).

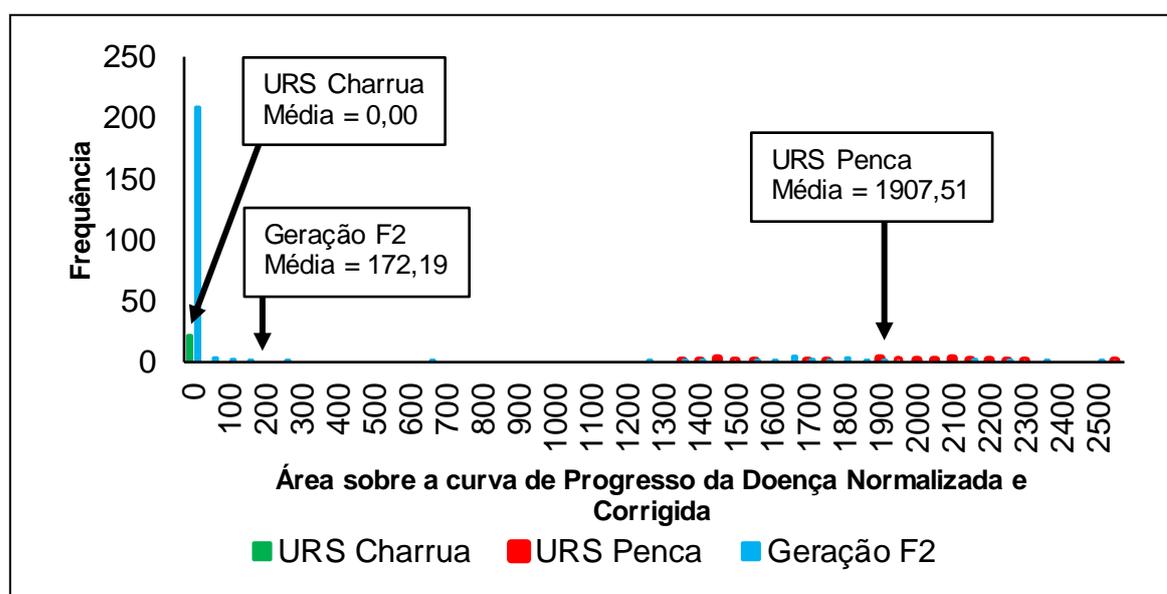


FIGURA 34. Distribuições de frequências dos valores de ASCPDNC para os genitores e plantas segregantes F₂ da população 15. Eldorado do Sul-RS, 2015.

4.3. Herança da resistência à ferrugem da folha

A herança da resistência à ferrugem da folha nas diferentes populações segregantes estudadas foi determinada através da estimativa da herdabilidade no sentido amplo e restrito, quando possível, além da estimativa do número de genes e ação gênica controlando o caráter, em cada população.

4.3.1 Estimativas da herdabilidade da resistência à ferrugem da folha

A herdabilidade foi estimada no sentido amplo para todas as populações, enquanto a herdabilidade no sentido restrito foi estimado para as seis populações que tiveram uma amostra da geração $F_{2:3}$ avaliada em 2016.

4.3.1.1 Estimativas da herdabilidade no sentido amplo

Para as 14 populações avaliadas neste trabalho foi estimada a herdabilidade no sentido amplo para a resistência à ferrugem da folha. Essas estimativas são apresentadas na Tabela 5, juntamente com estimativas das variâncias fenotípica, genotípica e ambiental para o caráter ASCPDNC. As estimativas da herdabilidade no sentido amplo variaram de 0,822 a 0,974, entre as 14 populações estudadas. Estas altas herdabilidades são, em parte, decorrentes da variância dos genitores resistentes ser igual ou próximo a zero, como consequência, verifica-se a baixa variância ambiental (VE).

TABELA 5. Estimativas da herdabilidade no sentido amplo (h^2_a) da resistência à ferrugem da folha e das variâncias fenotípica (VP), ambiental (VE) e genotípica (VG) para o caráter ASCPDNC, nas 14 populações avaliadas. Eldorado do Sul- RS, 2015.

Pop.	Genitor feminino	Genitor masculino	VP	VE	VG	h^2_a
1	07BT306	URS Guria	663014	28884,7	634129,3	0,956
2	UFRGS 046054-5	07BT306	1109230	44880,8	1064349	0,960
3	URS Tarimba	07BT306	716575,2	55056,1	661519,1	0,923
5	UFRGS 077026-2	07BT306	1104233	39856,4	1064377	0,964
6	07BT333	URS Guria	622793,9	30909,63	591884,3	0,950
7	07BT333	UFRGS 078007-4	1201840	63403,91	1138436	0,947
8	LA90105 C4-1-1-1-2-1	URS Guar	1041271	27124,33	1014147	0,974
9	LA90105 C4-1-1-1-2-1	UFRGS 960257-5	1313285	70891,9	1242393	0,946
10	Leggett	URS Taura	1293525	40379,24	1253146	0,969
11	BW 4703	URS Charrua	909410,9	67202,04	842208,9	0,926
12	UFRGS 970497-1	URS Charrua	621222	74421	546801	0,880
13	UFRGS 066083-1	URS Charrua	922547	99719,2	822827,8	0,892
14	URS Charrua	UFRGS 046054-5	566246,1	34272,23	531973,9	0,939
15	URS Charrua	URS Penca	281009,9	50133,28	230876,6	0,822

4.3.1.2 Estimativas da herdabilidade no sentido restrito

A herdabilidade no sentido restrito da resistência à ferrugem da folha da aveia foi estimada para as populações 2, 6, 9, 12, 14 e 15, as quais foram avançadas para a geração $F_{2:3}$. A herdabilidade no sentido restrito foi estimada por dois métodos, pela decomposição das variâncias dentro e entre famílias $F_{2:3}$ e pela regressão pai-progênie, entre as gerações F_2 e $F_{2:3}$, para o caráter ASCPDNC.

Na Tabela 6 são apresentadas as estimativas das variâncias entre e dentro de famílias $F_{2:3}$, da variância ambiental e estimativas de herdabilidade no sentido restrito (h^2_r) para as populações 2, 6, 9, 12, 14 e 15. O menor valor de herdabilidade foi de 0,504, para a população 12, enquanto que o maior foi de 1,08 para a população 6.

TABELA 6. Estimativas dos componentes de variância da ASCPDNC, dentro e entre famílias $F_{2:3}$, da variância δ^2 ambiental (VE) e da herdabilidade no sentido restrito (h^2_r) da resistência à ferrugem da folha, para as 6 populações avaliadas na geração $F_{2:3}$. Eldorado do Sul-RS, 2016.

Pop.	Quadrado médio		n° médio de pl. por família	δ^2 entre famílias	δ^2 dentro de famílias	VE^*	h^2_r
	Entre famílias	Dentro de famílias					
2	2356050,5	87295,4	22,287	101797,24	87295,4	36396,79	0,737
6	5884041,6	112456,0	21,509	268333,52	112456,0	-21710,76	1,088
9	4096715,4	187804,7	22,029	177443,85	187804,7	99082,79	0,642
12	528490,5	32600,1	22,563	21978,04	32600,1	21611,07	0,504
14	2530338,1	130153,0	22,087	108669,58	130153,0	75818,22	0,589
15	1619636,6	82262,8	19,925	77158,03	82262,8	43683,78	0,639

*Estimativa da variância ambiental, sendo igual a " $3/32 VD + VE$ ", onde VD = variância da dominância.

Para as populações 2, 6, 9, 12 e 14 o método de decomposição de variâncias exigiu uma amostragem das famílias $F_{2:3}$. Visto que o plantio de 2016 não respeitou a proporção das classes fenotípicas resistentes e suscetíveis, para as estimativas das variâncias dentro e entre famílias, foi realizada uma reamostragem aleatória das famílias $F_{2:3}$, para que o número de famílias de cada classe fenotípica

respeitasse a proporção observada na geração F_2 , do ano de 2015. Essa reamostragem não foi necessária para a população 15, pois o plantio respeitou o número de famílias F_2 , para cada classe.

A estimativa da herdabilidade no sentido restrito para a população 2 exigiu reamostragem das famílias $F_{2:3}$, visto que havia um excesso de famílias resistentes e intermediárias. Como foram semeadas 45 famílias no ano de 2016, a proporção teria que ser de 14% (6 famílias), 21% (9 famílias), 7% (3 famílias) e 57% (26 famílias) para as classes Resistente, Resistente-Intermediária, Intermediária e Suscetível, respectivamente. Entretanto, foram semeadas 13 famílias resistentes, 7 famílias resistente-intermediárias, 8 famílias intermediárias e 17 famílias suscetíveis. Assim a reamostragem foi feita de modo a ajustar o número de famílias para as proporções observadas em 2015. Portanto, para estimativa da herdabilidade no sentido restrito na população 2 apenas 30 das 45 famílias foram consideradas, nas devidas proporções da geração F_2 .

A herdabilidade pelo método de decomposição de variâncias para a população 2 foi de 0.737 (Tabela 5). Enquanto que a herdabilidade no sentido restrito pelo método de pai-progênie foi de 0,633, estimada pelo coeficiente de regressão linear entre ASCPDNC das plantas F_2 e da média das respectivas famílias $F_{2:3}$ (Figura 35). Os dados obtidos nos anos de 2015 e 2016 foram reamostrados, conforme descrito acima e então padronizados.

As médias da ASCPDNC das famílias $F_{2:3}$ resistentes, resistente-intermediárias e intermediárias, da população 2, se comportaram de forma similar, ficando mais próximas do genitor resistente 07BT306. Porém, algumas se afastaram do mesmo, devido a segregação observada dentro destas famílias. Em relação às famílias derivadas de plantas F_2 suscetíveis, foi observada variação dos

valores de ASCPDNC, que ficaram mais próximas da linhagem suscetível UFRGS 046054-5 (Figura 35).

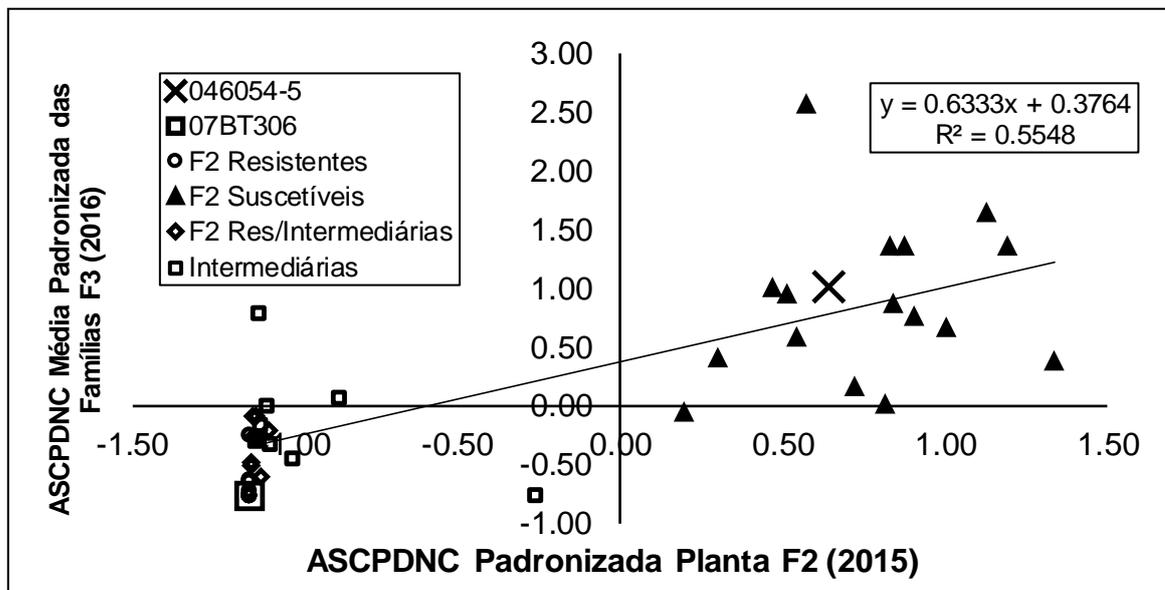


FIGURA 35. Estimativa da herdabilidade no sentido restrito, através da regressão pai-progênie da ASCPDNC padronizada das gerações F₂ e F_{2:3}, da população 2. Eldorado do Sul-RS, 2015-2016.

Como citado anteriormente, as estimativas da herdabilidade no sentido restrito para a população 6 exigiu a reamostragem do número de famílias, para alcançar as proporções observadas na geração F₂. Das 30 famílias F_{2:3} inicialmente avaliadas, 24 famílias foram consideradas, sendo que 17 eram provenientes de indivíduos F₂ resistentes e 7 de plantas F₂ suscetíveis, com isso mantendo a proporção observada de 71% para 29%, para as classes resistente e suscetível, respectivamente.

A estimativa de herdabilidade no sentido restrito, através da decomposição de variâncias, para a população 6 foi de 1,08, sendo superior a 1 (Tabela 5). Essa herdabilidade elevada está associada a uma reduzida variância dentro de famílias, de 112456.0, resultando em uma estimativa negativa da variância ambiental, igual a -21710.76 (Tabela 5). A variância dentro de famílias foi baixa devido ao fato de

que, das 24 famílias avaliadas, apenas 7 famílias segregaram para ferrugem da folha. Assim, dentro das famílias a variação dos valores de ASCPDNC foi reduzida. O valor da variância entre famílias, que é uma estimativa aproximada da variância aditiva, foi de 268333.52 e o número médio de plantas por família (r) foi de 21.509 (Tabela 5).

A herdabilidade no sentido restrito estimada pelo método pai-progênie, para a população 6, foi de 0,963 (Figura 36). As famílias $F_{2:3}$ derivadas de plantas resistentes apresentaram valores reduzidos de ASCPDNC, próximos ao valor médio da linhagem resistente 07BT333. Em relação às famílias derivadas de plantas F_2 suscetíveis foi observada uma ampla distribuição (Figura 36).

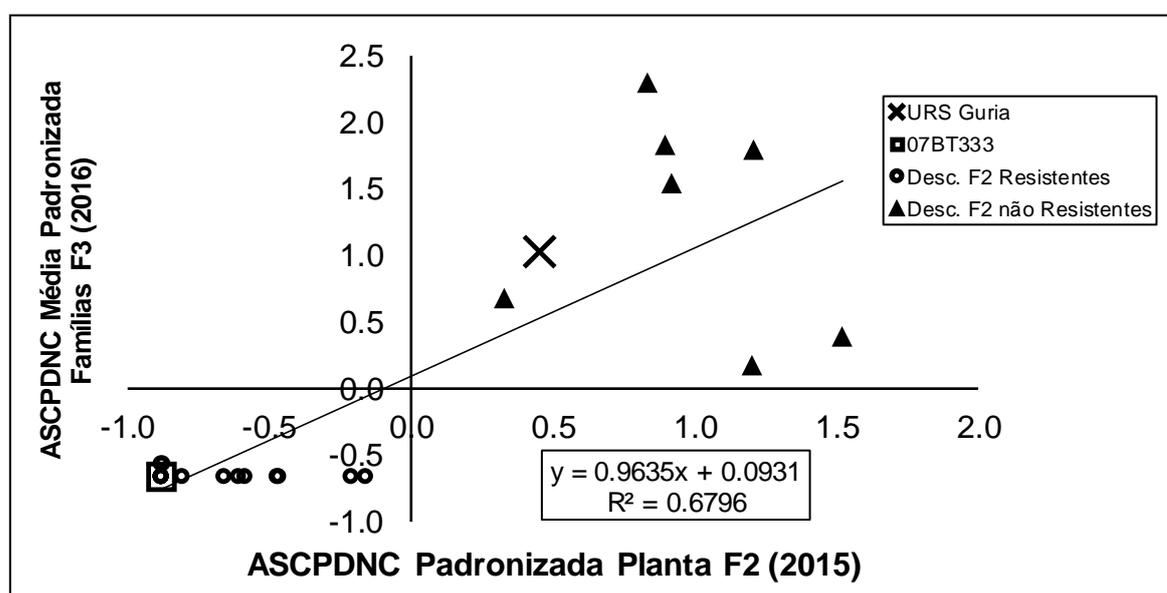


FIGURA 36. Estimativa da herdabilidade no sentido restrito, através da regressão pai-progênie da ASCPDNC padronizada das gerações F_2 e $F_{2:3}$, da população 6. Eldorado do Sul-RS, 2015-2016.

As estimativas de herdabilidade no sentido restrito para a população 9 necessitou de reamostragem do número de famílias $F_{2:3}$, sendo consideradas 20 famílias, 14 resistentes e 6 suscetíveis, mantendo a proporção observada na geração F_2 , que foi de 69% e 31%, respectivamente. A herdabilidade estimada pela

decomposição de variâncias para a população 9 foi igual a 0,642 (Tabela 5). Essa herdabilidade reduzida, em relação a população 6, deve-se ao fato de uma alta variância dentro de famílias (187804,7), levando a uma alta variância ambiental (99082,79).

A herdabilidade no sentido restrito da população 9, estimada através da regressão pai-progênie, foi de 0,786, representado pelo coeficiente linear da equação de regressão linear (Figura 37). As famílias $F_{2:3}$ derivadas de plantas F_2 resistentes mostraram média da ASCPDNC próximas ao genitor resistente LA90105 C4-1-1-1-2-1, mesmo apresentando segregação dentro de famílias, como pode ser observado na Figura 37. Já as famílias provenientes de F_2 suscetíveis ficaram mais próximas da linhagem suscetível UFRGS 960257-5.

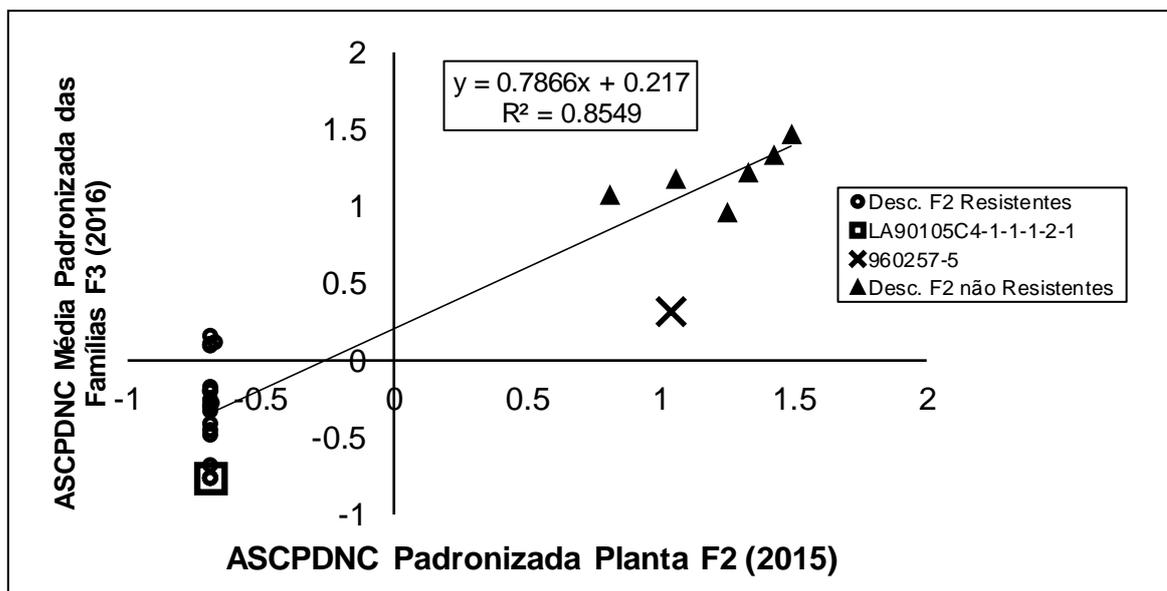


FIGURA 37. Estimativa da herdabilidade no sentido restrito, através da regressão pai-progênie da ASCPDNC padronizada das gerações F_2 e $F_{2:3}$, da população 9. Eldorado do Sul-RS, 2015-2016.

Assim como nas populações anteriormente descritas, na população 12 havia uma quantidade superior de famílias resistentes. Para o ajuste, apenas duas famílias das 30 avaliadas não foram consideradas para estimativas da

herdabilidade no sentido restrito. A proporção mantida foi de 12 famílias resistentes para 16 famílias suscetíveis, mantendo a proporção observada na geração F_2 que foi de 42% de indivíduos resistentes e 58% de indivíduos suscetíveis.

A estimativa da herdabilidade no sentido restrito para a população 12 foi de 0,504, a partir da decomposição das variâncias da ASCPDNC dentro e entre famílias $F_{2:3}$ (Tabela 5). Essa herdabilidade de valor intermediário deve-se ao fato de uma elevada variância dentro de famílias, que foi de 32600,1, e pela reduzida variância entre famílias, que foi de 21978,04.

Na Figura 38 encontra-se a dispersão da ASCPDNC padronizada das famílias $F_{2:3}$ da população 12, em relação aos valores das plantas F_2 que lhe deram origem, assim como os valores dos genitores (URS Charrua e UFRGS 970497-1), nos anos de 2015 e 2016. Pode-se notar que as famílias $F_{2:3}$ derivadas de F_2 resistentes ficaram próximas ao genitor resistente URS Charrua, assim como algumas famílias derivadas de F_2 suscetíveis. Isso ocorreu porque em algumas famílias $F_{2:3}$ suscetíveis tiveram plantas F_3 resistentes, levando a redução da média de ASCPDNC dessas famílias $F_{2:3}$.

Para a população 12 a herdabilidade no sentido restrito, estimada pela regressão pai-progênie foi de 0,462 (Figura 38).

Na população 14 foi feita a reamostragem das famílias $F_{2:3}$, devido ao excesso de famílias resistentes. Para isso, de forma aleatória, se excluiu quatro famílias resistentes, o que foi suficiente para ajustar a proporção de famílias, de acordo com a proporção observada na geração anterior. A estimativa de herdabilidade no sentido restrito pelo método de decomposição de variâncias foi de 0.589. Esta baixa de valor intermediário está relacionada a alta variância dentro de famílias, que foi de 130153,01, e a baixa variância entre famílias, que foi de 108669,58 (Tabela 5).

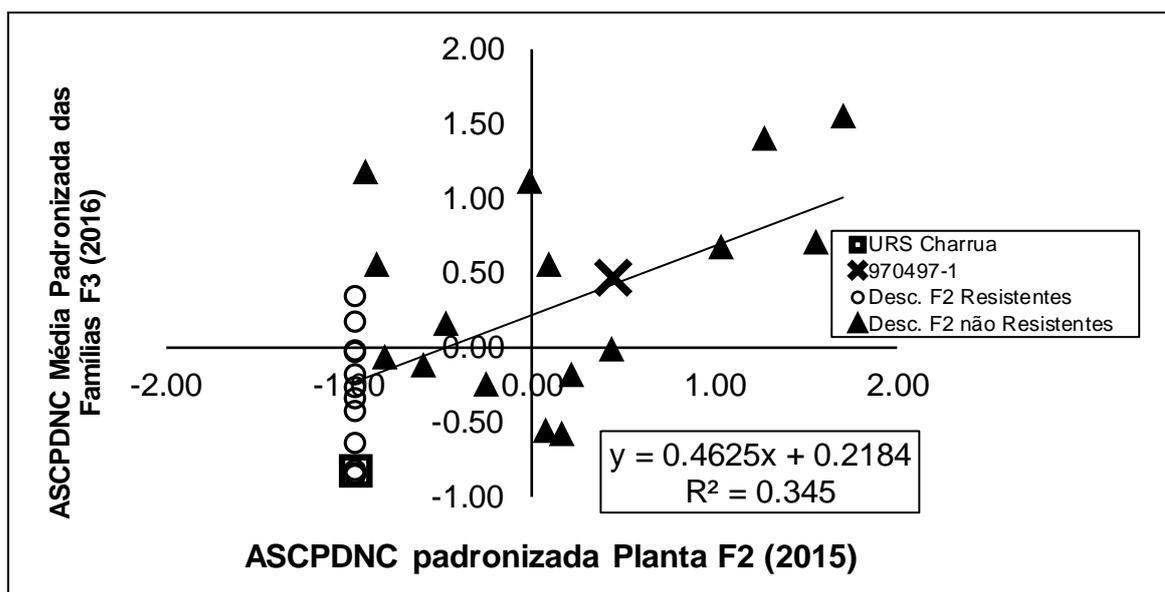


FIGURA 38. Estimativa da herdabilidade no sentido restrito, através da regressão pai-progênie da ASCPDNC padronizada das gerações F₂ e F_{2:3}, da população 12. Eldorado do Sul-RS, 2015-2016.

Similar ao estimado pela decomposição de variâncias, a herdabilidade estimada pelo método pai-progênie, para a população 14, foi de 0,516 (Figura 39). As famílias F_{2:3} provenientes de plantas F₂ suscetíveis distribuíram-se em torno do genitor suscetível UFRGS 046054-5, porém observou-se que algumas famílias ficaram mais próximas do genitor resistente, isso devido ao aparecimento de plantas resistentes nessas famílias, na geração F_{2:3}. Com relação a famílias F_{2:3} derivadas de F₂ resistentes, observou-se que essas ficaram em torno do genitor resistente URS Charrua, embora algumas tiveram valor de ASCPDNC mais afastados desse genitor. Resultado similar poder ser observado para famílias F_{2:3} classificadas como intermediárias. (Figura 39).

Diferentemente do ocorrido com as populações acima descritas, as famílias da população 15 não passaram por reamostragem, pois apresentaram a mesma proporção observada em F₂. A herdabilidade no sentido restrito para esta população foi de 0,639, quando estimada pela decomposição da variância das famílias F_{2:3} (Tabela 5).

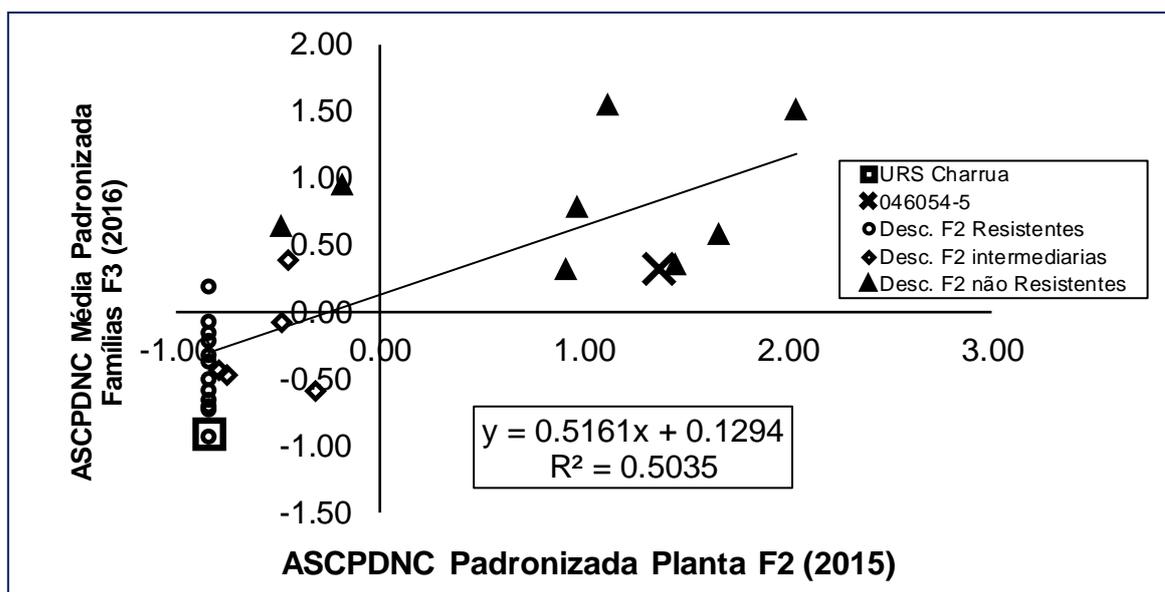


FIGURA 39. Estimativa da herdabilidade no sentido restrito, através da regressão pai-progênie da ASCPDNC padronizada das gerações F₂ e F_{2:3}, da população 14. Eldorado do Sul-RS, 2015-2016.

Já a herdabilidade estimada através da regressão pai-progênie foi de 0,714, o qual corresponde ao coeficiente de regressão linear apresentado na Figura 40. Apenas cinco famílias foram provenientes de plantas F₂ suscetíveis, destas, três não apresentaram segregação e apresentam dispersas próximas ao genitor suscetível URS Penca, enquanto que duas segregaram e ficaram mais próximas ao genitor URS Charrua. Já as famílias F_{2:3} provenientes de F₂ resistentes mostram-se dispersas próximas ao genitor resistente URS Charrua. A segregação observada nas famílias F_{2:3} resistentes pode ter contribuído para a estimativa da herdabilidade elevada da população 15, em comparação com as outras duas populações F_{2:3} derivadas do genitor comum URS Charrua (Figura 40).

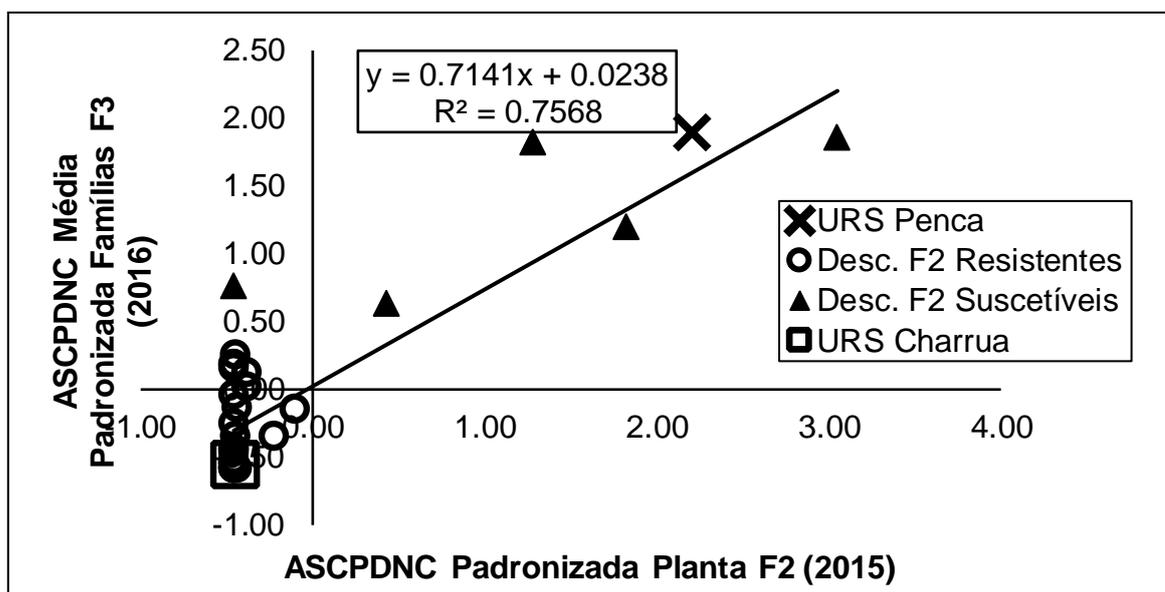


FIGURA 40. Estimativa da herdabilidade no sentido restrito, através da regressão pai-progênie da ASCPDNC padronizada das gerações F₂ e F_{2:3}, da população 15. Eldorado do Sul-RS, 2015-2016.

4.3.2 Modelos genéticos para o controle da resistência à ferrugem da folha

Com base na segregação da ASCPDNC e outros parâmetros, como severidade final e progresso da severidade ao longo da epidemia, foi estimado o número de locos governando a resistência a ferrugem da folha, para as diferentes populações F₂ estudadas. Foram testados modelos com um, dois, três, quatro e até 5 locos, sendo esses submetidos ao teste de aderência de qui-quadrado (χ^2), para a geração F₂ de cada população, com graus de liberdade igual ao número classes fenotípicas esperadas menos um. Além disso, para as populações que tiveram famílias F_{2:3} avaliadas em 2016, os modelos genéticos propostos para a geração F₂ foram testados nas famílias F_{2:3}, através da segregação predita para os diferentes genótipos F₂, propostos para cada classe fenotípica.

No primeiro ano foram semeadas 14 populações segregantes F₂, derivadas de quatro fontes de resistência distintas, provenientes dos genitores 07BT306, 07BT333, LA90105C4-1-1-1-2-1, Leggett e URS Charrua. Por motivos de limitação

de espaço e tempo dedicado para avaliações, apenas 6 populações foram avançadas para geração $F_{2:3}$, com número de plantas igual a 1028, 641, 644, 673, 660 e 599 para as populações 2, 6, 9, 12, 14 e 15, respectivamente.

Os resultados para as 14 populações quanto aos modelos genéticos propostos, número de locos segregando, aderência ao teste de qui-quadrado (valor de qui-quadrado e probabilidade), bem como a constituição genética proposta para cada genitor estão apresentados na Tabela 7. Em negrito são apresentados os locos que estão segregando na devida população, enquanto os outros locos fazem parte da constituição genética do genitor resistente considerando todas as populações derivadas do mesmo genitor. A Tabela 8 apresenta os modelos genéticos propostos para todas as 14 populações utilizadas no estudo. Com base nestes modelos genéticos propostos, foram realizados os testes de aderência para a geração $F_{2:3}$, de acordo com a classe fenotípica da planta F_2 que lhe deu origem e dos possíveis genótipos atribuídos para aquela classe fenotípica.

TABELA 7. Segregação da ASCPDNC da ferrugem da folha em 14 populações segregantes F₂. Proporções esperada (E) e observada (O) entre as classes fenotípicas Resistente (R), Resistente-Intermediária (R-I), Intermediária (I) e Sucetível (S), valor de qui-quadrado (χ^2), probabilidade do teste de qui-quadrado (p) e genótipos propostos para genitores femininos e masculinos, de cada população F₂. Eldorado do Sul-RS, 2015.

Pop.	Genitor feminino	Genitor masculino	n° de locos segreg.	R: R-I: I: S ou R:I:S ou R:S			Total	χ^2	p	Constituição genética dos parentais	
				E	O					Genótipo gen. fem	Genótipo gen. masc.
1	07BT306	URS Guria	4	81:9:38 (127:14:60)	127:16:58	201	0,293	0,863	AABBCCddii	aabbccDDii	
2	UFRGS 046054-5	07BT306	4	18:27:9:74 (36:54:18:148)	34:55:19:148	256	0,185	0,979	aabbCCDD _{l1} _{l1}	AABBCCddii	
2	UFRGS 046054-5	07BT306	4	9:18:37 (36:72:148)	34:74:148	256	0,166	0,683	aabbCCDD _{l1} _{l1}	AABBCCddii	
3	URS Tarimba	07BT306	4	9:18:37 (32:63:131)	32:59:135	226	0,473	0,789	aabbCCdd _{l1} _{l1}	AABBCCddii	
5	UFRGS 077026-2	07BT306	4	81:47 (163:95)	161:97	258	0,086	0,769	aabbccDDii	AABBCCddii	
6	07BT333	URS Guria	3	45:19 (145:61)	147:59	206	0,108	0,742	AABBccdd	aabbccDD	
7	07BT333	UFRGS 078007-4	1	1:3 (47:141)	50:139	189	0,2134	0,644	AABBccdd	aaBBccdd	
8	LA90105 C4-1-1-1-2-1	URS Guará	3	45:19 (158:67)	165:60	225	0,983	0,321	AABBccdd	aabbCCdd	
9	LA90105 C4-1-1-1-2-1	UFRGS 960257-5	3	45:19 (174:73)	172:75	247	0,054	0,816	AABBccdd	aabbccDD	
10	Leggett	URS Taura	3	27:21:16 (106:82:63)	94:92:65	251	2,544	0,280	AABBCC	aabbcc	
11	BW 4703	URS Charrua	4	27:101 (50:187)	43:194	237	1,239	0,266	aabbcc_{l1}l_c	AABBCCii	
12	UFRGS 970497-1	URS Charrua	4	27:37 (112:155)	113:154	267	0,002	0,964	aabbcc _{l1} _{l1}	AABBCCii	
13	UFRGS 066083-1	URS Charrua	4	81:47 (150:87)	159:79	238	1,386	0,239	aabbcc_{lR}l_R	AABBCCii	
14	URS Charrua	UFRGS 046054-5	4	54:27:47 (105:52:91)	116:43:89	248	2,941	0,229	AABBCCii	aabbcc _{l1} _{l1}	
14	URS Charrua	UFRGS 046054-5	4	27:37 (105:143)	116:132	248	2,139	0,143	AABBCCii	aabbcc _{l1} _{l1}	
15	URS Charrua	URS Penca	3	27:5 (201:37)	209:29	238	2,136	0,144	AABBCCii	aabbccii	
15	URS Charrua	URS Penca	4	219:31 (201:37)	209:29	238	0,144	0,704	AABBCCD_RD_Rii	aabbccddii	

Locos em negrito estão segregando dentro de cada população. Alelos com mesma letra não representam os mesmos locos entre as diferentes populações.

l_1 = Loco inibidor com dominância incompleta; atua inibindo os locos A, B e D nas populações com genitor 07BT306 e inibindo os locos A, B e C nas populações com genitor URS Charrua.

l_c = Loco inibidor com dominância completa, atua inibindo os locos A, B e C (sublinhados) em populações com genitor URS Charrua.

l_R = Loco inibidor com dominância reversa, atua inibindo os locos A, B e C (sublinhados) quando em homozigose ($l_R l_R$), em população com genitor URS Charrua.

TABELA 8. Genótipos propostos para plantas F₂ de cada classe fenotípica observada nas 14 populações estudadas. Eldorado do Sul- RS, 2015.

Pop.	Genitor feminino	Genitor masculino	Classe fenotípica			
			Resistente	Resistente- intermediária	Intermediária	Suscetível
1	<u>07BT306</u>	URS Guria	<u>A_B_C_</u> , <u>A_B_ D_</u> , <u>A_ C_D_</u>		<u>A_B_ccdd</u> , <u>A_bbC_dd</u>	<u>aa_ _</u> , <u>_bbcc_</u>
2	UFRGS 046054-5	<u>07BT306</u>	<u>A_B_ ii</u>	<u>A_B_D_li</u>	<u>A_B_dd lii</u>	<u>aa_ _</u> , <u>_bb_ _</u> , <u>_ _ _ ll</u> ,
3	URS Tarimba	<u>07BT306</u>	<u>A_B_ ii</u>		<u>A_B_ lii</u>	<u>aa_ _</u> , <u>_bb_ _</u> , <u>_ _ _ ll</u> ,
5	UFRGS 077026-2	<u>07BT306</u>	<u>A_B_C_</u> , <u>A_B_ D_</u> , <u>A_ C_D_</u>			<u>aa_ _</u> , <u>_bbcc_</u> , <u>_ _ ccdd</u> , <u>_bb_ dd</u> ,
6	<u>07BT333</u>	URS Guria	<u>A_B_</u> , <u>A_ D_</u> ,			<u>aa_ _</u> , <u>_bbdd</u> ,
7	<u>07BT333</u>	UFRGS 078007-4	AA			Aa, aa
8	<u>LA90105 C4-1-1-1-2-1</u>	URS Guará	<u>A_B_</u> , <u>A_ C_</u>			<u>aa_ _</u> , <u>_bbcc</u> ,
9	<u>LA90105 C4-1-1-1-2-1</u>	UFRGS 960257-5	<u>A_B_</u> , <u>A_ D_</u>			<u>aa_ _</u> , <u>_bbdd</u> ,
10	<u>Leggett</u>	URS Taura	<u>A_B_C_</u>	<u>A_B_cc</u> , <u>A_bb_C_</u>		<u>aa_ _</u>
11	BW 4703	<u>URS Charrua</u>	<u>A_B_ ii</u> , <u>A_ C_ ii</u> , <u>_B_C_ ii</u>			<u>aabb_ _</u> , <u>aa_cc_</u> , <u>_bbcc_</u> , <u>_ _ _ lc_</u>
12	UFRGS 970497-1	<u>URS Charrua</u>	<u>A_B_ ii</u> , <u>A_ C_ ii</u> , <u>_B_C_ ii</u> , <u>A_B_C_ lii</u>			<u>aabb_ _</u> , <u>aa_cc_</u> , <u>_bbcc_</u> , <u>_ _ lli</u> , <u>aa_ lii</u> , <u>_bb_ lii</u> , <u>_ _ ccli</u>
13	UFRGS 066083-1	<u>URS Charrua</u>	<u>A_B_ ii</u> , <u>A_ C_ ii</u> , <u>_B_C_ ii</u> , <u>A_B_ lRi</u> , <u>A_ C_ lRi</u> , <u>_B_C_ lRi</u>			<u>aabb_ _</u> , <u>aa_cc_</u> , <u>_bbcc_</u> , <u>_ _ _ lRlR</u>
14	<u>URS Charrua</u>	UFRGS 046054-5	<u>A_B_ ii</u> , <u>A_ C_ ii</u> , <u>A_B_C_ lii</u> , <u>_B_C_ ii</u>		<u>A_B_cclii</u> , <u>A_bbC_lii</u> , <u>aaB_C_lii</u>	<u>_bbcc_</u> , <u>aabb_ _</u> , <u>aa_cc_</u> , <u>_ _ _ lli</u>
15	<u>URS Charrua</u>	URS Penca	<u>A_B_</u> , <u>A_ C_</u> , <u>_B_C_</u>			<u>_bbcc</u> , <u>aabb_</u> , <u>aa_cc</u>
15	(Modelo alternativo para pop. 15, considerando loco modificador <i>D_R</i>)		<u>A_B_</u> , <u>A_ C_</u> , <u>_B_C_</u> , <u>A_ _ D_RD_R</u>			<u>_bbccD_Rd</u> , <u>_bbccdd</u> , <u>aabb_ _</u> , <u>aa_cc_</u> ,

*Obs: Alelos com mesma letra não representam os mesmos locos entre as diferentes populações.

** Genótipos resistentes à ferrugem da folha são aqueles sublinhados.

4.3.2.1 Modelos genéticos para o controle da resistência à ferrugem da folha nas populações com genitores 07BT306 e 07BT333.

Na população 1 foram observadas 127 plantas F_2 resistentes, 16 intermediárias e 58 suscetíveis. Essa proporção se ajustou a razão 81:9:38 ($\chi^2=0,293$ $p=0,863$), esperada para o modelo genético envolvendo 4 locos, denominados de *A*, *B*, *C* e *D* (Tabela 7). Nesse modelo genético a resistência é conferida por pelo menos 3 locos com ação gênica dominante, atuando de modo epistático, sempre incluindo o loco *A*. Portanto os genótipos para a classe resistente conforme o modelo são: $A_B_C_ _$, $A_B_ _D_$, $A_ _C_D_$ (Tabela 8). Para a classe intermediária os genótipos são $A_B_cc\ dd$, e $A_bb\ C_dd$, ou seja, apenas dois locos atuando conjuntamente são incapazes de apresentar o fenótipo resistente ou completa imunidade. Já para a classe suscetível é conferido pela ausência do alelo funcional *A* (genótipo $aa_ _ _$), ou presença do alelo funcional *A* e ausência dos locos *B* ou *C* (genótipos $A_bbccD_$ e A_bbccdd). Nota-se que a presença de somente o alelo funcional *A* ou alelos *A* e *D*, conjuntamente, não são capazes de promover qualquer nível de resistência à ferrugem da folha (Tabela 8).

De acordo com esse modelo a constituição genética para o genitor 07BT306 é $AABBCCdd$ enquanto que o genitor suscetível URS Guria é $aabbccDD$. Portanto o genitor suscetível, URS Guria, estaria contribuindo com um loco de resistência (loco *D*) para a segregação da geração F_2 . Não foi possível validar o modelo, pois não se fez o avanço de geração.

Para a população 2, foram observadas 34 plantas resistentes, 55 resistentes intermediários, 19 intermediárias e 148 suscetíveis. Este modelo não diferiu da proporção 18:27:9:74 ($\chi^2 = 0,185$, $p = 0,979$) (Tabela 7). Também foi realizado teste de aderência, com três classes, sendo agrupadas as classes Resistente-Intermediária e Intermediária, resultando em 34 plantas resistentes, 74

intermediárias e 148 suscetíveis, essa proporção se ajustou a frequência esperada de 9:18:37. ($\chi^2 = 0,166$ $p = 0,683$). Assim como a população anterior o modelo genético proposto apresenta quatro locos, sendo que três conferem resistência enquanto um dos locos é inibidor da resistência à ferrugem da folha, diminuindo a quantidade de indivíduos resistentes na população.

Segundo esse modelo, para população 2, o genótipo do genitor resistente 07BT306 é *AABBCCddii*, enquanto o genitor suscetível UFRGS 046054-5 tem o genótipo *aabbCCDDI₁i₁* (Tabela 7). É provável que o loco D nessa população seja diferente daquele proposto para o genótipo URS Guria, na população 1, devido a não haver parentesco óbvio entre os dois genitores suscetíveis (Tabela 2). O loco inibidor *I₁* atua com ação gênica de dominância incompleta sobre os locos *A*, *B* e *D*. Para a classe resistente espera-se que os locos *A* e *B*, na condição alélica de dominância, atuem de forma epistática para conferir imunidade ao patógeno, quando não houver a presença do loco inibidor (genótipo *A_B_ __ ii*). A condição de fenótipo resistente- intermediário é conferida quando tem a presença dos locos *A*, *B* e *D* na forma alélica dominante, enquanto que o loco inibidor esteja na forma heterozigota e atue inibindo parcialmente os locos *A*, *B* e *D* (genótipo *A_B_D_I₁*). Porém, quando se tem ausência do alelo “*D*” na forma alélica dominante, ou seja, apenas alelos recessivos *dd*, resistência intermediária é conferida ao genótipo *A_B_ddI₁i₁*. Nota-se que o loco *D*, cujo alelo funcional é derivado do genitor suscetível, atua como modificador do caráter resistência à ferrugem da folha, na população 2. Os demais genótipos conferem fenótipo suscetível, devido à ausência dos alelos *A* e/ou *B* na forma dominante ou quando a presença do loco inibidor na forma alélica dominante e em homozigose (genótipos *aa __ __ __*, *__ bb __ __* e *__ __ I₁I₁*) (Tabela 8).

No ano de 2016, através da segregação dentro de famílias $F_{2:3}$, testou-se o modelo acima descrito para a população 2. Os resultados quanto ao teste de aderência e probabilidade podem ser observados na Tabela 9, além dos genótipos preditos para cada classe fenotípica e respectiva segregação esperada. Devido à dificuldade na distinção entre as classes da geração $F_{2:3}$, optou-se em juntar as classes Resistente, Resistente-Intermediária e Intermediária em apenas uma classe, chamada Resistente, visto que apenas a classe Suscetível era claramente distinta. Assim as proporções testadas, entre plantas resistentes e suscetíveis (R:S), dentro de cada família da geração $F_{2:3}$ foram: 9:7, 3:1 e 1:0, para famílias descendentes da Classe Resistente; 9:7, 3:1 e 10:6, para famílias derivadas da classe Resistente-Intermediária; 27:37, 9:7 3:1, para famílias originárias de plantas F_2 intermediárias; e 0:1, para famílias $F_{2:3}$ suscetíveis.

Na segregação dentro de famílias $F_{2:3}$ da população 2, observou-se que, para descendentes da classe resistentes, sete famílias não apresentaram segregação (L40PL3, L48PL3, L49PL4, L50PL3, L57PL8, L58PL5, L59PL8, L61PL2 e L66PL2), três famílias segregaram na proporção 3:1 (L47PL9, L65PL2 e L65PL4) e uma família apresentou segregação de 9:7 (L70PL9). Para descendentes da classe Resistente-Intermediária, quatro famílias segregaram na proporção 3:1 (L45PL7, L47PL4, L50PL1 e L62PL4), uma segregou na proporção 9:7 (L69PL9) e duas na proporção 10:6 (L42PL6 e L49PL6) (Tabela 9).

Já nas famílias $F_{2:3}$ da população 2, derivadas da classe intermediária, uma família segregou na proporção de 3:1 (L59PL5), quatro segregaram na proporção 9:7 (L46PL4, L51PL8, L53PL4 e L57PL3), e três segregaram na proporção de 27:37 (L48PL4, L56PL4 e L64PL2). Para famílias $F_{2:3}$ da classe suscetível, assim como esperado, não se observou segregação (0:1), totalizando de 16 famílias (L40PL1, L41PL2, L43PL9, L52PL9, L53PL9, L57PL2, L57PL10, L61PL3, L62PL3, L62PL10,

TABELA 9. Segregação da resistência à ferrugem da folha em famílias F_{2:3} da população 2 e teste de qui-quadrado (χ^2). Eldorado do Sul-RS, 2016.

Família	Fenótipo em F ₂	Possíveis genótipos em F ₂	E		O	χ^2	p.
			R:S	R:S			
L40PL3	R		1:0	21:0	n.a.	n.a.	
L48PL3	R		1:0	19:0	n.a.	n.a.	
L49PL4	R		1:0	26:0	n.a.	n.a.	
L50PL3	R		1:0	23:0	n.a.	n.a.	
L57PL8	R	AABBDDii, AABBDDii, AABBddii	1:0	25:0	n.a.	n.a.	
L58PL5	R		1:0	24:0	n.a.	n.a.	
L59PL8	R		1:0	21:0	n.a.	n.a.	
L61PL2	R		1:0	26:0	n.a.	n.a.	
L66PL2	R		1:0	22:0	n.a.	n.a.	
L47PL9	R		3:1	17:6	0,014	0,904	
L65PL2	R	AABbDDii, AABbDdii, AaBBDDii, AaBBDDii, AABbddii, AaBBddii	3:1	25:3	3,048	0,081	
L65PL4	R		3:1	17:3	1,067	0,302	
L70PL9	R	AaBbDDii, AaBbDdii, AaBbddii	9:7	16:9	0,610	0,435	
L45PL7	RI		3:1	17:4	0,397	0,529	
L47PL4	RI	AABBDDIi, AABBDDli	3:1	17:6	0,014	0,904	
L50PL1	RI		3:1	13:3	0,373	0,542	
L62PL4	RI		3:1	18:5	0,130	0,718	
L69PL9	RI	AABbDDIi, AABbDdIi, AaBBDDIi	9:7	13:9	0,072	0,788	
L42PL6	RI		10:6	15:8	0,072	0,788	
L49PL6	RI	AaBBDDIi	10:6	14:7	0,156	0,693	
L59PL5	I	AABBddli	3:1	19:4	0,710	0,399	
L46PL4	I		9:7	14:14	0,444	0,505	
L51PL8	I		9:7	13:8	0,273	0,601	
L53PL4	I	AABbddli, AaBBddli	9:7	18:11	0,399	0,528	
L57PL3	I		9:7	13:12	0,183	0,668	
L48PL4	I		27:37	7:12	0,223	0,637	
L56PL4	I	AaBbddli	27:37	9:20	1,479	0,224	
L64PL2	I		27:37	7:13	0,424	0,515	
L40PL1	S	AAbbDDii, AAbbDdii, AabbDDii, AabbDdii, AAbbDDIi, AAbbDdIi, Aa, AAbbDdIbbDDIi, AabbDdIi, aabbddii	0:1	0:24	n.a.	n.a.	
L41PL2	S		0:1	0:18	n.a.	n.a.	
L43PL9	S		0:1	0:18	n.a.	n.a.	
L52PL9	S		0:1	0:25	n.a.	n.a.	
L53PL9	S		0:1	0:24	n.a.	n.a.	
L57PL2	S		0:1	0:23	n.a.	n.a.	
L57PL10	S		0:1	0:22	n.a.	n.a.	
L61PL3	S		0:1	0:24	n.a.	n.a.	
L62PL3	S		0:1	0:25	n.a.	n.a.	
L62PL10	S		0:1	0:15	n.a.	n.a.	
L64PL7	S		0:1	0:25	n.a.	n.a.	
L65PL6	S		0:1	0:24	n.a.	n.a.	
L66PL3	S		0:1	0:23	n.a.	n.a.	
L67PL4	S		0:1	0:25	n.a.	n.a.	
L68PL5	S		0:1	0:18	n.a.	n.a.	
L70PL3	S		0:1	0:23	n.a.	n.a.	

L64PL7, L65PL6, L66PL3, L67PL4, L68PL5 e L70PL3) (Tabela 9). Com esse resultado é possível afirmar que a segregação observada dentro das famílias $F_{2:3}$ da população 2 está de acordo com o modelo proposto a partir dos dados da geração F_2 .

Para a população 3, foram observadas 32 plantas resistentes, 23 resistente-intermediárias, 36 intermediárias e 135 suscetíveis. Porém, devido as classes não estarem claramente definidas, o teste de qui-quadrado foi realizado somente com três classes, consistindo em 32 plantas resistentes, 59 intermediárias e 135 suscetíveis à ferrugem da folha. Essa proporção se ajustou a frequência esperada de 9:18:37 ($\chi^2 = 0,473$ $p = 0,789$), quando há três locos segregando, com a presença de um inibidor parcialmente dominante, similar ao proposto para a população 2 (Tabela 7).

Desta forma, conforme descrito para a população 2, no modelo genético proposto para a população 3 o loco é inibidor atua diminuindo a quantidade de indivíduos resistentes na população. Esse loco inibidor possui dominância incompleta sobre os locos *A* e *B*, sendo completamente inibidos quando o loco inibidor se encontra em homozigose, enquanto que na forma heterozigota é capaz de inibição parcial promovendo as classes intermediárias. Propõe-se para o genitor 07BT306 o mesmo genótipo apresentado anteriormente (*AABBCCddii*), enquanto que para o genitor suscetível URS Tarimba propõe-se o genótipo *aabbCCddlI* (Tabela 7). De acordo com o modelo proposto, para ser resistente a constituição genética das plantas deve ser *A_B_ii*, para ser intermediária deve apresentar genótipo *A_B_li*, e para ser suscetível os genótipos *aa__*, *__bb__* ou *__ __ll* (Tabela 8). Não foi possível a verificação deste modelo, pois não foi realizado avanço de geração para esta população.

Para a população 5, foram observadas 161 plantas resistentes e 97 plantas suscetíveis, essa proporção não foi diferente da proporção esperada de 81:47 ($\chi^2 = 0,086$, $p = 0,769$) (Tabela 7). A proporção esperada na população 5, de 163 plantas resistentes para 95 suscetíveis, foi obtida a partir de um modelo envolvendo 4 locos sem a presença de inibidores. Neste modelo, indivíduos que apresentam fenótipo resistente devem apresentar pelo menos 3 locos funcionais no genótipo, sempre incluindo o alelo *A* na forma dominante (*A_ B_ C_ _*, *A_ B_ _ D_*, *A_ _ C_ D_*), as demais constituições genéticas apresentam fenótipo suscetível (Tabela 8). Sendo assim, o genitor resistente 07BT306 apresenta o genótipo *AABBCCdd*, enquanto que o genitor suscetível UFRGS 077026-2 é *aabbccDD* (Tabela 8). Este modelo não foi validado na geração seguinte, pois não foi feito avanço de geração.

É possível supor que o loco *D* presente nos genitores UFRGS 046054-5, da população 2, não corresponda ao loco *D* proposto para o genitor UFRGS 077026-2 da população 5. Visto que, o genótipo *A_bbCCD_ii* resultaria em fenótipo suscetível na população 2 e em fenótipo resistente na população 5 (Tabelas 7 e 8).

Para a população 6 foram observados 147 indivíduos resistentes em um total de 206, essa proporção se ajustou a frequência esperada de 45:19 ($\chi^2 = 0,108$, $p = 0,742$), (Tabela 7). A razão esperada na geração F_2 , de 45 plantas resistentes para 19 suscetíveis, foi obtida a partir de um modelo genético envolvendo três locos, sem presença de loco inibidor da resistência, sendo que a resistência é conferida quando há pelo menos dois locos na forma alélica dominante, sempre incluindo um alelo funcional do loco *A*. Neste modelo considera-se que o genitor resistente 07BT333 apresenta o genótipo *AABBccdd*, enquanto o genitor suscetível URS Guria tem o genótipo *aabbccDD* (Tabela 7). Portanto, são resistentes os indivíduos da seguinte constituição genética: *A_ B_ _* e *A_ _ D_*. Serão suscetíveis os indivíduos que apresentarem o alelo *A* na forma dominante, porém

sem nenhum alelo adicional, na forma dominante, nos outros dois locos, além daqueles genótipos que apresentarem o alelo *A* na forma homocigota recessiva: genótipos *aa__* e *__bbdd* (Tabela 8).

O modelo proposto para a geração F_2 da população 6 foi testado na geração $F_{2:3}$ no ano de 2016, sendo que os resultados quanto a aderência e probabilidade estão na Tabela 10. As proporções esperadas, de plantas resistentes para suscetíveis (R:S), para as famílias provenientes de plantas F_2 resistentes são: 1:0, 3:1, 19:8 e 15:1; enquanto que, para as famílias suscetíveis é de 0:1. Com relação às famílias resistentes, nove não apresentaram segregação para suscetibilidade (L40PL5, L48PL7, L49PL8, L51PL4, L52PL5, L53PL1, L64PL5, L65PL7 e L66PL6), três apresentaram segregação de 3:1 (L56PL6, L60PL4 e L67PL3), uma apresentou segregação de 15:1 (L49PL3), e quatro apresentaram segregação de 45:19 (L41PL3, L43PL1, L45PL5 e L69PL7). Enquanto que as famílias provenientes de plantas suscetíveis não segregaram.

Para a população 7, foram observadas duas classes, resistentes e suscetíveis, com número de plantas de 50 e 139, respectivamente. A proporção de plantas resistentes e suscetíveis observada ajustou-se a proporção esperada de 1:3 ($\chi^2 = 0,213$, $p = 0,644$) (Tabela 7). Essa razão esperada foi obtida a partir de um modelo envolvendo um loco controlado o caráter resistência a ferrugem da folha. Nesse modelo os indivíduos resistentes devem ser homocigotos para o alelo funcional *A*, ou seja, apresentar o genótipo *AA* (Tabela 8). Esse modelo representa uma reversão da dominância, onde o alelo "*a*" domina sobre o alelo "*A*", já a constituição genética da classe suscetível é *Aa* ou *aa* (Tabela 8). Essa população não foi avançada para a geração seguinte.

TABELA 10. Segregação da resistência à ferrugem da folha em famílias F_{2:3} da população 6 e teste de qui-quadrado (χ^2). Eldorado do Sul-RS, 2016.

Família	Fenótipo em F ₂	Possíveis genótipos em F ₂	E O		χ^2	p.
			R:S	R:S		
L40PL5	R		1:0	17:0	n.a.	n.a.
L48PL7	R		1:0	19:0	n.a.	n.a.
L49PL8	R		1:0	19:0	n.a.	n.a.
L51PL4	R		1:0	19:0	n.a.	n.a.
L52PL5	R	AABBDD, AABBdd, AABBdd, AABbDD, AAbbDD, AabbDD	1:0	21:0	n.a.	n.a.
L53PL1	R		1:0	22:0	n.a.	n.a.
L64PL5	R		1:0	21:0	n.a.	n.a.
L65PL7	R		1:0	27:0	n.a.	n.a.
L66PL6	R		1:0	20:0	n.a.	n.a.
L56PL6	R		3:1	10:3	0,026	0,873
L60PL4	R	AABbdd, AAbbDd, AaBBDD, AaBBdd, AaBBdd, AaBbDD	3:1	18:3	1,286	0,257
L67PL3	R		3:1	13:4	0,020	0,889
L49PL3	R	AABbDd	15:1	22:1	0,142	0,706
L41PL3	R		45:19	18:8	0,015	0,904
L43PL1	R		45:19	13:7	0,270	0,603
L45PL5	R	AaBbDd	45:19	20:9	0,025	0,874
L69PL7	R		45:19	16:8	0,153	0,696
L39PL5	S		0:1	0:17	n.a.	n.a.
L40PL3	S		0:1	0:18	n.a.	n.a.
L42PL1	S		0:1	0:29	n.a.	n.a.
L43PL6	S		0:1	0:25	n.a.	n.a.
L44PL2	S		0:1	0:22	n.a.	n.a.
L48PL2	S	Aabbdd, Aabbdd, aaBBDD, aaBBdd, aaBBdd, aaBbDD, aaBbDd, aaBbdd, aabbDD, aabbDd, aabbdd	0:1	0:27	n.a.	n.a.
L51PL6	S		0:1	0:21	n.a.	n.a.
L56PL1	S		0:1	0:17	n.a.	n.a.
L59PL1	S		0:1	0:18	n.a.	n.a.
L62PL2	S		0:1	0:25	n.a.	n.a.
L62PL8	S		0:1	0:20	n.a.	n.a.
L68PL5	S		0:1	0:21	n.a.	n.a.

4.3.2.2 Modelos genéticos para o controle da resistência à ferrugem da folha nas populações com o genitor LA90105C4-1-1-1-2-1

Para a população 8 foram observadas 165 plantas F₂ resistentes e 60 plantas F₂ suscetíveis, essa proporção observada se ajustou a proporção esperada

de 45:19 para os fenótipos resistente e suscetível, respectivamente ($\chi^2 = 0,983$, $p = 0,321$), conforme apresentado na Tabela 7. Essa mesma razão de 45:19 também foi encontrada para a população 9, em que foram detectados 172 indivíduos F_2 resistentes e 75 indivíduos suscetíveis, em um total de 247 plantas F_2 avaliadas no ano de 2015 ($\chi^2 0,054$, $p = 0,816$) (Tabela 7).

A segregação observada nas populações 8 e 9 indica a presença de três locos, sendo que os locos *A* e *B* são provenientes do genitor resistente LA90105 C4-1-1-1-2-1, enquanto o terceiro loco é derivado do genitor suscetível, que é URS Guara na população 8 e UFRGS 960257-5 na população 9. Devido ao genitor suscetível não ser o mesmo, o terceiro loco foi denominado “*C*” na população 8 e loco “*D*” na população 9. Para ambas as populações se propõe o mesmo modelo genético proposto conferindo resistência à ferrugem da folha. Nesse modelo o loco *A* é o principal, e os locos *B* e *C* ou *B* e *D* atuam de forma epistática ao loco *A*, todos com ação gênica dominante. Para que o fenótipo seja resistente é necessário a presença do alelo funcional *A*, acompanhado de pelo menos mais um alelo funcional dominante *B* ou *C* na população 8, ou *B* ou *D*, na população 9. Já o fenótipo suscetível é conferido na ausência do alelo funcional dominante *A*, ou seja, genótipo *aa*, ou na presença do alelo *A* e ausência de ambos alelos dominantes *B* e *C* (genótipos *A_bbcc*) para população 8, ou *B* e *D* (genótipo *A_bbdd*) para a população 9 (Tabela 8). A adequação desse modelo foi testada para a população 9 no ano de 2016, através da segregação dentro das famílias $F_{2:3}$.

De acordo com os modelos propostos para as populações 8 e 9, o genótipo do genitor resistente LA90105C4-1-1-1-2-1 é *AABBccdd*, enquanto que os genótipos suscetíveis URS Guará e a UFRGS 960257-5 são *aabbCCdd* e *aabbccDD*. Assim, o genótipo da geração F_1 da população 9 seria de *AaBbccDd* e na geração F_2 , obtida por autofecundação da geração F_1 , haveria 27 classes

genotípicas distintas, dentre as quais 16 resistentes e 11 suscetíveis na proporção de 45:19, respectivamente para os fenótipos resistente e suscetível. Nesse modelo, os indivíduos suscetíveis não segregariam na geração $F_{2:3}$. Por outro lado, as famílias $F_{2:3}$ provenientes de plantas F_2 resistentes segregariam nas proporções de 1:0, 3:1, 9:7, 15:1, 45:19 e 0:1, respectivamente para as classes resistentes e suscetíveis.

A população 9, constituída por 28 famílias $F_{2:3}$, apresentou segregação compatível com o modelo genético proposto. Na Tabela 11 são apresentados as 28 famílias com seus respectivos fenótipos, possíveis genótipos e proporções esperadas e observadas de plantas resistentes e suscetíveis, com o teste de qui-quadrado (χ^2), bem como sua probabilidade (p). Observa-se que não ocorreu segregação para resistência em seis famílias (L4PL2, L7PL1, L10PL10, L21 PL4, L22PL2 e L30PL4) provenientes de plantas suscetíveis, demonstrando a adequação ao modelo proposto. Além disso, para famílias provenientes de F_2 resistentes não foi observado segregação para suscetibilidade em cinco famílias (L8PL4, L15PL9, L25PL2, L29PL8 e L34PL9). Apenas a família L21PL6 se ajustou à proporção fenotípica esperada para classe genotípica $AABbDd$ (15R:1S), duas famílias (L28PL6 e L32PL2) se ajustaram a classe genotípica $AaBbDd$, com proporção fenotípica de 45:19 (R:S), enquanto que quatro famílias se ajustaram às proporções esperadas para as classes genotípicas $AaBbdd$ e $AabbDd$ (9R:7S). As demais famílias se ajustaram a proporção fenotípica esperada de (3R:1S). Assim, a população 9 apresentou segregação da resistência a ferrugem da folha compatível com o modelo genético proposto na Tabela 11, para a geração F_2 .

TABELA 11. Segregação da resistência à ferrugem da folha em famílias F_{2:3} da população 9 e teste de qui-quadrado (χ^2). Eldorado do Sul-RS, 2016.

Família	Fenótipo em F ₂	Possíveis genótipos em F ₂	E		O		χ^2	p.
			R:S	R:S				
L8PL4	R		1:0	20:0	n.a.	n.a		
L15PL9	R	AABBDD, AABBDDd,	1:0	13:0	n.a.	n.a		
L25PL2	R	AABBdd, AABbDD,	1:0	21:0	n.a.	n.a		
L29PL8	R	AAbbDD	1:0	25:0	n.a.	n.a		
L34PL9	R		1:0	15:0	n.a.	n.a		
L5PL8	R		3:1	17:5	0,061	0,806		
L8PL7	R		3:1	12:6	0,667	0,414		
L15PL4	R		3:1	18:5	0,130	0,718		
L17PL4	R		3:1	16:6	0,061	0,806		
L17PL6	R	AABbdd, AAbbDd,	3:1	18:6	0,000	1,000		
L20PL5	R	AaBBDD, AaBBDDd,	3:1	10:5	0,556	0,456		
L21PL7	R	AaBBdd, AaBbDD,	3:1	15:5	0,000	1,000		
L26PL4	R	AabbDD	3:1	17:6	0,014	0,904		
L33PL3	R		3:1	19:6	0,013	0,908		
L34PL5	R		3:1	17:4	0,397	0,529		
L4PL5	R		9:7	16:10	0,295	0,587		
L6PL5	R	AaBbdd, AabbDd	9:7	14:8	0,488	0,485		
L7PL4	R		9:7	12:13	0,691	0,406		
L8PL3	R		9:7	12:10	0,026	0,872		
L21PL6	R	AABbDd	15:1	21:3	1,600	0,206		
L28PL6	R	AaBbDd	45:19	13:7	0,270	0,603		
L32PL2	R		45:19	17:7	0,003	0,955		
L4PL2	S		0:1	0:22	n.a.	n.a		
L7PL1	S		0:1	0:15	n.a.	n.a		
L10PL10	S	Aabbdd, Aabbdd, aaBBDD,	0:1	0:22	n.a.	n.a		
L21PL4	S	aaBBDDd, aaBBdd,	0:1	0:27	n.a.	n.a		
L22PL2	S	aaBbDD, aaBbDd, aaBbdd,	0:1	0:25	n.a.	n.a		
L30PL4	S	aabbDD, aabbDd, aabbdd	0:1	0:22	n.a.	n.a		

4.3.2.3 Modelo genético para o controle da resistência à ferrugem da folha nas populações com o genitor Leggett

Para a geração F₂ da população 10, que possui o genitor resistente Leggett, foram observadas três classes fenotípicas, a classe resistente apresentou 94 indivíduos, a classe intermediária apresentou 92 indivíduos, enquanto que a classe suscetível apresentou 65 indivíduos. Essa população adequou-se melhor ao modelo de 3 locos com proporções fenotípicas esperadas de 27:21:16, de plantas resistentes, intermediárias e suscetíveis, respectivamente ($\chi^2 = 2,544$, $p = 0,280$) (Tabela 7). O modelo proposto para essa população na geração F₂ sugere que a resistência completa ao patógeno *P. coronata* é conferida pela ação conjunta de três locos, com ação gênica dominante (A, B e C). Desta forma, as plantas resistentes apresentam o genótipo *A_B_C_*. Quando há presença de alelo funcional no loco *A* e os locos *B* e/ou *C* apresentam-se em homozigose recessiva (genótipos *A_B_cc*, *A_bbC_*) o fenótipo intermediário é observado. Já a classe fenotípica suscetível é atribuída a ausência do alelo funcional *A* (genótipo *aa*). Desta forma, para o genitor Leggett é proposto o genótipo *AABBCC*, enquanto que o genitor suscetível URS Taura é proposto o genótipo *aabbcc*. Para essa população não foi possível validar o modelo, pois não se fez o avanço de geração.

4.3.2.4. Modelo genético para o controle da resistência à ferrugem da folha nas populações com o genitor URS Charrua.

Na população 11 foram observadas 43 plantas F₂ resistentes em um total de 237 plantas, e a segregação se ajustou melhor a razão de 27R:101S ($\chi^2 = 1,239$, $p = 0,266$). (Tabela 7). Nesse modelo a resistência é controlada por quatro locos, sendo que três promovem a resistência ao patógeno, enquanto o quarto loco atua inibindo a resistência, sendo que todos os locos possuem ação gênica de

dominância completa. Dessa forma, o fenótipo resistente é determinado pela presença de pelo menos 2 locos na forma alélica dominante (alelo funcional) e ausência do alelo inibidor funcional: genótipos $A_B_ _ii$, $A_ _C_ii$ e $_B_C_ii$. Nessa população o loco inibidor atua com ação gênica de dominância completa sobre os locos A, B e C, levando ao fenótipo suscetível quando o alelo funcional I_C está presente, resultando no genótipo $_ _ _I_C$. Também apresentam fenótipo suscetível os genótipos $aabb_ _$, $aa_cc_$ e $_bbcc_$ (Tabela 8). Assim, os genótipos propostos para os genitores são $AABBCCii$ e $aabbccI_C I_C$, para o genitor resistente URS Charrua e genitor suscetível BW4703, respectivamente (Tabela 7).

Para a população 12, um número superior de plantas resistentes foi observado. Em um total de 267 plantas F_2 , 113 mostraram-se resistentes à ferrugem da folha, enquanto que 154 foram suscetíveis. Essa razão se ajustou a proporção esperada de 27:37 ($\chi^2 = 0,002$, $p = 0,964$). Similar ao modelo genético proposto para a população anterior, a resistência é controlada por quatro locos, três deles conferindo a resistência à ferrugem da folha (locos A, B e C), enquanto que o quarto loco (I) é um loco inibidor, porém com dominância incompleta sobre os locos A, B e C. Diferindo da população 11, onde o inibidor apresentava dominância completa. Para ser resistente, os indivíduos devem apresentar a seguinte constituição genética ($A_B_ _ii$, $A_ _C_ii$, $_B_C_ii$, $A_B_C_I_i$), assim das 81 classes genotípicas, apenas 28 determinam fenótipo resistente. A constituição genética dos indivíduos suscetíveis engloba os genótipos: $aabb_ _$, $aa_cc_$, $_bbcc_$, $_ _ _I_i I_i$, $aa_ _ I_i$, $_ bb_ I_i$, $_ _ cc I_i$ (Tabela 8). De acordo como o modelo genético exposto acima, propõe-se para genitor resistente URS Charrua o genótipo $AABBCCii$ e para o genitor suscetível UFRGS 970497-1 o genótipo $aabbccI_i I_i$ (Tabela 7).

Com relação ao modelo acima proposto para a população 12, as famílias derivadas de plantas resistentes poderiam não segregar ou segregar nas proporções de 27:37, 1:1, 33:31, 9:7, 10:6, 3:1, 54:10, 15:1, para plantas resistentes e suscetíveis, respectivamente. Já as famílias derivadas de plantas suscetíveis, na sua maioria não deveriam segregar, porém, em alguns genótipos poderia manifestar resistência, nas proporções de 9:55, 3:13 e 1:3 (resistente: suscetível). A partir dessas relações, foi possível verificar sua adequação ao modelo para a população 12. No ano de 2016, foram avaliadas 30 famílias, destas 14 são provenientes de indivíduos F_2 resistentes, enquanto que 16 delas são provenientes de plantas suscetíveis. Os resultados obtidos para geração $F_{2:3}$ estão na Tabela 12.

Nas famílias $F_{2:3}$ da população 12, oriundas de plantas resistentes, em F_2 foram observadas segregações de 1:1 (L57PL5 e L61PL2), 3:1 (L63PL4), 9:7 (L41PL8), 10:6 (L52PL1), 15:1 (L40PL2), 27:37 (L65PL7 e L67PL1) e 54:10 (L50PL4 e L66PL2), além de quatro famílias que não apresentaram segregação (L42PL8, L42PL10, L42PL9, L67PL3). Com relação as famílias derivadas de plantas F_2 suscetíveis, oito não apresentaram segregação, sendo que 41 genótipos suscetíveis da geração F_2 não segregam (Tabela 12). Além disso, foram observadas família derivadas de plantas F_2 suscetíveis que segregaram, nas proporções de (R:S): 1:3 (L58PL1) e 9:55 (L42PL7, L52PL2, L63PL2, L64PL1, L67PL2, L69PL3 e L69PL4) (Tabela 12). Assim, a segregação para resistência à ferrugem da folha dentro das famílias $F_{2:3}$, da população 12, foi compatível com o modelo genético proposto na geração F_2 .

TABELA 12. Segregação da resistência à ferrugem da folha em famílias F_{2:3} da população 12 e teste de qui-quadrado (χ^2). Eldorado do Sul-RS, 2016.

Família	Fenótipo em F ₂	Possíveis genótipos em F ₂	E		O		χ^2	p.
			R:S	R:S	χ^2	p.		
L42PL8	R		1:0	19:0	n.a.	n.a.		
L42PL10	R	AABBCCii, AABBCcii, AABbCCii,	1:0	22:0	n.a.	n.a.		
L42PL9	R	AaBBCCii, AABBCcii, AAbbCCii,	1:0	24:0	n.a.	n.a.		
L67PL3	R	aaBBCCii	1:0	25:0	n.a.	n.a.		
L57PL5	R	AABbCcIi	1:1	12:12	0,000	1,000		
L61PL2	R		1:1	10:10	0,000	1,000		
L63PL4	R	AABbccii, AaBBbccii, AAbbCcii,	3:1	14:6	0,267	0,606		
		AabbCCii, AABBCcIi, aaBBCCii,						
		aaBbCCii						
L41PL8	R	AabbCcii, aaBbCcii	9:7	13:10	0,001	0,979		
L52PL1	R	AaBbccii, AABBCcIi, AABbCCcIi,	10:6	13:8	0,003	0,955		
		AaBBCCcIi						
L40PL2	R	AABbCcii, AaBBCCii, AaBbCCii	15:1	21:1	0,109	0,741		
L65PL7	R		27:37	8:17	1,064	0,302		
L67PL1	R	AaBbCcIi	27:37	8:9	0,165	0,684		
L50PL4	R		54:10	17:4	0,187	0,666		
L66PL2	R	AaBbCcii	54:10	22:3	0,249	0,618		
L39PL4	S	AaBBCCII, AABBCcII, AaBbCCII,	0:1	0:18	n.a.	n.a.		
L40PL8	S	AABbCCII, AaBBCCII, AABBCcII,	0:1	0:25	n.a.	n.a.		
		AaBbCcII, AABbCcII, aaBbccii,						
L44PL10	S	AaBBccII, AABBCcII, AaBbccII,	0:1	0:24	n.a.	n.a.		
L47PL2	S	AABbccII, AabbCCII, AAbbCCII,	0:1	0:23	n.a.	n.a.		
L56PL10	S	AabbCcII, AAbbCcII, AabbccII, AAbbccII,	0:1	0:21	n.a.	n.a.		
		AabbccIi, AAbbccIi, Aabbccii, Aabbccii,						
L57PL6	S	aaBBccii, aaBBCCII, aaBbCCII,	0:1	0:25	n.a.	n.a.		
L62PL6	S	aaBBCCII, aaBbCcII, aaBBccII, aaBbccII,	0:1	0:21	n.a.	n.a.		
		aaBBccIi, aaBbccIi, aabbCCII, aabbCcII,						
L66PL10	S	aabbCCii, aabbCcii, aabbccII, aabbCCcIi,	0:1	0:23	n.a.	n.a.		
		aabbCcIi, aabbccIi, aabbccii						
L58PL1	S	AABbCcIi, AAbbCCcIi, AabbCCcIi,	1:3	6:17	0,173	0,677		
		aaBBCCcIi						
L42PL7	S		9:55	1:20	1,503	0,220		
L52PL2	S		9:55	2:18	0,273	0,601		
L63PL2	S		9:55	3:18	0,001	0,977		
L64PL1	S	AaBbccIi, AabbCcIi, aaBbCcIi	9:55	2:22	0,652	0,419		
L67PL2	S		9:55	4:21	0,078	0,780		
L69PL3	S		9:55	3:23	0,137	0,711		
L69PL4	S		9:55	3:20	0,020	0,888		

Para a população 13, diferentemente do observado para as duas populações anteriores descritas, foi observado um número maior de indivíduos F₂ resistentes, 159 plantas em um total de 238, não desviando da razão de 81:47. ($\chi^2 = 1,386$, $p = 0,239$) (Tabela 7). Similar ao apresentado anteriormente, para os cruzamentos com o genitor URS Charrua, o modelo proposto para essa população envolve

quatro locos, três determinando a resistência a ferrugem da folha (*A*, *B* e *C*), enquanto que um é inibidor (*I_R*), o qual atua sobre os locos *A*, *B* e *C*. A diferença entre os modelos das populações 12 e 13 está na dominância do inibidor. Enquanto na população 12 ocorre dominância parcial do alelo funcional, na população 13 há uma reversão da dominância, onde o alelo não funcional (*i*) tem dominância completa sobre o alelo funcional (*I_R*). Desta forma, para haver inibição dos alelos funcionais dos locos *A*, *B* e *C* o genótipo deve conter os alelos funcionais do inibidor na forma homozigota (*I_RI_R*).

O genótipo proposto para o genitor URS Charrua é *AABBCCii*, enquanto que para a linhagem suscetível UFRGS 066083-1 é proposto o genótipo *aabbccI_RI_R*. Portanto, os indivíduos *F*₁ tinham o genótipo *AaBbCcI_Ri*. No modelo genético proposto para a população 13, os fenótipos resistentes apresentam os seguintes genótipos: *A_B_ __ii*, *A_ __C_ii*, *__B_C_ii*, *A_B_ __I_Ri*, *A_ __C_ I_Ri*, *__B_C_ I_Ri*. Enquanto que os fenótipos suscetíveis possuem os genótipos: *aabb__ __*, *aa__cc__*, *__bbcc__*, *__ __ __I_RI_R*. Essa população não foi avançada para a próxima geração *F*_{2:3} (Tabela 8).

Para a população 14 foram observadas três classes na geração *F*₂, com número de plantas igual a 116, 43 e 89, para as classes resistentes, intermediárias e suscetíveis, respectivamente. Essa razão não diferiu estatisticamente da razão 54:27:47 ($\chi^2 = 2,941$, $p = 0,229$) (Tabela 7). Segundo o modelo genético proposto a resistência à ferrugem da folha nesta população é governada por quatro locos, sendo três locos conferindo resistência (*A*, *B* e *C*), todos com dominância para o alelo funcional, enquanto um loco é inibidor da resistência. Esse loco inibidor atua sobre os locos *A*, *B* e *C* e possui ação gênica de dominância incompleta.

Desta forma, no modelo genético proposto para a população 14, somente serão resistentes os genótipos que apresentarem pelo menos um alelo funcional

no loco *A* mais um alelo funcional no loco *B* ou *C*, na ausência do loco inibidor (genótipos *A_B_ __ii*, *A_ __C_ii*). Alternativamente, será resistente o genótipo que além de alelo funcional *A*, apresentar, conjuntamente, alelos funcionais nos locos *B* e *C* parcialmente inibidos, o que ocorre quando os alelos do loco inibidor estão em heterozigose (genótipo *A_B_C_Ii*). Assim como, quando o genótipo não possuir alelo funcional no loco *A* (genótipo *aa*), mas possuir concomitantemente alelos funcionais nos locos *B* e *C*, sem presença de inibidor funcional (genótipo *aaB_C_ii*), (Tabela 8). Enquanto que a classe intermediária é determinada pelos genótipos *aaB_C_Ii*, *A_B_ccIi* e *A_bbC_Ii*, a classe suscetível pelo demais 41 genótipos possíveis: *__bbcc__*, *aabb__ __*, *aa__cc__ __*, *__ __ __Ii* (Tabela 8). De acordo com o modelo genético da população 14, estipula-se para o genitor resistente URS Charrua o genótipo *AABBCCii* e para o genitor suscetível UFRGS 046054-5 o genótipo *aabbccIi* (Tabela 7).

Para essa população foi possível verificar a segregação dentro das famílias $F_{2:3}$, apresentadas na Tabela 13, conduzidas e avaliadas a campo no ano de 2016, bem como teste de aderência ao modelo para os respectivos genótipos.

Devido à dificuldade em classificar os fenótipos da geração $F_{2:3}$ quanto a classes intermediárias, as plantas dessa geração foram classificadas em somente duas classes, Resistente e Suscetível. Os fenótipos intermediários foram considerados como suscetíveis. Realizando esse agrupamento, o teste de aderência também foi realizado apenas com as duas classes, ajustando-se à razão de 27:37, plantas resistentes para suscetíveis, respectivamente ($\chi^2 = 1,139$, $p=0,143$) (Tabela 7). Com apenas duas classes, as segregações esperadas para famílias $F_{2:3}$ resistentes são (R:S): 27:37, 1:1, 33:31, 9:7, 10:6, 3:1, 54:10, 15:1 e 1:0. Enquanto que, as segregações possíveis para as famílias derivadas de plantas suscetíveis é (R:S): 0:1, 9:55, 3:13 e 1:3. Famílias $F_{2:3}$ derivadas de plantas F_2

intermediárias poderiam segregar nas seguintes proporções esperadas (R:S): 9:7, 3:1, 9:55, 3:13 e 1:3. As segregações observadas e esperadas dentro das famílias $F_{2:3}$ da população 14, bem como os respectivos possíveis genótipos e testes de aderência são apresentadas na Tabela 13.

Na população 14, a segregação observada dentro das famílias $F_{2:3}$ ajustaram-se as segregações possíveis propostas para cada classe fenotípica. Entre as famílias $F_{2:3}$ provenientes de plantas F_2 resistentes, apenas em uma não foi observado segregação (L67PL2). As demais famílias segregaram, sendo que uma família segregou na proporção de 1:1 (L59PL7), seis segregaram na proporção de 3:1 (L47PL3, L48PL3, L49PL9, L53PL4, L68PL7 e L69PL3), duas segregaram na proporção de 9:7 (L60PL3 e L60PL10), duas na proporção 10:6 (L44PL4 e L48PL6), duas na proporção de 27:37 (L62PL9 e L66PL4), uma família segregou na proporção de 33:31 (L56PL9) e a família L70PL6 segregou na proporção de 54:10. Considerando as famílias $F_{2:3}$ descendentes de plantas F_2 intermediárias, a família L63PL4 segregou na proporção de 1:3, a família L51PL6 segregou na proporção de 3:1, enquanto as demais famílias segregaram na proporção de 9:7. Para as famílias provenientes de plantas F_2 suscetíveis apenas uma não segregou na proporção 1:0, porém adequou-se a segregação possível para esta classe (Tabela 13).

Na geração F_2 da população 15 foi identificado um número bem superior de indivíduos resistentes (209), relativo ao número de plantas suscetíveis (29), em um total de 238 plantas avaliadas. A proporção observada de 209:29 (R:S) ajustou-se a razão esperada de 24:3 (R:S) ($\chi^2 = 0,676$, $p = 0,410$) (Tabela 7).

Para a população 15 foram propostos dois modelos genéticos, um com apenas três locos governando o caráter resistência à ferrugem da folha e outro com quatro locos.

TABELA 13. Segregação da resistência à ferrugem da folha em famílias F_{2:3} da população 14 e teste de qui-quadrado (χ^2). Eldorado do Sul-RS, 2016.

Família	Fenótipo em F ₂	Possíveis genótipos em F ₂	E O		χ^2	p.
			R:S	R:S		
L67PL2	R	AABBCCii, AABBCcii, AABbCCii, AaBBCCii, AABbCCii, AAbbCCii,	1:0	18:0	n.a.	n.a.
L59PL7	R	AAB <u>B</u> Ccli	1:1	11:11	0,000	1,000
L47PL3	R		3:1	14:6	0,267	0,606
L48PL3	R		3:1	19:7	0,051	0,821
L49PL9	R	AABbccii, AaBBccii, AAbbCcii, AabbCCii, AAB <u>B</u> CCli	3:1	11:5	0,333	0,564
L53PL4	R		3:1	14:4	0,074	0,785
L68PL7	R		3:1	16:6	0,061	0,806
L69PL3	R		3:1	18:6	0,000	1,000
L60PL3	R	AabbCcii	9:7	16:12	0,009	0,924
L60PL10	R		9:7	11:8	0,021	0,885
L44PL4	R	AaBbccii, AAB <u>B</u> Ccli, AABbCCli, AaBBCCli	10:6	14:8	0,012	0,912
L48PL6	R		10:6	14:8	0,012	0,912
L62PL9	R	AaB <u>B</u> Ccli	27:37	10:17	0,030	0,862
L66PL4	R		27:37	3:8	0,603	0,438
L56PL9	R	AaBB <u>C</u> cli, AaBbCCli	33:31	9:8	0,013	0,909
L70PL6	R	AaBbCcii	54:10	19:4	0,054	0,816
L63PL4	I	AAB <u>B</u> ccli, AAbbCCli, AabbCCli, aaBBCCli	1:3	7:21	0,000	1,000
L51PL6	I	aaBBCCii, aaBbCCii	3:1	13:6	0,439	0,508
L48PL1	I		9:7	12:6	0,794	0,373
L56PL7	I	aaBbCcii	9:7	15:8	0,752	0,386
L65PL10	I		9:7	12:13	0,691	0,406
L42PL5	S		0:1	0:25	n.a.	n.a.
L43PL4	S	AaBBCCII, AABBCcII, AaBbCCII, AABbCCII, AaBBCCII, AABBCcII, AaBbCcII, AABbCcII,	0:1	0:23	n.a.	n.a.
L46PL7	S	AaBBccII, AABbCCII, AaBbccII, AABbccII, AabbCCII, AAbbCCII, AabbCcII, AAbbCcII,	0:1	0:25	n.a.	n.a.
L50PL6	S	AabbccII, AAbbccII, AabbccII, AAbbccII, AabbccII, Aabbccii, Aabbccii, aaBBCCII, aaBbCCII,	0:1	2:18	n.a.	n.a.
L51PL9	S	aaBbCCII,	0:1	0:23	n.a.	n.a.
L52PL5	S	aaBBccII,	0:1	0:23	n.a.	n.a.
L60PL8	S	aabbccII, aabbCCli, aabbCcII, aabbccII, aabbccii	0:1	0:25	n.a.	n.a.
L65PL4	S		0:1	1:22	n.a.	n.a.
L68PL8	S	AaBbccII, AabbCcII, aaBbCcII	9:55	1:24	2,095	0,148

A diferença entre os modelos é a presença de um loco modificador (D), com reversão da dominância. O motivo para propor um segundo modelo (de quatro

locos) foi que na geração $F_{2:3}$ uma família não se ajustou ao modelo mais simples, porém, adequou-se ao modelo mais complexo.

No modelo com três locos propõe-se que para ser resistente a planta deve possuir alelos funcionais em, pelo menos, dois locos. Desta forma são resistentes os genótipos $A_B_ _$, $A_ _C_$ e $_ _B_C_$, enquanto que os genótipos suscetíveis são A_bbcc , $aabb_ _$ e $aa_ _cc$. De acordo com o modelo de três locos, os genótipos dos genitores é $AABBCCii$, para o genitor URS Charrua, e $aabbccii$, para URS Penca. No modelo de quatro locos, elaborado para a população 15, o loco modificador D_R modifica a expressão do loco $A_$, quando na forma homozigota $D_R D_R$. Sendo assim, o genótipo $A_bbccD_R D_R$ é resistente, enquanto os genótipos $A_bbccD_R d$ ou A_bbccdd são suscetíveis. Nesse último modelo há uma reversão da dominância do loco D_R , uma vez que o loco modificador que confere a resistência só é funcional em homozigose, havendo dominância do alelo d sobre D_R (Tabela 8). É importante notar que o loco D_R não modifica os fenótipos propostos para o modelo de três locos da população 15, com exceção do genótipo A_bbcc , que se torna resistente na presença do alelo D_R em homozigose (genótipo $A_bbccD_R D_R$). As segregações esperadas para os modelos propostos para a população 15 foram testadas na geração $F_{2:3}$, cujos resultados estão apresentados na Tabela 14. As proporções testadas para as classe resistente foram 1:0, 3:1, 9:7, 27:5, e 15:1 (R:S), enquanto que para a classe suscetível não deveria segregar para resistência (0:1), no modelo de três locos, ou segregar na proporção 3:13 (R:S), no modelo com quatro locos. Em relação as famílias resistentes, foram observadas cinco famílias que não segregaram (L6PL6, L14PL6, L22PI6, L23PL7 e L29PL2), sete famílias que segregaram na proporção 3:1 (L6PL4, L8PL6, L10PL9, L23PL5, L33PL5, L33PL6 L34PL2), quatro que segregaram na proporção

9:7(L3PL4, L12PL2, L32PL7 e L21PL7), quatro na proporção 15:1 (L11PL5, L26PL9, L30PL4 e L31PL5) e 6 famílias segregaram na proporção 27:5 (L4PL7, L14PL2, L17PL6, L24PL5, L25PL4 e L31PL7). Para famílias suscetíveis, não se observou segregação em três famílias (L5PL6, L15PL4, L22PL1), que geraram apenas plantas F₃ suscetíveis, enquanto duas famílias segregaram para resistência. Uma dessas famílias (L21PL7) adequou-se ao modelo proposto para quatro locos, enquanto a outra família (L22PL5) não se adequou a esse modelo ($\chi^2 = 4,27, p = 0,04$) (Tabela 14). Devido ao pequeno tamanho da família L22PL5, com apenas 16 plantas, não se pode excluir que a planta F₂, que lhe deu origem, tivesse o genótipo *AabbccD_Rd*, para o qual se espera a proporção de 3 plantas resistentes para 13 suscetíveis dentro da família F_{2:3} (Tabela 14). Devido a maior probabilidade de qui-quadrado no teste de aderência da geração F₂ (Tabela 7) e a possibilidade de plantas suscetíveis F₂ gerarem descendência resistente (Tabela 8), o modelo de quatro ajusta-se melhor aos dados da população 15, do que o de três locos (Tabelas 7 e 14).

TABELA 14. Segregação da resistência à ferrugem da folha em famílias F_{2:3} da população 15 e teste de qui-quadrado (χ^2). Eldorado do Sul-RS, 2016.

Família	Fenótipo em F ₂	Possíveis genótipos em F ₂	E O		χ^2	p.
			R:S	R:S		
L6PL6	R		1:0	14:0	n.a.	n.a.
L14PL6	R	AABBCC, AABBCc, AABbCC,	1:0	21:0	n.a.	n.a.
L22PL6	R	AABbCc, AaBBCC, AABBcc,	1:0	21:0	n.a.	n.a.
L23PL7	R	AAbbcc, AAbbCC, AAbbCc,	1:0	20:0	n.a.	n.a.
L29PL2	R	aaBBCC, Aabbcc	1:0	23:0	n.a.	n.a.
L6PL4	R		3:1	8:4	0,444	0,505
L8PL6	R	AaBBcc, AaBbcc, AabbCC,	3:1	10:5	0,556	0,456
L10PL9	R	AabbCc, aaBBCC, aaBbCC,	3:1	12:4	0,286	0,593
L23PL5	R	Aabbcc	3:1	17:7	0,222	0,637

Continuação. TABELA 14. Segregação da resistência à ferrugem da folha em famílias F_{2:3} da população 15 e teste de qui-quadrado (χ^2). Eldorado do Sul-RS, 2016.

Família	Fenótipo em F ₂	Possíveis genótipos em F ₂	E		O		χ^2	p.
			R:S	R:S	R:S	R:S		
L33PL5	R		3:1	20:7	0,012	0,912		
L33PL6	R		3:1	23:6	0,287	0,592		
L34PL2	R		3:1	13:6	0,439	0,508		
L3PL4	R		9:7	15:8	0,752	0,386		
L12PL2	R	aaBbCc	9:7	14:9	0,199	0,655		
L32PL7	R		9:7	13:11	0,042	0,837		
L11PL5	R		15:1	13:1	0,019	0,890		
L26PL9	R	AaBBCc, AaBbCC	15:1	20:2	0,303	0,582		
L30PL4	R		15:1	27:1	0,343	0,558		
L31PL5	R		15:1	22:2	0,178	0,673		
L4PL7	R		27:5	17:2	0,374	0,540		
L14PL2	R		27:5	22:3	0,249	0,617		
L17PL6	R	AaBbCc	27:5	11:1	0,483	0,486		
L24PL5	R		27:5	11:2	0,000	0,980		
L25PL4	R		27:5	20:4	0,019	0,888		
L31PL7	R		27:5	10:2	0,009	0,920		
L5PL6	S	aaBBcc, aaBbcc, aabbCC, aabbCc, aabbcc	0:1	0:22	n.a.	n.a.		
L15PL4	S		0:1	0:18	n.a.	n.a.		
L22PL1	S		0:1	0:21	n.a.	n.a.		
L21PL7	S	AabbccD _R d	3:13	4:16	0,019	0,888		
L22PL5	S		3:13	1:15	4,266	0,039		

5 DISCUSSÃO

A ferrugem da folha da aveia é a principal doença da cultura da aveia em nosso país e em outros países que a produzem. Uma das formas de controle deste patógeno é a resistência genética, no entanto o surgimento de novas raças virulentas do patógeno ameaça a cultura. Desta forma há necessidade de trazer novas fontes de resistência que venham a ser incorporadas nos programas de melhoramento. O conhecimento em relação a quantidade de locos e ação gênica envolvida no controle da resistência a ferrugem da folha em aveia contribui para o aumento da eficiência dos programas de melhoramento. Com base nesse conhecimento pode-se definir com maior acurácia o método mais apropriado para a transferência do caráter (Vieira, 2006).

Nesse sentido, foram avaliadas 14 populações segregantes F_2 no ano de 2015, derivadas dos genitores resistentes 07BT306, 07BT333, LA90105C4-1-1-1-2-1, Leggett e URS Charrua. Além de seis populações segregantes $F_{2:3}$ no ano de 2016.

As linhagens 07BT306 e 07BT333 no ano de 2015 não apresentaram pústulas de ferrugem da folha durante o ciclo (Figuras 1, 2, 4, 5 e 6) ou apresentaram pústulas quase imperceptíveis, como no caso da linhagem 07BT333 (Figura 8). Já no ano de 2016 ambos os genitores apresentaram imunidade completa à doença (Figuras 3 e 7). Quanto aos valores de severidade a cada avaliação, tanto para os genitores suscetíveis como para geração F_2 composta por

plantas suscetíveis, progresso similar foi observado, iniciando a partir dos 41 dias após a emergência como pode ser observado nas Figuras 1, 2, 4, 5, 6 e 8. Quando são comparados o progresso da ferrugem da folha nos dois anos, como para as populações 2 e 6 com genitores 07BT306 e 07BT333 (Figuras 2, 3, 6 e 7), percebe-se atraso no início da epidemia, com incrementos no progresso da severidade somente a partir dos 77 dias após a emergência, no ano de 2016. Além de menores valores de severidade final no segundo ano de avaliação.

Essas diferenças podem ser explicadas por um período de chuvas seguido de aumento de temperaturas no início do mês de agosto no ano de 2015, enquanto que no ano de 2016 somente ocorreu período de chuvas e aumento de temperaturas no início do mês de setembro (Apêndice 2 e 3). Para a ferrugem da folha, o ambiente possui grande influência, principalmente em relação a temperatura e molhamento foliar, proporcionando condições favoráveis ao desenvolvimento da doença. Além disso, condições mais propícias ao patógeno levam a epidemias mais severas, como no trabalho de Chaves *et al.* (2004), que observou variações ambientais entre os anos de 1996 a 2000, sendo verificado epidemias mais severas nos anos de 1998 e 2000, quando as condições eram mais favoráveis ao patógeno.

As populações provenientes do cruzamento com o genitor resistente 07BT306 apresentaram diferentes segregações, sugerindo que há variabilidade para genes que conferem resistência à ferrugem da folha. A variabilidade encontrada entre indivíduos de cada população, quanto a expressão da resistência, possibilita a seleção de constituições genéticas superiores. Isso torna-se importante quando se objetiva desenvolver genótipos resistentes através da piramidização de genes. Nesse sentido, pode-se prolongar a resistência,

simplesmente selecionando genótipos contendo uma maior combinação de genes que sejam efetivos contra o patógeno. (Hittalmani *et al.*, 2000; Chen *et al.*, 2007).

Em relação aos modelos genéticos propostos para essas populações, observou-se ajuste de modelos de quatro locos, controlando o caráter resistência à ferrugem da folha, nas quatro populações avaliadas (Tabela 7). As populações 2 e 3 mostraram redução no número de indivíduos resistentes, sugerindo a presença de locos inibidores. Em algumas combinações gênicas estes locos inibidores estariam atuando de forma a impedir a expressão de alguns genes que conferem resistência, ou seja, mesmo genes de resistência estando presentes na constituição genética, o fenótipo resultante pode ser suscetível. Segundo Arruda (2009), genes inibidores possuem implicações na utilização em programas de melhoramento de plantas, pois estes são capazes de inibir completamente ou parcialmente alguns genes que conferem resistência. Isso implica que genótipos portadores de genes de resistência, mas que estejam segregando para genes inibidores da resistência, podem ser descartados durante a seleção.

Para as populações 2 e 3, onde foi observado número reduzido de indivíduos resistentes, segundo o modelo proposto, os locos inibidores atuam inibindo os locos gênicos denominados de *A*, *B* e *D*. Os modelos genéticos também permitiram explicar os fenótipos dos indivíduos intermediários da população 2, na geração F_2 (Figuras 2 e 22 e Tabela 8), onde a presença de alelos funcionais nos locos *A*, *B* e *D*, aliado a presença do gene inibidor heterozigoto (genótipo $A_B_D_Ii$), confere o fenótipo resistente-intermediário, enquanto que os indivíduos intermediários seriam explicados pela presença do loco *D* na forma homozigota recessiva (dd), mantendo os demais alelos do genótipo descrito acima.

Da mesma forma, os fenótipos intermediários da população 3 são explicados pelo modelo proposto, os quais seriam resultado do genótipo $A_B_ _Ii$ (Tabela 8).

Para a população 2 foi possível validar a aderência do modelo proposto através da avaliação de famílias $F_{2:3}$ no ano de 2016. Em relação aos resultados obtidos para essa população é possível afirmar que a resistência é controlada por 4 locos, três deles conferindo a resistência à ferrugem da folha, atuando na forma dominante, enquanto que um é inibidor (Tabela 9). Dos locos que conferem a resistência os locos *A* e *B* são os locos principais, sendo que sua presença é obrigatória, e suficiente, para a expressão de imunidade à ferrugem da folha, desde que não haja presença do alelo funcional do loco inibidor. O alelo funcional do loco *D* é apenas modificador da expressão da resistência, conferindo resistência intermediária elevada quando o inibidor está presente na forma heterozigota, aliado à presença dos alelos *A* e *B*. Este inibidor tem ação gênica de dominância incompleta, sendo que só inibe completamente a expressão da resistência quando na forma homozigota (Tabela 9). Em princípio, admite-se que o inibidor tenha ação sobre os locos *A*, *B* e *D*, na população 2, mas não se pode descartar que tenha ação inibitória apenas sobre o loco *A* ou loco *B*. Uma vez que bastaria que inibisse a expressão de um desses locos para que a resistência não fosse expressa, devido ao fato que só há resistência quando ocorre a presença concomitante de alelos funcionais nos dois locos, *A* e *B* (Tabela 9).

Para as populações 1 e 5, elevado número de indivíduos resistentes foi observado (Tabela 7), sugerindo a ausência de locos inibidores, assim como nos modelos propostos. Tomados em conjunto, os resultados de segregação dos quatro cruzamentos envolvendo 07BT306, populações 1, 2, 3 e 5, indicam que a herança genética controlando a resistência ao patógeno *P. coronata* nessa linhagem é complexa. Uma vez que essa linhagem deve possuir, pelo menos, três locos controlando a resistência à ferrugem da folha. Nos modelos propostos para as quatro populações envolvendo o genitor 07BT306, todos os indivíduos resistentes

devem sempre apresentar alelo funcional no loco *A*, considerado como loco principal para controle da resistência, advindo da linhagem 07BT306.

É provável que o loco *A*, previsto para controlar a resistência na linhagem 07BT306, corresponda ao gene de resistência detectado por Rines *et al* (2007), quando da transferência da resistência da linhagem C16954SP de *Avena strigosa* para *A. sativa*. É provável que os outros dois locos presentes em 07BT306 sejam provenientes das cultivares de *A. sativa* utilizadas no processo de transferência de resistência de *A. strigosa*. É interessante notar que os resultados deste trabalho indicam que o loco *A* não é suficiente para expressar resistência no ambiente do sul do Brasil. A necessidade da presença de mais um ou dois locos, para que houvesse resistência à ferrugem da folha, foi observada nas quatro populações estudadas (Tabela 8). Nas populações 1 e 5 que, sem presença de inibidor e que segregaram para quatro locos conferindo a resistência, observa-se que a resistência só é expressa quando há presença de três locos com alelos funcionais, podendo ser resistentes os genótipos *A_B_C_ _*, *A_B_ _D_* e *A_ _C_D_*. Nas populações 2 e 3 pressupõe-se que o loco *C* esteja fixo para os alelos funcionais (genótipo *CC*), indicando que também nessas populações seria necessário a presença alelos funcionais em três locos com alelos funcionais (genótipo *A_B_CC*) (Tabelas 7 e 8).

Advindo dos resultados obtidos das populações 1, 2 e 5, é digno de nota o fato de que os três genitores suscetíveis contribuíram com um loco para a expressão da resistência nas populações segregantes (Tabela 7). Nas populações 1 e 5, derivadas dos genitores suscetíveis URS Guria e UFRGS 077026-2, esse loco modificador foi capaz de promover a resistência à ferrugem da folha em substituição tanto ao loco *B* como o loco *C*, desde que houvessem sempre alelos

funcionais em três locos, incluindo o loco *A*, que foi indispensável para a expressão do caráter (Tabela 8).

As populações 6 e 7 com o genitor resistente 07BT333, se ajustaram aos modelos genéticos de 3 e 1 loco respectivamente. Nesse sentido, a resistência na população 6 (07BT333 x URS Guria) é governada por três locos, atuando na forma alélica dominante, enquanto que na população 7 (07BT333 x UFRGS 078007-4) ajustou-se ao modelo de um loco, com reversão da dominância, ou seja, o gene de resistência que antes tinha ação gênica de dominância do alelo *A* sobre o alelo *a* passa a ter dominância em direção ao recessivo, portanto o fenótipo resistente passa a ser somente o alelo *A* em homozigose *AA*. (Tabela 7). A possibilidade desse fenômeno tem sido descrita em trigo, para resistência à *Puccinia triticina* (Hooker, 1967; Gupta *et al*, 1984).

O modelo de três locos gênicos para a população 6 (Tabelas 7 e 8), foi testado no ano de 2016, através da segregação dentro de famílias $F_{2:3}$ (Tabela 10). O modelo mostrou-se adequado, uma vez que as famílias $F_{2:3}$ se ajustaram às segregações esperadas para cada classe. Esse modelo é similar ao apresentado para a população 1 (07BT3006 x URS Guria), no qual, o genótipo suscetível URS Guria contribui com pelo menos um loco, nomeado de loco *D*. Isso reforça a hipótese que um gene, mesmo não sendo mais efetivo no genitor URS Guria, como verificado pela severidade média final e progresso da doença (Figuras 1 e 6), estaria atuando de maneira complementar ou epistática, contribuindo para o fenótipo resistente apresentado nas populações com os genitores resistentes 07BT306 e 07BT333.

O modelo de apenas um loco controlando a resistência à ferrugem da folha na população 7 indica que o genitor suscetível UFRGS 078007-4 carrega alelos funcionais para o loco *B*, uma vez que a sua presença, no genitor 07BT333, foi

detectada através da segregação das gerações F_2 e $F_{2:3}$ da população 6 (Tabelas 7 e 10).

Tomando em conjunto os resultados apresentados, o genótipo proposto para o genitor 07BT333 é *AABBccdd*, enquanto que o genótipo da linhagem 07BT306 é *AABBCCdd*. Portanto, as duas diferem pela presença do loco *C* em 07BT306 e ausência em 07BT333. Esse resultado é suportado pelas segregações observadas nas populações 1 e 6, que tem como genitor comum a cultivar suscetível URS Guria, reforçado pelas elevadas probabilidades dos testes de aderência dos modelos genéticos propostos (Tabela 7).

As linhagens 07BT306 e 07BT333 possuem resistência derivada de *A. strigosa* (Rines *et al.*, 2007). Existe a possibilidade que um dos locos *A* ou *B*, propostos para compor o genótipo das linhagens 07BT306 e 07BT333, seja o gene *Pc94*, que também foi transferido de *A. strigosa* e que confere resistência a ferrugem da folha, sendo efetivo em nossas condições, uma vez que está presente na cultivar Leggett, genitor da população 10 (Figura 12 e Tabela 7). Porém, no presente estudo encontrou-se evidência que indica que o gene *Pc94* não esteja presente nos genitores 07BT306 e 07BT333. Essa evidência será apresentada quando for discutida a resistência de Leggett à ferrugem da folha.

Rines *et al* (2007) propuseram inicialmente que o gene transferido de *Avena strigosa* para as linhagens 07BT306 e 07BT333 fosse o gene *Pc94*. Reforçado pela inibição da resistência pelo gene *Pc38*, fato comum às duas fontes de resistência (Aung *et al*, 1996; Rines *et al*, 2007).

Nos estudos feitos por Rines *et al* (2007), a geração F_1 resistente do retrocruzamento "(CI6954SP/Black Mesdag) C1//Ogle*3", que era heterozigota para o gene de resistência, deveria apresentar a segregação de 1:1 (R:S), quando cruzada com o genótipo Pendak-Pc38, portador do gene *Pc38* e é suscetível à

ferrugem da folha. Porém, todas as plantas descendentes desses cruzamentos foram suscetíveis. Resultados similares já haviam sido descritos por Aung *et al.* (1996), ao utilizarem a linhagem S42 em cruzamentos com 11 cultivares norte americanas. A linhagem S42 é proveniente do cruzamento entre a linhagem RL1697 (*A. strigosa*) e a cultivar SunII. A resistência presente na linhagem S42 é devido ao gene *Pc94* presente no seu genitor RL1697. Destes 11 cruzamentos, em cinco o gene *Pc94* foi herdado de maneira dominante, enquanto que nos demais cruzamentos o mesmo foi herdado de maneira recessiva. Além disso, os autores concluem que, nos cruzamentos onde foi observado herança recessiva, o gene *Pc38* deveria estar reprimindo a expressão do gene *Pc94*, baseando-se no fato que, nesses cruzamentos, todas as cultivares parentais suscetíveis possuíam o gene *Pc38*. Porém, os autores também levantam a hipótese de que a reversão da dominância poderia ser um fenômeno decorrente do background genético daquelas cultivares. Também, Wilson e McMullen (1997) relatam que o gene *Pc38* reprime ou pode reprimir genes que conferem resistência, como o gene *Pc62*, que é proveniente de *A. sterilis*.

A partir das informações disponíveis não há como saber se o loco inibidor da resistência de 07BT306, segregando nas populações 2 e 3, corresponde ao gene *Pc38*. Todas as evidências encontradas apontam para que os genitores suscetíveis dessas populações, UFRGS 046054-5 e URS Tarimba, que devem ser os portadores do loco inibidor, não devam possuir o gene *Pc38*. Primeiro, esses genótipos parentais suscetíveis possuem em comum na sua genealogia “Coronado² / Cortez³ / Pendek / ME 1563”. Esse genótipo não deve conter o gene *Pc38* porque foi lançado em 1967 pela Universidade do Texas em 1967 (Atkins *et al.*, 1970), tendo sido desenvolvida, portanto, anteriormente a descoberta do gene *Pc38* no acesso CW491-4 de *Avena sterilis*, procedente da Argélia (Fleischmann &

McKenzie, 1970). Uma segunda linha de evidência é o fato de Pendek não deva possuir o gene *Pc38*, uma vez que esse gene transferido para Pendek para formar a isolinha Pendek-*Pc38* (Rines *et al*, 2007), indicando que Pendek não era portador desse gene, originalmente. Em terceiro lugar, em um comunicado feito por Forsberg *et al.* (1996), é relatado que a linhagem Coronado² / Cortez³ / Pendek / ME 1563 é suscetível a raça 5353 de ferrugem da folha, coleta no Brasil em 1990, e que o gene *Pc38* era efetivo contra a mesma. UFRGS 046054-5 também é descendente da cultivar Starter, desenvolvida pela Universidade de Minnesota, sendo que Starter também não possui *Pc38*, uma vez que seu cruzamento que lhe deu origem foi realizado em 1970, a partir de genótipos desenvolvidos na década de 1960 (Pool, 2017). Porém, para outros genótipos que compõem a genealogia de UFRGS 046054-5 e URS Tarimba (Tabela 2) não foi possível determinar se *Pc38* faz parte da sua ancestralidade.

É interessante notar que o controle genético da resistência à ferrugem da folha na população 7 adequou-se ao modelo de apenas um gene, segregando de maneira recessiva, na proporção de 1:3 (R:S), enquanto que na outra população com o genitor 07BT333 isso não foi observado (Tabela 7). A hipótese levantada para esse resultado é que a constituição genética do genitor suscetível, UFRGS 078007-4, tenha contribuído para a reversão de dominância ocorrida. A reversão da dominância também foi observada para resistência à ferrugem da folha (*Puccinia triticina*) na cultura do trigo, por Pretorius e colaboradores (1995). Nesse trabalho, a geração F₂ apresentou segregação 3R:1S no cruzamento entre a linhagem KS91WGRC11, portadora do gene *Lr42*, e a cultivar Palmiet, enquanto que no cruzamento entre KS91WGRC11 e a cultivar Karee a segregação foi 1R:3S. Além disso, os autores não afirmam se essa recessividade apresentada é induzida pelo background genético ou pelo patótipo utilizado para testar a resistência em cada

população segregante não ter sido o mesmo. Uma vez que a dominância da resistência observada no cruzamento com Palmiet foi testada como a raça UVP_r13, enquanto a recessividade da resistência, no cruzamento com Karee, foi testada com a raça UVP_r9.

Em outro estudo sobre resistência genética à ferrugem da folha de trigo, Gupta *et al.* (1983) verificaram que a geração F₂ derivada do cruzamento do genótipo Agra Local com a linhagem WL711 apresentou segregação de 3R:1S, enquanto que Agra Local cruzado com Sonalika apresentou reversão da dominância (1R:3S), sendo que essa reversão de dominância seria alterada conforme o background genético.

Com os resultados desses trabalhos, concomitantemente com os resultados observados pelo trabalho aqui realizado, pode-se sugerir que a caracterização da herança em novas fontes de resistência, antes da utilização em programas de melhoramento, contribuindo para melhor eficiência na sua utilização, em razão de poder ocorrer a reversão de dominância ou inibição da resistência, em decorrência da constituição genética dos genitores para os quais se deseja transferir a resistência. A expressão da resistência das linhagens 07BT306 e 07BT333 em populações segregantes depende da constituição genética do parentais a serem cruzados com essas fontes de resistência. Caso genes inibidores venham a estar presentes, haverá necessidade de populações segregantes maiores, para que seja possível selecionar genótipos que sejam, ao mesmo tempo, resistentes e adaptados ao ambiente local. Além disso, populações maiores, com maior número de genótipos selecionados aumenta a chance de serem selecionados indivíduos que carreguem vários genes de resistência. Pois, os resultados desse trabalho indicam que genes de resistência, do genitor suscetível, não mais efetivos podem

contribuir para a expressão da resistência na população segregante. Essa pirimidização de genes contribui para maior durabilidade da resistência.

As populações 2 e 6, apresentaram valores elevados na estimativa de herdabilidade no sentido restrito, nos dois métodos empregados neste estudo, variando de 0,633 a 1,08 (Tabela 6, Figuras 35 e 36). A herdabilidade no sentido restrito através de decomposição de variâncias na população 6 foi de 1,08. A estimativa da herdabilidade superior a 1 é explicada pela reduzida variância dentro de famílias, o que resultou em uma estimativa negativa da variância ambiental (Tabela 6). A variância dentro de famílias foi baixa devido a poucas famílias segregarem para o caráter avaliado, ou seja, boa parte das famílias resistentes não segregou, enquanto que, nenhuma família suscetível apresentou segregação. Mesmo que a herdabilidade da população 6, pelo método da decomposição das variâncias, tenha sido superestimada, mostrou-se similar ao método da regressão pai-progênie, que foi de 0,963 (Figura 36). Esses resultados indicam a íntima relação entre a constituição genética e o fenótipo observado. Essa alta herdabilidade permite que se faça seleção em gerações precoces. Além disso, como o caráter é pouco influenciado pelas condições ambientais, a seleção em anos que se tem baixa quantidade de inóculo também será eficiente.

No ano de 2015 foram avaliadas duas populações com genitor resistente LA90105C4-1-1-1-2-1. Nas populações 8 (LA90105C4-1-1-1-2-1 x URS Guará) e 9 (LA90105C4-1-1-1-2-1 x UFRGS 960257-5), o genitor resistente não apresentou doença (completa imunidade), enquanto que o genitor URS Guará apresentou incrementos de severidade apenas aos 91 dias após a emergência sugerindo que o mesmo é resistente para boa parte das raças de ferrugem da folha. Já os indivíduos suscetíveis apresentaram acréscimo de severidade a partir dos 41 dias após a emergência (Figura 9). Para a população 9, os indivíduos suscetíveis

apresentaram acréscimos a partir dos 45 dias após a emergência, como também observado na linhagem suscetível UFRGS 960257-5 (Figura 10).

Quando verificada a distribuição de frequências, somente duas classes foram observadas (Resistentes e Suscetíveis) nas populações 8 e 9, sendo estas, bem distintas (Figuras 27 e 28). Além disso, verificou-se que a média da população 9 foi mais próxima da média do genitor resistente indicando que há dominância para característica em direção à resistência (Figura 28). As duas populações se ajustaram a um modelo genético de três locos atuando, sendo que os alelos que determinam o fenótipo resistente são dominantes sobre seus respectivos alelos alternativos, no controle da resistência à ferrugem da folha (Tabela 7).

Os modelos genéticos que tiveram melhor ajuste para as populações 8 e 9 encontram-se na tabela 8. Nas duas populações foi evidenciado que o genitor LA90105C4-1-1-1-2-1 segrega para três locos, em relação aos genótipos brasileiros com quem foi cruzado. Desses três locos, dois (*A* e *B*) são provenientes do genitor LA90105C4-1-1-1-2-1, enquanto cada genótipo suscetível, URS Guará e UFRGS 960257-5 contribui com um loco de resistência, nas populações segregantes (Tabela 7). Embora esses genitores sejam aparentados (Tabela 2), não se pode saber se o loco detectado em cada genitor suscetível corresponde ao mesmo loco, então preferiu-se denominá-los com letras diferentes: *C*, relativo ao genitor URS Guará, e *D*, relativo ao genitor UFRGS 960257-5. É importante notar que o loco *A*, de LA90105C4-1-1-1-2-1, comportou-se como o loco principal, sendo que a resistência somente era expressa quando seu alelo funcional estava presente no genótipo. Embora o loco *A* não fosse capaz de determinar sozinho resistência à ferrugem da folha. Desta forma eram resistentes os genótipos $A_B_ _$ e $A_ _C_$, na população 8, e $A_B_ _$ e $A_ _D_$, na população 9 (Tabela 8). O modelo proposto para a população 9 foi validado na geração $F_{2:3}$, no ano de 2016. A

segregação dentro de todas as famílias se ajustaram às proporções esperadas para cada classe fenotípica, Resistente ou Suscetível. (Tabela 11).

A herdabilidade relativamente elevada no sentido restrito observada na população 9, estimada em 0,642 e 0,786, pelos métodos de decomposição de variâncias e regressão pai-progênie, respectivamente (Tabela 6, Figura 37), permitem afirmar que a seleção para o caráter ferrugem da folha pode ser realizado a partir gerações precoces iniciais como F_2 e F_3 .

A linhagem LA90105C4-1-1-1-2-1 parece ser uma fonte de resistência interessante, visto que o modelo proposto para as duas populações (8 e 9) não apresentaram locos inibidores da resistência, como o proposto para as populações com os genitores 07BT306 ou reversão de dominância, como apresentado para uma população como genitor 07BT333. Além disso, a presença de dois locos controlando a resistência pode contribuir para maior durabilidade desta fonte de resistência em condições ambientais brasileiras.

A linhagem LA90105C4-1-1-1-2-1 vem sendo utilizada pelo Programa de Melhoramento de Aveia da UFRGS desde 2004 e até o momento não foi verificado infecção de ferrugem da folha sobre esse genótipo. Ao mesmo tempo, não foi possível obter nenhuma linhagem adaptada que seja descendente de LA90105C4-1-1-1-2-1. Tal fato explica-se por diferentes motivos, em primeiro lugar tem sido muito difícil cruzar essa linhagem com genótipos brasileiros, em condições de campo, devido ser muito tardia, respondendo a fotoperíodo longo para florescer, além de necessitar de frio para florescimento adequado. As populações segregantes, descendentes dessa linhagem, são muito mal adaptadas, em razão da tendência de serem muito tardias. Em segundo lugar a LA90105C4-1-1-1-2-1 é muito suscetível à ferrugem do colmo, causada por *Puccinia graminis* f.sp. *avenae*, além da elevada suscetibilidade à mancha negra da aveia, causada por

Pyrenophora chaetomioides. Essas características dificultam ainda mais obter descendência que tenha o mínimo de resistência adequado de resistência a essas duas últimas moléstias, além da resistência à ferrugem da folha e florescimento não muito tardio (Marcelo T. Pacheco, comunicação pessoal). Isto tudo demonstra que a transferência de resistência à ferrugem da folha de genótipos pouco adaptados é uma tarefa difícil. Uma vez que a seleção não é apenas para os locos controlando a resistência à ferrugem da folha, mas para uma série de genes, controlando adaptação geral, além de resistência a outras moléstias, os quais devem estar espalhados pelo genoma.

Apenas uma população foi conduzida com o genitor resistente a cultivar Leggett, está por sua vez, não apresentou ferrugem da folha no ano de 2015. Em contrapartida, no genitor suscetível URS Taura observou-se incrementos na severidade da doença a partir dos 45 dias após a emergência, terminando com severidade elevada, sugerindo a ausência de genes de resistência efetivos no genitor suscetível. Da mesma forma, elevada severidade foi observado em indivíduos suscetíveis na geração F₂ (Figura 12). A segregação desta população se ajustou a um modelo genético de três locos controlando o caráter resistência à ferrugem da folha. (Tabela 7). Para esta população o genótipo postulado para o genitor resistente é AABBCC, enquanto o genitor URS Taura não contribui com nenhum loco para expressão da resistência na população segregante (Tabela 7).

A cultivar Leggett foi obtida através do cruzamento dos genótipos OT294 e Pc94, esta última teve resistência proveniente da linhagem RL1697 de *A. strigosa*, que foi transferida para a cultivar SunII, através do uso da linhagem CW57 de *A. longiglumis*, que permite o pareamento entre cromossomos de *A. strigosa* e *A. sativa* (Aung *et al.*, 1996). A cultivar Leggett foi a primeira cultivar lançada no oeste canadense postulada tendo os genes Pc94, Pc68 e, possivelmente, Pc39 (Mitchell

Fetch *et al*, 2007). No presente trabalho postula-se que Leggett também possua três locos controlando a resistência à ferrugem da folha, na população segregante derivada do cruzamento com URS Taura. O gene *Pc68* não deve estar segregando nesta população já que o mesmo está presente na genealogia de ambos genitores, Leggett e URS Taura (Tabela 2). Um dos três locos detectados deve ser o gene *Pc94*, enquanto há possibilidade de *Pc39* também ser um deles. Restando o terceiro loco sem saber a que gene corresponde, além de não ter sido detectado anteriormente por Mitchell Fetch *et al* (2007).

O gene *Pc68* em URS Taura é proveniente da linhagem UFRGS 970216-1, a qual possui na sua genealogia *Pc68/*5Starter*. URS Taura e os genótipos que lhe deram origem permaneceram imunes à ferrugem da folha no Brasil entre 1994 e 2009. Somente a presença do gene *Pc68*, somada a ação epistática de outros genes já não mais efetivos isoladamente, poderia explicar essa imunidade, uma vez que os demais genótipos que compõem a sua genealogia eram altamente suscetíveis à ferrugem folha desde 1998 (Marcelo T. Pacheco, comunicação pessoal). Colabora para essa conclusão o fato que, no ano de 2005, a linhagem *Pc68/5*Starter* mostrou-se resistente nas condições de campo brasileiras, conforme trabalho realizado por Graichen e colaboradores (2010).

Sabendo que *Pc94* está presente em Leggett e que não foi detectada a segregação para loco inibidor na população 10, derivada do cruzamento entre Leggett e URS Taura (Tabela 7), levanta-se a hipótese de que o loco principal controlando a resistência em 07BT306, genitor da população 2, não seja *Pc94*, conforme sugerido por Rines *et al*. (2007). Se ambos os locos principais nas populações 2 e 9 fossem *Pc94* esperar-se-ia que fosse detectada presença de loco inibidor nas populações 2 e 10, uma vez que os genitores suscetíveis dessas populações são linhagens geneticamente muito similares. UFRGS 046054-5 e URS

Taura são linhagens irmãs (Tabela 2), sendo que ambas são descendentes da mesma planta F₄ (Marcelo T. Pacheco, comunicação pessoal).

O genitor resistente URS Charrua apresentou completa imunidade à ferrugem da folha no ano de 2015, nas cinco populações avaliadas, no entanto no ano de 2016 observou-se ferrugem da folha nas duas últimas avaliações realizadas. Para os genitores suscetíveis das populações 11 a 15 e plantas suscetíveis geração F₂, foram observados aumentos de severidade a partir dos 45 dias após a emergência em 2015 e depois dos 75 dias após a emergência em 2016 (Figuras 13 a 20).

Na geração F₂ da população 11 (BW 4703 x URS Charrua), foi verificado um número reduzido de indivíduos resistentes (18%), relativo ao número de plantas suscetíveis (82%), sugerindo a presença de genes inibidores, assim como proposto para as populações 2 e 3 (Tabela 7). Desta forma, a segregação observada na população 11 ajustou-se a um modelo genético de quatro locos. Nesse modelo a resistência à ferrugem da folha é conferida por três locos (*A*, *B* e *C*) e o quarto loco (*I_c*) é um inibidor da resistência quando presente. Todos os quatro locos têm ação gênica de dominância completa. A resistência é expressa quando há presença de alelos funcionais em, pelo menos, dois locos que determinam a resistência, sem a presença do inibidor (genótipos *A_B_ __ii*, *A_ __C_ii* e *__B_C_ii*) (Tabela 8). Quando o inibidor está presente, mesmo na forma heterozigota, não há expressão da resistência, independentemente do número de locos de resistência presente no genótipo (Tabela 8). O modelo explica a redução no número de indivíduos resistentes na população, em comparação com as demais populações contendo o genitor URS Charrua.

Na geração F₂ da população 12 (UFRGS 970497-1 x URS Charrua), verificou-se uma proporção superior de indivíduos resistentes (42%), em relação a

população anteriormente descrita (Tabela 7). A segregação dessa população também se ajustou a um modelo de quatro locos governando a resistência à ferrugem da folha, novamente com a presença de um loco inibidor da resistência (Tabela 7). Diferentemente do observado para a população 11, nessa população esse loco inibidor tem dominância incompleta, essa alteração possivelmente é devido a mudança na constituição genética dos genitores. Os fenótipos resistentes à ferrugem da folha na população 12 correspondem aos mesmos genótipos descritos para a população 11, quando não há presença de alelo inibidor (ii). Porém, também resulta em fenótipo resistente quando o inibidor está na forma heterozigota (I_i) e há presença de alelos funcionais nos três locos que conferem a resistência (genótipo $A_B_C_I_i$) (Tabela 8). Os resultados observados na segregação dentro das famílias na geração $F_{2:3}$, conduzidas no ano de 2016 (Tabela 12), foi conforme o esperado para cada classe, confirmando o modelo proposto (Tabela 8).

Para a população 13 (UFRGS 066083-1 x URS Charrua), modelo genético similar ao da população 12 foi proposto para explicar a segregação observada na geração F_2 . Na população 13 a proporção de plantas resistente (67%) foi maior que na população 12 (42%), relativo ao número de plantas suscetíveis detectado (Tabela 7). Tal fato levou a ser formulado um modelo gênico também com quatro locos, incluindo a presença de três locos conferindo a resistência (A , B e C), como na população anterior, e um loco inibidor. Porém, é na ação gênica do loco inibidor que reside a diferença entre os modelos das populações 11, 12 e 13. A maior proporção de plantas resistentes na população 13 pode ser explicada pela reversão da dominância do inibidor, sendo que para inibir a resistência dois alelos que conferem a inibição devem estar presentes no genótipo ($I_R I_R$). O inibidor, portanto, tem comportamento inverso nas populações 11 e 13, pois na população 11 a dominância foi completa para o alelo que causa a inibição da resistência (I_C),

enquanto na população 13 a dominância foi completa para o alelo que não leva à inibição da resistência (*i*). Assim como para a população 11, o modelo genético da população 13 prevê a necessidade da presença de alelos funcionais em, pelo menos, dois locos que conferem a resistência, sendo resistentes os genótipos: $A_B_ _ii$, $A_ _C_ii$, $_B_C_ii$, $A_B_ _Iri$, $A_ _C_Iri$, $_B_C_Iri$ (Tabela 8).

Na geração F₂ da população 14 (URS Charrua x UFRGS 046054-5) detectou-se uma proporção de plantas resistentes (47%) similar ao observado na população 12 (42%). A segregação da população 14 também se ajustou a um modelo de quatro locos, idêntico ao proposto para a população 12 (Tabela 7). Por outro lado, na população foi possível estabelecer uma classe fenotípica composta de indivíduos intermediários, os quais se comportam de forma diferente das plantas suscetíveis em relação ao progresso da doença (Figura 17). Esses indivíduos apresentam um atraso no progresso da doença, ocorrendo progresso da severidade somente a partir dos 60 dias após a emergência. Desta forma, sugere-se que na constituição genética da população 14 o modo de ação do loco inibidor é modificado, conferindo a resistência intermediária. Esta ocorre quando dois locos, conferindo a resistência, tem pelo menos um alelo funcional e o inibidor está na forma heterozigota, desta forma tem resistência intermediária os genótipos: A_B_cclj , A_bbC_Ij , aaB_C_Ij . Enquanto que são propostos os mesmos genótipos já apresentados para a população 12 para determinarem a expressão da resistência: $A_B_ _ii$, $A_ _C_ii$, $_B_C_ii$, $A_B_C_Ij$. As demais constituições genéticas pertencem a classe de plantas suscetíveis (Tabela 8).

Na tabela 13 estão apresentadas as segregações dentro das famílias F_{2:3} da população 14, bem como o teste de aderência ao modelo genético para as classes Resistente Intermediária e Suscetível, confirmando a adequação do modelo proposto.

A expressão de resistência intermediária também é observada em duas populações com o genitor 07BT306 (populações 2 e 3). Ao observar os gráficos de progresso dessas populações (Figura 2 e 4), pode-se perceber de forma mais clara que há um atraso no início do aumento da severidade da doença, o qual ocorre a partir dos 104 dias após a emergência, para a população 2, e aos 94 dias para a população 3, com severidade média final de 8% e 14% respectivamente.

O retardo no progresso da doença ou diminuição na quantidade de inóculo inicial é característica da resistência do tipo vertical (Van der Plank, 1963; Van der Plank, 1984; Simons, 1985). Esses autores explicam o fenômeno pelo fato que algumas combinações genicas são efetivas contra boa parte das raças, enquanto outras raças raras conseguem se reproduzir durante o ciclo da cultura, reinfectando a própria planta e plantas próximas, levando a um aumento na severidade da doença, especialmente ao final do ciclo. Porém, a severidade final observada é inferior, quando comparado à indivíduos completamente suscetíveis. Porém, para o caso da resistência intermediária, encontrada em algumas populações segregantes desse estudo, sugere uma explicação alternativa, decorrente da presença de loco inibidor com dominância incompleta. Quando o inibidor está presente na forma heterozigota ocorre inibição parcial (incompleta) da expressão da resistência, não sendo capaz de causar imunidade, mas capaz de afetar um ou mais componentes do ciclo de vida do patógeno, como período de latência, eficiência de infecção, número e tamanho de pústulas.

As explicações alternativas apresentadas acima, para a presença de resistência intermediária, trazem diferentes implicações para melhoramento de plantas. Se o fenômeno for explicado pela resistência ser conferida apenas contra algumas raças, as mais prevalentes, quando forem selecionados indivíduos com resistência intermediária, que possuam combinações de apenas alguns genes que

controlam a resistência, como sugerido para a população 1 (Tabela 8), há uma grande probabilidade de que esses genótipos venham a ter a resistência superada rapidamente, devido ao aumento da frequência das raças que causam doença. Por outro lado, se a resistência intermediária for causada pela presença do inibidor na condição heterozigota, reduzindo a capacidade de reprodução do patógeno, como sugerido para as populações 2, 3 e 14, o loco inibidor irá segregar e somente indivíduos resistentes ou suscetíveis estarão presentes nas gerações avançadas, com elevada homozigose. Porém isso não impede que combinações de menor número de genes de resistência tenham sido selecionadas, sendo mais facilmente superadas pelo patógeno.

Genótipos que combinem maior número de genes de resistência são mais adequados para as condições do sul do Brasil, embora seja difícil, se não impossível, diferenciá-los daqueles que tem constituição genética mais simples. Vários trabalhos relatam a complexidade das raças de *P. coronata* em nossas condições, como o trabalho realizado por Martinelli *et al.* (1998), no qual foi verificado que as raças predominantes possuem de 10 a 26 genes de virulência. Da mesma forma, Vieira *et al.* (2005) e Vieira *et al.* (2007), em 25 linhas quase isogênicas portadoras dos genes Pc, verificaram diferentes padrões de avirulência/virulência à 46 isolados de *P. coronata* coletados em três municípios do Rio Grande do Sul, evidenciando uma grande variabilidade genética do patógeno na região.

Diferenciando-se das outras populações contendo o genitor URS Charrua, a população 15 (URS Charrua x URS Penca) apresentou uma proporção muito elevada de indivíduos resistentes (83%), em relação a proporção de plantas suscetíveis (12%), sugerindo ausência de genes inibidores, como pode ser observado na Tabela 7. Essa população se ajustou a um modelo com três locos,

onde a presença de alelos funcionais em apenas dois desses locos é suficiente para explicar a expressão da resistência (Tabela 8). Esse modelo se ajusta a segregação observada na geração F_2 (Tabela 7), porém não permite que plantas F_2 suscetíveis gerem descendentes resistentes, fato observado em duas de cinco famílias $F_{2:3}$ avaliadas (Tabela 14).

Desta forma, foi proposto um modelo genético alternativo para a população 15, no qual é sugerido a presença de um quarto loco, em princípio oriundo do genitor suscetível URS Penca. Esse quarto loco é apenas um loco modificador (chamada de D_R), o qual confere resistência ao genótipo que tiver apenas alelos funcionais no loco A e estiver em homozigose, genótipo: $A_ _ _ D_R D_R$ (Tabela 8). Nota-se neste modelo que o alelo D_R é recessivo ao alelo alternativo d . O genótipo $A_ _ _ D_R d$ seria suscetível, mas poderia segregar na proporção 3R:13S. A qual adequou-se à segregação observada em uma das famílias $F_{2:3}$ suscetíveis estudadas, enquanto o modelo não foi aceito para explicar a segregação da outra família suscetível. Sendo que o pequeno tamanho da família não ajustada poderia explicar a não adequação do modelo (Tabela 14).

Um dos problemas do modelo alternativo, proposto para a população 15, é que o genótipo $D_R D_R$ é capaz de modificar a expressão do loco A , mas não de B ou C , sendo que nos demais modelos, propostos para todas as populações derivadas de URS Charrua, basta a presença de alelos funcionais em dois locos para que a resistência à ferrugem da folha seja expressa. Sendo difícil explicar porque os genótipos $B_ D_R D_R$ ou $C_ D_R D_R$ não são previstos como resistentes (Tabela 8).

Pelos modelos propostos para as quatro populações derivadas de URS Charrua, populações 11 a 14, verifica-se a presença de locos gênicos inibidores da resistência à ferrugem da folha (Tabela 7). Com isso alguns indivíduos não

expressam o caráter, mesmo contendo genes de resistência em combinações que, sem a presença de inibidor, seriam capazes de determinar fenótipo resistente. A posse dessa informação é valiosa para os programas de melhoramento de aveia, pois há necessidade de aumentar o número de indivíduos das populações segregantes que descendam de URS Charrua, a fim de ter maior chance de sucesso na seleção de indivíduos resistentes e com uma combinação adequada das demais características sob seleção.

A herdabilidade também contribui para compreensão da forma em que a característica é transmitida e também auxilia na determinação das estratégias mais adequadas a serem utilizadas em um programa de melhoramento. Para as populações derivadas de URS Charrua, foram estimadas herdabilidades no sentido restrito 0,465 a 0,589, para as populações 12 e 14 (Tabela 6 e Figuras 38 e 39), as quais apresentaram a presença de inibidores (Tabela 7), enquanto que a herdabilidade para a populações 15, sem presença de inibidor, variou entre 0,639 a 0,714 (Tabela 6 e Figura 40). Portanto, a presença do inibidor leva a maior variabilidade dentro das famílias $F_{2:3}$, reduzindo a herdabilidade no sentido restrito.

Enquanto a elevada herdabilidade apresentada pela população 15 permite uma maior eficácia na seleção precoce de indivíduos, a seleção em gerações mais tardias nas populações 12 e 14, que apresentam menor herdabilidade, tem maior eficiência. A elevada herdabilidade apresentada nas populações estudadas indica que o caráter pode ser facilmente selecionado a campo, no entanto a seleção assistida por marcadores poderia auxiliar na piramidização de genes de resistência.

Os resultados das populações 11 a 15, tomados em conjunto, possibilitaram formular a constituição genética para cada genitor, sendo que a cultivar URS Charrua é AABBCc*ii*, e os genótipos BW4703, UFRGS 970497-1, UFRGS 066083-1 e 046054-5 são *aabbcc*l_cl_c**, *aabbcc*l_ll_l**, *abbcc*l_Rl_R**, *aabbcc*l_ll_l**, respectivamente.

Embora propõe-se que esses genótipos sejam portados de loco inibidor, não é possível afirmar que o loco inibidor seja o mesmo para as diferentes populações, pois ora apresenta dominância completa (I_c), ora tem dominância incompleta (I_i) e ora comporta-se de modo recessivo (I_R/R). Entretanto, também não é possível descartar que o inibidor seja o mesmo loco, nessas quatro populações, uma vez que as mudanças no modo de ação gênica podem resultar das diferentes constituições genéticas (“background genético”) dos genitores suscetíveis. Relativo à população 15, propõe dois possíveis genótipos para URS Penca: *aabbccii* ou *aabbccD_RD_Rii* (Tabela 7).

De modo contrário ao proposto para outros genótipos deste estudo, a resistência no genitor URS Charrua não parece ter um loco principal, sendo que os três locos (*A*, *B* e *C*) tem ação epistática e devem ter igual efeito sobre a expressão da resistência. Nenhum deles é capaz de determinar a resistência de modo isolado, sendo sempre necessário que alelos funcionais estejam presentes em dois locos. O modelo alternativo para a população 15 contradiz a afirmação acima, ou seja, indica que o loco *A* atuaria como um loco principal, fato aponta na direção de que o modelo alternativo não deva ser o mais correto (Tabelas 7 e 8).

Acredita-se um dos locos detectados nas populações derivadas de URS Charrua seja o gene *Pc91*, que atua na forma alélica dominante. Essa hipótese levantada deve-se ao fato de que o genitor feminino da URS Charrua possui Amagalon em sua genealogia (UFRGS 984126-1 = “Amagalon/4*Ogle 1543 // UFRGS 881971”). O genótipo Amagalon é uma aveia sintética derivada do cruzamento entre as espécies *Avena longiglumis* Dur. ($2n=2x=14$) e *Avena magna* Murphy et Terrell ($2n=4x=28$) (Rothman, 1984). Portanto, o genitor feminino de URS Charrua deve ser doador de, pelo menos, parte dos genes de resistência que foram identificados neste trabalho, uma vez que o progenitor Amagalon foi caracterizado

por conter pelo menos o gene de resistência *Pc91* (Rothman, 1984; Rooney *et al.*, 1994; Adhikari & McIntosh, 2001).

Quando verificada genealogia dos genitores suscetíveis das populações 13, 14 e 15 com o genitor URS Charrua, percebe-se que os genótipos, UFRGS 066083-1, UFRGS 046054-5 e URS Penca, possuem “Pc68 / 5*Starter”, comum a URS Charrua. Logo, supõe-se que o gene *Pc68* não esteja segregando nessas populações.

A literatura indica que os genes *Pc91* e *Pc94* não determinam a completa imunidade ao patógeno (Chaves, 2008). Essa informação vai ao encontro dos resultados obtidos as populações derivadas de URS Charrua e de Leggett, pois em nenhuma delas um genótipo contendo alelos efetivos em apenas um loco seria capaz de expressar imunidade. No ano de 2016, foi observado aumento da severidade no genitor URS Charrua no final do ciclo, (Figuras 15, 18 e 20), indicando que raças, que ainda estão em baixa frequência no ambiente, já superaram a imunidade apresentada pela combinação de genes de resistência desse genitor. Somente a exposição contínua de URS Charrua ao patógeno permitirá determinar se a sua resistência foi superada, ou se a resistência continuará a ser efetiva, mesmo sem mais apresentar imunidade. Como URS Charrua é cultivar amplamente utilizada no sul do Brasil, essa dúvida será em breve respondida.

Por fim, para se ter mais precisão com relação ao número de locos controlando o caráter resistência à ferrugem da folha nas diferentes populações estudadas poderá ser feito o avanço de gerações e análises genotípicas e fenotípicas dessas populações segregantes avançadas, permitindo fazer o mapeamento genético da resistência nessas populações. Isso contribuirá para a melhor entendimento sobre a resistência genética derivada das fontes de resistência avaliadas no presente estudo. Além da identificação de marcadores

moleculares associados aos locos controlando a resistência à ferrugem da folha, os quais poderiam ser utilizados para seleção e pirimidização de diferentes genes de resistência.

Este trabalho permitiu uma melhor compreensão do número de locos atuando sobre a resistência à ferrugem da folha em aveia, bem como o modo de ação destes locos, além da herdabilidade do caráter, em diferentes populações segregantes. Os resultados apresentados poderão ser utilizados por diferentes programas de melhoramento de aveia, com a finalidade de incorporar essas fontes de resistência em genótipos superiores, bem como a realização de outros estudos que deem continuidade ao presente trabalho.

6 CONCLUSÕES

O diferente número de genes segregando nas diferentes populações estudadas, mesmo naquelas derivadas de um mesmo genitor não foi constante, indicando que há variabilidade genética entre os genitores resistentes e suscetíveis utilizados.

Os genótipos 07BT306, Leggett e URS Charrua mostraram possuir, no mínimo, três locos controlando a resistência à ferrugem da folha, enquanto que os genótipos 07BT333, LA90105C4-1-1-1-2-1 devem ter, no mínimo, dois locos.

Os genitores suscetíveis devem ter contribuído com um loco no controle da resistência em populações segregantes derivadas dos genitores 07BT306, 07BT333 e LA90105 C4-1-1-1-2-1. Desta forma, genes de resistência que não são mais efetivos de modo isolado acabam contribuindo, de maneira epistática, para a resistência nas populações segregantes, interagindo com locos provenientes dos genitores resistentes.

Para os genótipos 07BT306, 07BT333, LA90105C4-1-1-1-2-1 e Leggett determinou-se a presença de um loco principal, chamado de loco A, o qual deve estar sempre presente para que o fenótipo resistente seja expresso.

A presença de loco inibidor da resistência à ferrugem da folha, que deve ser oriundo dos genitores suscetíveis, foi observada em populações com os genitores 07BT306, 07BT333, e URS Charrua. Ações gênicas de dominância completa, dominância incompleta e recessividade foram encontradas para o alelo causador

dessa inibição. Não foi possível determinar se diferentes genes inibidores encontram-se nos diferentes genitores suscetíveis ou se a mudança no modo de ação desses inibidores é resultado das diferentes constituições genéticas de cada população segregante.

Embora a hipótese de que o loco principal nas linhagens 07BT306 e 07BT333 seja o gene *Pc94*, presente na cultivar Leggett, tenha sido sugerida na literatura, os resultados deste trabalho indicam que essas linhagens resistentes não devem possuir o gene *Pc94*. Tal afirmação baseia-se no fato que a resistência de *Pc94* é reconhecidamente inibida em populações segregantes, dependendo da constituição da população. Os genótipos 07BT306 e Leggett foram cruzados com genitores suscetíveis muito similares geneticamente, sendo que na população derivada de 07BT306 foi detectada inibição da resistência, enquanto o fenômeno não foi observado na população derivada de Leggett.

Não foi encontrada evidência que o genitor URS Charrua possua um loco de resistência principal, propondo-se que os três locos detectados no controle da resistência à ferrugem da folha tenham igual efeito na expressão do caráter. Devido a URS Charrua ser derivado da cultivar Amagalon, sugere-se que um desses três locos seja o gene *Pc91*, presente em Amagalon.

As estimativas de herdabilidade no sentido amplo foram elevadas, variando de 0,822 a 0,974, enquanto que a herdabilidade no sentido restrito apresentaram valores moderados a muito elevados, variando entre 0,462 a valores próximos a um. Estimativas moderadas da herdabilidade no sentido restrito, relativo ao sentido amplo, para algumas populações, refletem o controle genético mais complexo e a presença de locos inibidores, além do modo de ação gênica de dominância, o qual estava presente em todos os locos controlando o caráter resistência à ferrugem da folha, em todas as populações estudadas.

7 VITA

Eduardo André Roesler é filho de Reni Alice Schemmer Roesler e Rosalvo Osvino Roesler. Nasceu em Ibirubá-RS em 10 de abril de 1992.

Cursou o primeiro e segundo grau no Colégio Sinodal Ibirubá, em Ibirubá. Em 2010, ingressou no curso de Agronomia na Universidade de Passo Fundo em Passo Fundo.

Em 2011 iniciou como estagiário no laboratório de cultura de tecidos, área de transformação genética, na Embrapa Trigo, sob orientação da pesquisadora Elene Yamazaki Lau, sendo que em 2013 foi bolsista de iniciação científica no mesmo laboratório.

Graduou-se em janeiro de 2015, ingressando em fevereiro de 2015 no curso de Mestrado em Fitotecnia, com ênfase em Recursos Genéticos, Biotecnologia e Melhoramento Vegetal, do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, em Porto Alegre, sob orientação do professor Luiz Carlos Federizzi, com apoio financeiro da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes).

8 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADHIKARI, K. N; MCINTOSH, R. A. Identification of stem and leaf rust resistance genes in Amagalon oats. **Australian Journal of Agriculture Research**, Melbourne v.52, n.10, p.1011-1016, 2001.

AGRIOS, G.N. **Plant pathology**. 5. ed. Oxford: Elsevier Academic Press, 2004. 922p.

AHDB CEREALS & OILSEEDS. **EU oat supplies set to swell in 2016/17**. Disponível em: <<https://cereals.ahdb.org.uk/markets/market-news/2016/august/30/prospects-eu-oat-supplies-set-to-swell-in-201617.aspx>>. Acesso em: 15 fev. 2017.

ARRUDA, M. P. **Herança da resistência à ferrugem do colmo em genótipos brasileiros de aveia (*Avena sativa* L.)**. 2009. 113f. Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2009.

ATKINS, I. M; MCDANIEL, M. E; PAWLISCH, P.E. Registration of Coronado and Cortez oats (Reg. Nos. 230 and 231). **Crop Science**, Madison, v.10, n.2, p.208-209, 1970.

AUNG, T; CHONG, J; LEGGETT, M. The transfer of crown rust resistance gene *Pc94* from a wild diploid to cultivated hexaploid oat. In: 9th European and Mediterranean Cereal Rusts and Powdery Mildews Conference.1996, Lunteren, **Proceedings**...Wageningen: European and Mediterranean Cereal Rust Foundation, 1996. p.167-171.

AUNG T. et al. Hybrids of *Avena sativa* with two diploid wild oats (Clav6956) and (Clav7233) resistant to crown rust. **Euphytica**, Wageningen, v.174, n.2 p.189-198, 2010.

BARBOSA, M.M. et al. Molecular mapping and identification of QTL's associated to oat crown rust partial resistance. **Euphytica**, Wageningen, v.150, n.1, p.257-269, 2006.

BERGAMASCHI, H. et al. **Clima da estação experimental da UFRGS e região de abrangência**. Porto Alegre: UFRGS, 2003. 78p.

BRAKE, V. M; IRWIN, J. A; PARK, R. F. Genetic variability in Australian isolates of *Puccinia coronata* f. sp. *avenae* assessed with molecular and pathogenicity markers. **Australasian Plant Pathology**, Clayton, v.30, n.3, p.250-266, 2001.

CAIERÃO, E. et al. Efeito de níveis de severidade e incidência da ferrugem-da-folha e ferrugem-do-colmo no rendimento de linhagem de aveia. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.36, n.1, p.43-52, 2001.

CAMARGO, L. E. A. Controle genético. In: AMORIM. et al. (Ed.). **Manual de Fitopatologia**. 4. ed. São Paulo: Editora Agronômica Ceres, 2011. p.325-342.

CARSON, M. L. Broad-spectrum resistance to crown rust, *Puccinia coronata* f. sp. *avenae*, in accessions of the tetraploid slender oat, *Avena barbata*. **Plant Disease**, Saint Paul, v.93, n.4, p.363-366, 2009a.

CARSON, M. L. Crown rust, development and selection for virulence in *Puccinia coronata* f. sp. *avenae* in oat multiline cultivar. **Plant Disease**, Saint Paul, v.93, n.4, p.347-353, 2009b.

CARSON M.L. Additional sources of broad-spectrum resistance to *Puccinia coronata* f. sp. *avenae* from Canadian accessions of *Avena barbata*. **Plant Disease**, Saint Paul, v.94, n.12, p.1405-1410, 2010.

CHAFFIN, A. S. et al. A Consensus map in cultivated hexaploid oat reveals conserved grass synteny with substantial subgenome rearrangement. **Plant Genome**, Madison, v.9, n.2, p.1-21, 2016.

CHAVES, M. S. et al. Efeito da ferrugem da folha sobre o rendimento e qualidade de grãos em genótipos elite de aveia. In: REUNIÃO DA COMISSÃO BRASILEIRA DE PESQUISA DE AVEIA, 22., 2002, Passo Fundo. **Resultados Experimentais...** Passo Fundo, 2002. p.463-470.

CHAVES, M, S. et al. The Cereal Rusts: an overview. **Pest technology**, Isleworth, v.2, n.2, p.38-55, 2008.

CHAVES, M, S; MARTINELLI, J. A. Ferrugem da folha de aveia: aspectos epidemiológicos e perspectivas de controle através da resistência genética da região sul do Brasil. **Revista Brasileira Agrociência**, Pelotas, v.11, n.4, p.397-403, 2005.

CHAVES, M. S; MARTINELLI, J. A; FEDERIZZI, L. C. Resistência qualitativa à ferrugem da folha em genótipos de aveia branca: I – Caracterização da reação em condições de campo. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v.29, n.1, p.39-46, 2004.

CHEN, G. et al. Discovery and genotyping of high-throughput SNP markers for crown rust resistance gene *Pc94* in cultivar oat. **Plant Breeding**, Berlin, v.126, n.4, p.379-384, 2007.

CHONG, J; AUNG, T. Interaction of the crown rust resistance gene *Pc94* with several *Pc* genes. 1996. In: EUROPEAN AND MEDITERRANEAN CEREAL RUSTS AND POWDERY MILDEWS CONFERENCE, 9., 1996, Lunteren. **Proceedings...** Wageningen: European and Mediterranean Cereal Rust Foundation, 1996. p.172-175.

CHONG, J. et al. Virulence of *Puccinia coronata* sp. *avenae* in the Eastern Prairie region of Canada during 2007-2009. **Canadian Journal of Plant Pathology**, Ontario, v.33, n.1 p.77-87, 2011.

COFFMAN F.A. **Oat history, identification and classification**. Washington: USDA-ARS, 1977. (Boletim técnico, n.1516).

CONAB - COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. **Séries históricas: Séries Históricas de Área Plantada, Produtividade e Produção, Relativas às Safras 1976/77 a 2015/16 de Grãos, 2001 a 2016 de Café, 2005/06 a 2016/17 de Cana-de-Açúcar.** [2017]. Disponível em: <<http://www.conab.gov.br/conteudos.php?a=1252&t=2>>. Acesso em: 15 fev. 2017.

CRUZ, R.P; FEDERIZZI, L.C; MILACH, S.C.K. Severidade da ferrugem-da-folha e seus efeitos sobre caracteres da panícula de aveia. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.34, n.4, p.543-551, 1999.

CRUZ, R.P; FEDERIZZI, L.C; MILACH, S.C.K. Genética da resistência à ferrugem-da-folha em aveia. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.36, n.9, p.1127-1132, 2001.

DOEHLERT, D. C; MCMULLEN, M. S; HAMMOND, J. J. Genotypic an environmental effect on grain yield and quality of oat grown in North Dakota. **Crop Science**, Madison, v.41, n.4, p.1066-1072, 2001.

ESCOSTEGUY, P. A. V; FONTOURA, S. M. V; CARVALHO, I. Q. Fertilidade do solo, calagem e adubação. In: LÂNGARO, N.C; CARVALHO, I.Q. (Org.). **Indicações técnicas para a cultura da aveia**. Passo Fundo: UPF Editora, 2014. p.24-43.

FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F.C. **Introduction to quantitative genetics**. 4 ed. Essex: Longman, 1996. 464p.

FEDERIZZI, L. C. et al. Importância da cultura da aveia. In: LÂNGARO, N.C; CARVALHO, I.Q. (Org.). **Indicações técnicas para a cultura da aveia**. Passo Fundo: UPF Editora, 2014. p.13-23.

FEDERIZZI, L. C; PACHECO, M. T; NAVA, I. C. URS Brava - a new oat cultivar with partial resistance to crown rust. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, v.15, n.3, p.197-202, 2015.

FETCH, T Rust diseases in Canada. **Prairie Soils and Crops Journal**, Saskatoon, v.4, n.1 p.86-96, 2011.

FLEISCHMANN, G; MCKENZIE, R. I. H. Inheritance of crown rust in *Avena sterilis*. **Crop Science**, Madison, v.8, n.6, p.710-713, 1968.

FLOR, H. H. The complementary genetic system in flax and flax rust. **Advances Genetics**, San Diego, v.8, n.1, p.29-54, 1956.

FORCELINI, C.A; REIS, E.M. Doenças da aveia. In: KIMATI. et al. (Ed.). **Manual de Fitopatologia**. 4. ed. São Paulo: Editora Agronômica Ceres, 2005, p.95-98.

FORSBERG, R.A. et al. **Breeding oat cultivars suitable for production in developing countries**: 1994 Report. Madison: Department of Agronomy, University of Wisconsin, 1996. 111p.

GRAICHEN, F. A. S. et l. Inheritance of resistance to oat crown rust in recombinant inbred lines. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v.67, n.4, p.435-440, 2010.

GUPTA, A. K. et al. Genetic analysis of two wheat cultivars, "Sonalika" and "WL 711" for reaction to leaf rust (*Puccinia recondita*). **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 67 , n. 2, p. 215-217, 1984.

HARTWIG, I. et al. Variabilidade fenotípica de caracteres adaptativos de aveia branca (*Avena sativa* L.) em cruzamentos dialélicos. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.37, n.2, p.337-345, 2007.

HARDER, D. E.; HABER, S. Oat diseases and pathologic techniques. In: MARSHALL, H. G.; SORRELS, M. E. (Ed.). **Oat science and technology**. Madison: Crop Science Society of American, 1992. p. 307-326

HITTALMANI, S. et al. Fine mapping and DNA marker-assisted pyramiding of the three major genes for blast resistance in rice. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v.100, n.7, p.1121-1128, 2000.

HOFFMAN, L. A; LIVEZEY, J. **The U. S. oats industry**. Washington: USDA, 1987. (Boletim técnico, n.573).

HOOKER, A. L. The genetics and expression of resistance in plants to rusts of the genus *Puccinia*. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, v.5, p.163-178, 1967.

KEARSEY, M. J.; POONI, H. S. **Genetical analysis of quantitative traits**. London: Chapman and Hall, 1996. 381p.

KOLMER, J. Leaf rust of wheat: Pathogen biology, variation and host resistance. **Forests**, Basel, v.4, n.1, p.70-84, 2013.

LEONARD, K. J. Oat lines with effective adult plant resistance to crown rust. **Plant Disease**, Saint Paul, v.86, n.2, p.593-598, 2002.

LEONARD, K. J. Persistent virulence associations in sexual populations of *Puccinia coronata*. **Plant Pathology**, Malden v.56, n.1, p.35-45. 2007.

LEONARD, K. J; ANIKSTER, Y; MANISTERKI, J. Patterns of virulence in natural populations of *Puccinia coronata* on wild oat in Israel and in agricultural populations on cultivated in the United States. **Phytopathology**, Saint Paul, v.94, n.5, p.505-514, 2004.

LEONARD, K. J; MARTINELLI, J. A. Virulence of crown rust in Brazil and Uruguay. **Plant Disease**, Saint Paul, v.89, n.8, p.802-808, 2005.

LOSKUTOV, I. G. On evolutionary pathways of *Avena* species. **Genetics Resource Crop Evolution**, Dordrecht, v.55, n.2, p.211-220, 2008.

LOSKUTOV, L. G; RINES, H. W. *Avena*. In: KOLE, C. (Ed). **Wild crop relatives: genomic and breeding resources: cereals**. 3. ed. New York: Springer, 2011. p.109-183.

MAKI, K. C. et al. Effects of consuming foods containing B-glucan on blood pressure, carbohydrate metabolism and biomarkers of oxidative stress in men and women with elevated blood pressure. **European Journal of Clinical Nutrition**, London, v.61, n.6, p.786-795, 2007.

MARTINELLI, J. A. Major disease on oars in South America. In: INTERNATIONAL OAT CONFERENCE, Cunterbury, 2000, Cunterbury. **Procceding...** Cunterbury: Lincoln University, 2000. p.277-283.

MARTINELLI, J. A. Oat diseases and their control. In: SUTTIE, J. M.; REYNOLDS, S. G. (Ed.) **Fodder oats: a world review**. Roma: FAO, 2004. p.197-214.

MARTINELLI, J.A; BUSS, A. Comportamento de populações heterogêneas de aveia frente à ferrugem da folha nas condições do Sul do Brasil. In: REUNIÃO DA COMISSÃO BRASILEIRA DE PESQUISA EM AVEIA, 19., 1999, Porto Alegre, **Resultados experimentais...** Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1999. p. 118-126.

MARTINELLI, J. A. et al. Análise da virulência de alguns isolados de *Puccinia coronata avenae* no sul do Brasil. In: REUNIÃO DA COMISSÃO BRASILEIRA DE PESQUISA DE AVEIA, 18., 1998, Londrina. **Resultados experimentais...** Londrina: Instituto Agrônômico do Paraná, 1998. p. 17-19.

MARTINELLI, J. A. et al. Expressão da resistência parcial à ferrugem da folha da aveia presente na linhagem MN841801, no ambiente Sul do Brasil. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.39, n.5, p.1335-1342, 2009.

MARTINELLI, J, A; FEDERIZZI, L. C; BENEDETTI, A. C. Redução no rendimento de grãos de aveia em função da severidade da ferrugem da folha. **Summa Phytopathologica**, Piracicaba, v.20, p.116-118, 1994.

MCCALLUM, B.D; FETCH, T; CHONG, J. Cereal rust control in Canada. **Australian Journal of Agriculture Research**, Melbourne, v.58, n.6, p.639-647, 2007.

MCCARTNEY, C. A. et al. Mapping of the oat rust resistance gene *Pc91*. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v.122, n.2, p.317-325, 2011.

MCMULLEN, M; DOEHLERT, D; MILLER, J. Registration of 'HiFi' oat. **Crop Science**, Madison, v.45, n.4, p.1664, 2005.

MITCHELL FETCH, J. W. et al. Leggett oat. **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, v. 87, n.3 p.509-512, 2007.

NELSON, R.R. Genetics of horizontal resistance to plant diseases. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, v.16, p.359-378, 1978.

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

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

POOL - PEDIGREE OF OAT LINES. **Pedigrees of Oat Lines (POOL)**: Details of entry 4048, 2017. Disponível em: <http://pool.aowc.ca/EntryShow_e.php?GID=4048&NGen=3&METHOD=ancestry>. Acesso em: 21 fev. 2017.

PRETORIUS, Z, A. et al. Managing certain recently named *Lr* genes in breeding wheat for resistance to *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* in South Africa. **South Africa Journal of Plant Soil**, Pretoria, v.12, n.1, p.32-37, 1995.

RINES, H. et al. Oat. In: KOLE, C. (Ed.). **Genome Mapping and Molecular Breeding in Plants, Cereals and Millets**. Berlin: Springer-Verlag, 2006. v. 1, p.211-242.

RINES, H. W. et. al. Introgression of crown rust resistance from diploid oat *Avena strigosa* into hexaploid cultivated oat *A. sativa* by two methods: direct crosses and through an initial 2x.4x synthetic hexaploid. **Euphytica**, Wageningen, v.158, n.1, p.67-79, 2007.

ROONEY, L. W; RINES, H. R; PHILLIPS, R. L. Identification of RFLP markers linked to crown rust resistance genes *Pc91* and *Pc92* in oat. **Crop Science**, Madison, v.34, n.4, p.940-944, 1994.

ROTHMAN, P.G. Registration of four stem rust and crown rust resistant oat germplasm lines. **Crop Science**, Madison, v.24, n.6, p.1217-1218, 1984.

SAS INSTITUTE, INC. **SAS OnlineDoc, Version 9.4**. 2013. Disponível em: <<https://support.sas.com/documentation/cdl/en/procstat/66703/PDF/default/procstat.pdf>>. Acesso em: 10 fev. 2017.

SCHRAMM, W. et al. Resistência de cultivares de trigo em experimentação ou cultivo no Rio Grande do Sul às principais doenças fúngicas. **Agronomia Sul-riograndense**, Porto Alegre, v.10, n.1, p. 31-39, 1974.

SIMONS, M. D. Crown rust. In: ROELFS, A.P; BUSHNELL, W.R. (Ed.). **The cereal rust: v.2: diseases, distribution, epidemiology and control**. New York: Academic Press, 1985. p. 131-172.

SIMONS, M. D; MURPHY, H. **A comparison of certain combinations of oat varieties as crown rust differentials**. Washington: USDA, 1955. (Boletim técnico, n.1112).

SOWA, S. et al. Resistance to *Puccinia coronata* f, sp. *Avenae* in *Avena magna*, *A. murphyi*, and *A. insularis*. **Plant Disease**, Saint Paul, v.100, n.6, p.1184-1191, 2016.

STALETIC, M. D. et al. Inheritance of spring oat resistance to *Puccinia coronata avenae*. **Kragujevac Journal Science**, Aerodrom, v.31, n.29, p.75-83, 2009.

STEEL, R.G.D.; TORRIE, J.H. **Principles and procedures of statistics**. 2. ed. New York: McGraw-Hill, 1980. 418p.

STEVENS, et. al. Oats in a global context. In: SUTTIE, J. M.; REYNOLDS, S. G. (Ed.) **Fodder oats: a world review**. Roma: FAO, 2004. p.11-17

STUTHMAN, D. D; LEONARD, K. J; MILLER-GARVIN, J. Breeding for durable resistance to disease. **Advances in Agronomy**, Saint Paul, v.95, p.319-367, 2007.

TAVARES, M. J. C. M. S; ZANETTINI, M. H. B; CARVALHO, F. I. F. Origem e evolução do gênero *Avena*: suas implicações no melhoramento genético. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.28, n.4, p.499-507, 1993.

THOMÉ, G. C. H. et al. Melhoramento para resistência parcial a moléstias fúngicas em cereais. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.29, n.2, p.365-371, 1999.

THOMÉ, G. C. H; MILACH, S C K; FEDERIZZI, L. C. Resistência parcial à ferrugem-da-folha em genótipos de aveia. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 36, n. 2, p. 393-398, 2001.

TIWARI, V. Soils, Growth and Production of Oat and Rye. In: VERHEYE, W. H. **Plant Growth and Crop Production**. Abu Dhabi: Eolss Publishers Company Limited, 2010. v. 2, p.267-297.

TOMERLIN, J. R; HOWELL, T. A Distrain: a computer program for training people to estimate disease severity on cereal leaves. **Plant Disease**, Saint Paul, v.72, n.5, p.455-459, 1988.

USDA - UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE. Programs and Services, Agricultural Statistics, Production, Supply and Distribution **Online**

Database (PSD Online), circulars, grains. 2017. Disponível em <<https://apps.fas.usda.gov/psdonline/app/index.html#/app/advQuery>>. Acesso em: 15 fev. 2017.

VAN DER PLANK, J. E. **Plant Diseases: epidemics and control.** New York: Academic Press, 1963. 349p.

VAN DER PLANK, J. E. **Disease resistance in plants.** 2 ed. New York: Academic Press, 1984. 194p.

VIEIRA, E. A. et al. **Virulência de Isolados de *Puccinia coronata* f. sp. *Avenae* do Rio Grande do Sul.** Planaltina: Embrapa Cerrados, 2005. (Boletim técnico, n. 149).

VIEIRA, E. A; et al. Herança da resistência à ferrugem da folha da aveia (*Puccinia coronata* f. sp. *avenae* Fraser & Led.) em genótipos brasileiros de aveia branca. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.36, n.1, p.135-141, 2006.

VIEIRA, E. A. et al. Virulence variability of *Puccinia coronata* f. sp. *avenae* isolates collected in three counties from Rio Grande do Sul State, Brazil. **Plant Disease**, Saint Paul, v. 91, n.1, p.66-70, 2007.

WIGHT, C.P. et al. A molecular marker map in 'Kanota' x 'Ogle' hexaploid oat (*Avena* spp.) enhanced by additional markers and a robust framework. **Genome**, Ottawa, v.46, n.1, p.28-47, 2003.

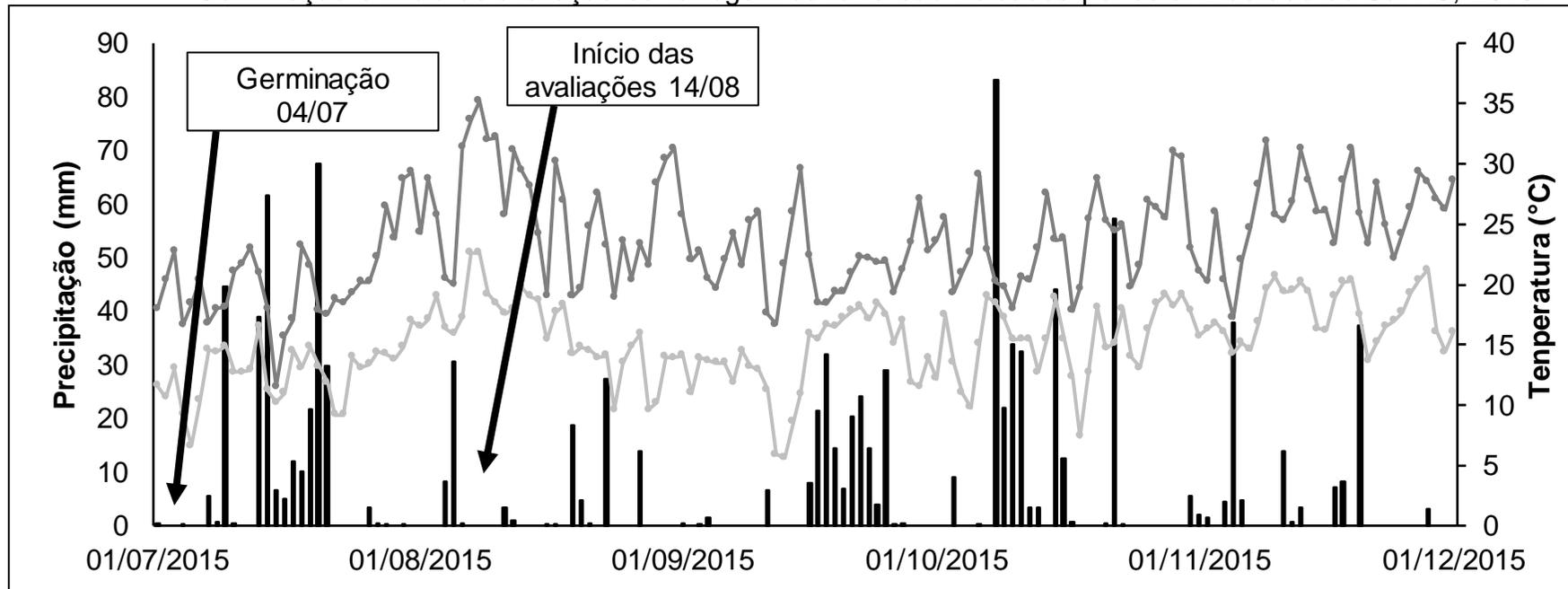
WILCOXSON, R. D.; SKOVMAND, B.; ATIF, A. H. Evaluation of wheat cultivars for ability to retard development of stem rust. **Annals of Applied Biology**, Warwick v.80, n.3 p.275-281, 1975.

WILSON, W. A; MCMULLEN, M. S. Dosage dependent genetic suppression of oat crown rust resistance gene *Pc62*. **Crop Science**, Madison, v.37, n.6, p.1699–1705, 1997.

ZADOKS, J.C.; CHANG, T.T.; KONZAK, C.F. A decimal code for the growth stages of cereals. **Weed Research**, Oxford, v.14, n.6 p.415-421, 1974.

ZAMIR D. Improving plant breeding with exotic genetic libraries. **Nature Reviews Genetics**, London, v.2, n.12 p.983–989, 2001.

APÊNDICE 2. Precipitação, temperatura máxima e temperatura mínima diárias durante o período de cultivo das populações. Germinação e início de avaliação da ferrugem da folha são indicados por seta. Eldorado do Sul-RS, 2015.



APÊNDICE 3. Precipitação, temperatura máxima e temperatura mínima diárias durante o período de cultivo das populações. Germinação e início de avaliação da ferrugem da folha são indicados por seta. Eldorado do Sul-RS, 2016.

