

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

HERANÇA DA RESISTÊNCIA PARCIAL À FERRUGEM DA FOLHA EM SEIS
POPULAÇÕES DE AVEIA (*Avena sativa* L.)

Rodrigo Sampaio dos Santos
Engenheiro Agrônomo/UFRGS

Dissertação apresentada como um dos requisitos
à obtenção do Grau de Mestre em Fitotecnia
Ênfase Melhoramento e Biotecnologia Vegetal

Porto Alegre (RS), Brasil
Maio de 2009

FOLHA DE HOMOLOGAÇÃO

AGRADECIMENTOS

A Deus que me acompanha em todos os momentos.

Ao Professor Marcelo Teixeira Pacheco pela orientação, amizade, paciência e disposição durante todo o mestrado.

Ao Professor Luiz Carlos Federizzi pela colaboração nas pesquisas e pelos conhecimentos transmitidos.

Aos demais professores do Departamento de Plantas de Lavoura da Faculdade de Agronomia da UFRGS pelo apoio e ensinamentos repassados.

Ao colega Ives pelo auxílio nas avaliações de 2008.

Aos funcionários da Estação Experimental Agrônômica da UFRGS, Adriano, Miguel e Paulo pela ajuda nos trabalhos de campo.

À minha avó Santana e aos meus pais Menoli e Gerçi, pela educação que me deram e por tudo que fizeram e fazem por mim.

Aos meus irmãos Denise e Felipe, por me apoiarem e incentivarem sempre, e à minha sobrinha Rafaela que com sua alegria, carinho e molecagens, tornou esta caminhada mais leve.

À minha namorada Adriana pelo amor, companheirismo, compreensão e auxílio em diversas ocasiões.

Aos meus grandes amigos João Paulo e Márcia, pela companhia e apoio nos melhores e piores momentos.

A todos os colegas e amigos da Faculdade de Agronomia da UFRGS, em especial a Carolina, Diva, Felipe, Itamar e Luciane pelos momentos compartilhados.

Ao CNPq pelo apoio financeiro.

HERANÇA DA RESISTÊNCIA PARCIAL À FERRUGEM DA FOLHA EM SEIS POPULAÇÕES DE AVEIA (*Avena sativa* L.)¹

Autor: Rodrigo Sampaio dos Santos
Orientador: Marcelo Teixeira Pacheco

RESUMO

A ferrugem da folha é a principal moléstia da cultura da aveia branca. A resistência parcial é uma alternativa à resistência qualitativa, por ser potencialmente mais durável. Este trabalho teve como objetivos caracterizar o progresso da epidemia e a herança genética da resistência parcial à ferrugem da folha em genótipos brasileiros de aveia branca. Os estudos foram realizados em Eldorado do Sul, RS, nos anos de 2007 e 2008, em populações segregantes para esse caráter, derivadas do cruzamento entre linhagens parcialmente resistentes, desenvolvidas pelo Programa de Melhoramento Genético da UFRGS, e o cultivar suscetível, URS 22. Em 2007 foi avaliada a geração F_2 de seis populações e, em 2008, a geração $F_{2:3}$ de duas destas populações. Os resultados mostraram progresso lento da doença, com atraso no aumento da severidade da mesma, em genótipos com resistência parcial. O caráter possui herança genética quantitativa, com ação gênica aditiva, devendo estar sob o controle de um número de locos entre 3 e 9, havendo a presença de locos principais e modificadores. O número médio estimado do total de locos que governam o caráter é de 6,9, entre as seis populações, sendo que, destes 5,5 são locos de efeito principal e 1,4 de efeito modificador. Em uma das populações, com nível mais reduzido de resistência, foi verificada a superação da mesma, no período do estudo. Enquanto em outra, altamente resistente, a qual era controlada por seis locos principais e dois modificadores, mostrou evidências de superação da resistência em um loco principal, sem afetar o nível de resistência do seu genitor resistente. Embora níveis elevados da resistência tenham sido encontrados, em genitores e em genótipos segregantes, há indícios que a superação da resistência parcial em ambientes altamente favoráveis ao desenvolvimento da moléstia, como o Sul do Brasil, pode ocorrer rapidamente. A herdabilidade da característica foi média a elevada, indicando ser possível iniciar a seleção para resistência parcial à doença em gerações precoces e a seleção concomitante para outros caracteres de importância agrônômica, uma vez que a resistência parcial não está fortemente associada a caracteres adaptativos, como estatura, ciclo e resistência à ferrugem do colmo.

¹ Dissertação de Mestrado em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil. (154p.) Maio, 2009.

INHERITANCE OF PARTIAL RESISTANCE TO CROWN RUST IN SIX POPULATIONS OF OATS (*Avena sativa* L.)¹

Author: Rodrigo Sampaio dos Santos
Adviser: Marcelo Teixeira Pacheco

ABSTRACT

Crown rust is the main and most destructive oat disease. Partial resistance to crown rust is a potentially more durable alternative to major gene resistance. This study aimed to determine the inheritance of partial resistance to crown rust in oat Brazilian genotypes and characterize the disease development progress on segregating populations. This study was conducted in Eldorado do Sul, Southern Brazil, on segregating populations, derived from the cross between partially resistant lines, developed by the UFRGS Oat Breeding Program, and the susceptible variety URS 22. Six F₂ populations were evaluated in 2007 and two F_{2:3} populations were assessed in 2008. Partially resistant genotypes showed slow disease progress, as a result of the reduced rate of disease increase. Quantitative inheritance, due to additive gene action, was found to control partial resistance to crown rust on oats. A number between 3 to 9 loci seems to control this trait. On average, a total number of 6.9 loci explained the observed variation, corresponding 5.5 major loci and 1.4 modifier loci, on average. In one of the populations, one of the less resistant, the resistance was overcome during the duration of the study. While in another, with the highest level of partial resistance, which was probably controlled by 6 major and 2 minor loci, there was indication of resistance breakdown in one of the major loci, without affecting the overall resistance level of the parental resistant genotype. Although high levels of resistance have been found in both parental and in segregating genotypes, there is evidence that the partial resistance overcoming may occur faster in environments highly favorable to the disease development, as Southern Brazil. Medium to high heritability estimates were found in partial resistance to oat crown rust, indicating that the selection to this trait can start as early as the F₂ and F₃ generations. Also, concomitant selection to other agronomic traits seems appropriate, since there was no strong association between partial resistance to oat crown rust and plant height, cycle and resistance to stem rust.

¹ Master of Science dissertation in Agronomy, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brazil. (154p.) May, 2009.

SUMÁRIO

	Página
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	5
2.1. A aveia	5
2.2. A ferrugem da folha	8
2.3. A resistência genética.....	12
2.4. Durabilidade da resistência.....	18
2.5. A resistência parcial.....	22
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	27
3.1. Material vegetal.....	27
3.2. Instalação dos experimentos a campo	32
3.3. Avaliação da resistência parcial	34
3.3.1. Determinação do progresso da ferrugem da folha	34
3.3.2. Determinação da área sob a curva de progresso da ferrugem da folha	37
3.4. Avaliação de outros caracteres de interesse agrônômico	38
3.4.1. Dias até o florescimento.....	38
3.4.2. Estatura de planta	38
3.4.3. Severidade máxima da ferrugem do colmo	39
3.5. Distribuições de freqüências da ASCPD	39
3.6. Estimativas do número de locos controlando a resistência parcial	40
3.7. Estimativas da herdabilidade da ASCPD da ferrugem da folha	41
3.7.1. Estimativa da herdabilidade da ASCPD da ferrugem da folha através da decomposição de variâncias	41
3.7.2. Estimativa da herdabilidade da ASCPD da ferrugem da folha através da regressão pai - progênie.....	43
4. RESULTADOS.....	46
4.1. Progresso da ferrugem da folha.....	46
4.2. Distribuições de freqüências da área sob a curva de progresso da ferrugem da folha	58
4.3. Modelos de herança genética da resistência parcial à ferrugem da folha	69
4.3.1. Estimativa do número de locos controlando a resistência parcial em populações segregantes F_2	69
4.3.2. Estimativa do número de locos controlando a resistência parcial em populações segregantes F_3	84
4.4. Herdabilidade da resistência parcial à ferrugem da folha	103
4.5. Associação entre a resistência parcial à ferrugem da folha e outras características de importância agrônômica	111

5. DISCUSSÃO	117
6. CONCLUSÕES	141
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	144

RELAÇÃO DE TABELAS

	Página
1. Genealogia das populações estudadas. Eldorado do Sul, 2007.....	28
2. Parâmetros das regressões lineares e logísticas do progresso da severidade média da ferrugem da folha dos genitores e geração F_2 , de acordo com sua classe fenotípica, em seis populações segregantes de aveia. Eldorado do Sul, 2007.....	57
3. Número observado de plantas e sua proporção em relação ao total, para cada classe fenotípica, resistente (R), intermediária (I) e suscetível (S) à ferrugem da folha, dentro de cada população F_2 . Eldorado do Sul, 2007.....	59
4. Modelos de segregação genética para a geração F_2 da População 1. Eldorado do Sul, 2007.....	72
5. Modelos de segregação genética para a geração F_2 da População 2. Eldorado do Sul, 2007.....	73
6. Modelos de segregação genética para a geração F_2 da População 3. Eldorado do Sul, 2007.....	75
7. Modelos de segregação genética para a geração F_2 da População 4. Eldorado do Sul, 2007.....	78
8. Modelos de segregação genética para a geração F_2 da População 5. Eldorado do Sul, 2007.....	80
9. Modelos de segregação genética para a geração F_2 da População 6. Eldorado do Sul, 2007.....	82
10. Média, desvio padrão (D.P.), máximo (Máx.) e mínimo (Mín.) do número total de locos, número de locos principais e número de locos modificadores estimados para cada população F_2 , de acordo com os diferentes níveis de aderência dos modelos de segregação testados. Eldorado do Sul, 2007.....	83
11. Análise da segregação da resistência parcial à ferrugem da folha na geração F_3 da População 1, para o modelo com 5 locos principais e 2 modificadores, sem superação da resistência parcial. Eldorado do Sul, 2008.....	87

12. Análise da segregação da resistência parcial à ferrugem da folha na geração F_3 da População 1, para o modelo de 5 locos principais e 2 modificadores, considerando a superação de um loco principal de resistência parcial. Eldorado do Sul, 2008.....	91
13. Análise da segregação da resistência parcial à ferrugem da folha na geração F_3 da População 6, para o modelo com 6 locos principais e 2 modificadores, sem superação da resistência parcial. Eldorado do Sul, 2008.....	96
14. Análise da segregação da resistência parcial à ferrugem da folha na geração F_3 da População 6, para o modelo de 6 locos principais e 2 modificadores, considerando a superação de um loco principal de resistência parcial. Eldorado do Sul, 2008.....	100
15. Análise de variância entre e dentro de famílias F_3 da População 1. Eldorado do Sul, 2008.....	105
16. Estimativas dos componentes de variâncias e da herdabilidade para a População 1. Eldorado do Sul, 2008.....	106
17. Análise de variância entre e dentro de famílias F_3 da População 6. Eldorado do Sul, 2008.....	109
18. Estimativas dos componentes de variâncias e da herdabilidade para a População 6. Eldorado do Sul, 2008.....	110
19. Coeficiente de correlação da área sob a curva do progresso da doença ferrugem da folha (ASCPD) e severidade máxima da ferrugem da folha (Sev Máx FF) com dias da emergência ao florescimento, estatura de plantas e severidade máxima da ferrugem do colmo para a geração F_2 da População 1. Eldorado do Sul, 2007.....	112
20. Coeficiente de correlação da área sob a curva do progresso da doença ferrugem da folha (ASCPD) e severidade máxima da ferrugem da folha (Sev Máx FF) com dias da emergência ao florescimento, estatura de plantas e severidade máxima da ferrugem do colmo para a geração F_2 da População 2. Eldorado do Sul, 2007.....	113
21. Coeficiente de correlação da área sob a curva do progresso da doença ferrugem da folha (ASCPD) e severidade máxima da ferrugem da folha (Sev Máx FF) com dias da emergência ao florescimento, estatura de plantas e severidade máxima da ferrugem do colmo para a geração F_2 da População 3. Eldorado do Sul, 2007.....	114
22. Coeficiente de correlação da área sob a curva do progresso da doença ferrugem da folha (ASCPD) e severidade máxima da ferrugem da folha (Sev Máx FF) com dias da emergência ao florescimento, estatura de plantas e severidade máxima da ferrugem do colmo para a geração F_2 da População 4. Eldorado do Sul,	114

23. Coeficiente de correlação da área sob a curva do progresso da doença ferrugem da folha (ASCPD) e severidade máxima da ferrugem da folha (Sev Máx FF) com dias da emergência ao florescimento, estatura de plantas e severidade máxima da ferrugem do colmo para a geração F₂ da População 5. Eldorado do Sul, 2007. 115
24. Coeficiente de correlação da área sob a curva do progresso da doença ferrugem da folha (ASCPD) e severidade máxima da ferrugem da folha (Sev Máx FF) com dias da emergência ao florescimento, estatura de plantas e severidade máxima da ferrugem do colmo para a geração F₂ da População 6. Eldorado do Sul, 2007. 116

RELAÇÃO DE FIGURAS

	Página
1. Sintomas de ferrugem da folha em lâminas foliares de aveia dos genitores utilizados neste estudo. Eldorado do Sul, 2007.	31
2. Progresso da severidade média da ferrugem da folha dos genitores e geração F_2 , de acordo com sua classe fenotípica (resistente, intermediária e suscetível), em três populações segregantes de aveia. A: População 1; B: População 2; C: População 3. As setas indicam o aparecimento das primeiras pústulas de ferrugem da folha nos genitores resistentes de cada população. Eldorado do Sul, 2007.	50
3. Progresso da severidade média da ferrugem da folha dos genitores e geração F_2 , de acordo com sua classe fenotípica (resistente, intermediária e suscetível), em três populações segregantes de aveia. D: População 4; E: População 5; F: População 6. As setas indicam o aparecimento das primeiras pústulas de ferrugem da folha nos genitores resistentes de cada população. Eldorado do Sul, 2007.....	51
4. Progresso da severidade média da ferrugem da folha dos genitores e geração F_3 , de acordo com sua classe fenotípica (resistente, intermediária e suscetível), em duas populações segregantes de aveia. A: População 1; B: População 6. As setas indicam o aparecimento das primeiras pústulas de ferrugem da folha nos genitores resistentes de cada população. Eldorado do Sul, 2008.....	54
5. Distribuições de freqüências e valores médios da Área Sob a Curva de Progresso da Doença ferrugem da folha em aveia na População 1. Eldorado do Sul, 2007.	60
6. Distribuições de freqüências e valores médios da Área Sob a Curva de Progresso da Doença ferrugem da folha em aveia na População 2. Eldorado do Sul, 2007.....	61
7. Distribuições de freqüências e valores médios da Área Sob a Curva de Progresso da Doença ferrugem da folha em aveia na População 3. Eldorado do Sul, 2007.	62
8. Distribuições de freqüências e valores médios da Área Sob a Curva de Progresso da Doença ferrugem da folha em aveia na População 4. Eldorado do Sul, 2007.	63

9. Distribuições de freqüências e valores médios da Área Sob a Curva de Progresso da Doença ferrugem da folha em aveia na População 5. Eldorado do Sul, 2007.	64
10. Distribuições de freqüências e valores médios da Área Sob a Curva de Progresso da Doença ferrugem da folha em aveia na População 6. Eldorado do Sul, 2007.	65
11. Distribuições de freqüências e valores médios da Área Sob a Curva de Progresso da Doença ferrugem da folha em aveia na geração F_3 da População 1. Eldorado do Sul, 2008.	66
12. Distribuições de freqüências e valores médios da Área Sob a Curva de Progresso da Doença ferrugem da folha em aveia na geração F_3 da População 6. Eldorado do Sul, 2008.....	68
13. Regressão Pai-progênie entre as gerações F_2 e F_3 da População 1. Eldorado do Sul, 2007 e 2008	106
14. Regressão Pai-progênie entre as gerações F_2 e F_3 da População 6. Eldorado do Sul, 2007 e 2008.	110

RELAÇÃO DE QUADROS

	Página
1. Genealogia das 34 linhagens com resistência parcial, derivadas do cruzamento UFRGS 952681 x UFRGS 17, selecionadas em 2004. (U = abreviatura de UFRGS; linhagens utilizadas neste estudo estão em negrito; * genealogia teórica da linhagem UFRGS 04B7107-2). Eldorado do Sul, 1997 a 2004.....	29
2. Frequências alélicas e valores genotípicos das plantas da geração F ₂ e as respectivas progênes F ₃ , segregando para um loco com dois alelos.....	44

1 INTRODUÇÃO

A aveia branca (*Avena sativa* L.) é uma das principais culturas produtoras de grãos no Brasil. Seu uso varia desde a alimentação humana e animal, como cobertura de solo no inverno, até matéria-prima para a indústria. Possui, também, excelente adequação ao sistema de semeadura direta, em substituição a outros cereais de inverno, como o trigo e a cevada, na rotação de culturas. Há poucos anos, teve o reconhecimento científico de suas qualidades nutricionais e de seus benefícios à saúde. Aliado a isto, o desenvolvimento de cultivares com alto potencial de rendimento e qualidade de grãos provocou a expansão da área cultivada com aveia no sul do Brasil a partir da década de 1990.

O aumento do inóculo e da severidade de doenças fúngicas que atacam a aveia foi uma das conseqüências do crescimento da área cultivada com este cereal. As moléstias são responsáveis por reduções significativas no rendimento de grãos da aveia branca, sendo que a ferrugem da folha, provocada pelo fungo *Puccinia coronata* Cda. f. sp. *avenae* Fraser & Led., é a principal doença desta cultura. Esta doença existe em todas as regiões produtoras do mundo, podendo provocar danos de até 100% no rendimento de grãos em hospedeiros suscetíveis e em ambientes favoráveis ao desenvolvimento do patógeno.

Os métodos mais eficientes de controle da doença são através do uso de fungicidas e de cultivares com resistência genética. O uso de cultivares resistentes apresenta como vantagens ao agricultor a economicidade e a

praticidade, por evitar ou diminuir o uso de fungicidas. O menor uso destes defensivos químicos faz com que os cultivares resistentes possuam, ainda, o benefício de causar menor impacto ao ambiente.

Tradicionalmente, tem-se utilizado genes maiores de resistência, ou seja, de grande efeito sobre o fenótipo, contra a ferrugem da folha, os quais são rapidamente superados após o lançamento dos novos cultivares, devido à alta variabilidade e elevada taxa de mutação do patógeno. Dessa forma, novas estratégias são necessárias para a obtenção de cultivares com resistência durável, isto é, que permaneçam resistentes por longo período, sendo cultivadas em larga escala e em ambiente propício à doença estando presente o patógeno.

A resistência parcial tem sido sugerida como alternativa de resistência potencialmente mais durável à ferrugem da folha. Esta resistência é caracterizada pela redução da capacidade de desenvolvimento e reprodução do patógeno, podendo ser o resultado da ação de um ou mais componentes da resistência. A resistência parcial é, geralmente, controlada por vários genes de pequeno efeito sobre o fenótipo, embora possa ser também oligogênica. Estes fatores diminuem a pressão de seleção sobre novas raças altamente virulentas e dificultam modificações no patógeno, evitando que a doença alcance rapidamente altos níveis de severidade sobre genótipos anteriormente resistentes.

Assim, este trabalho teve como objetivos caracterizar a resistência parcial à ferrugem da folha e estudar sua herança genética em populações brasileiras de aveia branca. As populações estudadas foram derivadas de cruzamentos entre linhagens com resistência parcial, desenvolvidas pelo Programa de Melhoramento Genético da Aveia da UFRGS, com o cultivar suscetível URS 22. As linhagens possuem boa resistência parcial, tendo sido selecionadas pela reduzida severidade ao final da epidemia e pelo tipo de pústula da ferrugem da folha que

apresentam, as quais são comumente acompanhadas de clorose e/ou necrose foliar localizada junto às pústulas. Em alguns genótipos, dependendo das condições da epidemia da ferrugem da folha, parece que há aceleração da senescência foliar, devido à reação de resistência à essa moléstia. Com a caracterização genética da resistência parcial à ferrugem da folha será possível desenvolver estratégias de seleção mais eficientes para o desenvolvimento de cultivares de aveia com esta característica.

1.1 Hipóteses científicas

- A resistência parcial à ferrugem da folha em aveia apresenta progresso lento da moléstia, com atraso no início da epidemia.
- A resistência parcial à ferrugem da folha é herdável.
- A herança da resistência parcial à ferrugem da folha é quantitativa, havendo elevado número de locos no controle do caráter.

1.2 Objetivos

1.2.1 Objetivo geral

Caracterizar o progresso da ferrugem da folha e determinar a herança genética da resistência em genótipos brasileiros de aveia branca com resistência parcial a essa moléstia.

1.2.2 Objetivos específicos

- Caracterizar o progresso da severidade da ferrugem da folha da aveia em populações segregantes para a resistência parcial e nos seus genitores.
- Determinar o número de locos envolvidos no controle da resistência parcial à ferrugem da folha, em diferentes populações segregantes de aveia.
- Determinar o modo de ação gênica na resistência parcial à ferrugem da folha em aveia.
- Estimar a herdabilidade da resistência parcial à ferrugem da folha.
- Verificar associações entre a resistência parcial à ferrugem da folha e outras características de interesse agrônomo em aveia.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 A aveia

A aveia é um cereal de inverno com centro de origem localizado no Oriente Médio e Mediterrâneo. Foi domesticada na Europa e possui ampla adaptação geográfica, sendo cultivada em diferentes regiões do mundo. Os maiores produtores mundiais de aveia estão localizados em áreas de clima temperado e úmido, na América do Norte, Europa e Rússia (Murphy & Hoffman, 1992). Os principais produtores mundiais são, por ordem decrescente, Federação Russa com 5,407 milhões de toneladas (MT), Canadá (5,009,100 MT), Polônia (1,486,500 MT) e Estados Unidos (1,329,560 MT) (FAO, 2007). Na América Latina, o Brasil foi o maior produtor de aveia para grãos no ano de 2005, quando colheu 547,456 mil toneladas e ocupou a 12ª posição mundial (FAO, 2007). Em 2007, a produção brasileira de grãos de aveia caiu para 243,911 mil toneladas, sendo ultrapassada pelo Chile, com 524,200 mil toneladas e Argentina, com 375 mil toneladas (dados estimados não oficiais para a Argentina) (FAO, 2007). A queda na produção de aveia para grãos no Brasil acompanha uma tendência mundial, fortemente influenciada pelo aumento na área de cultivo de trigo, devido aos aumentos de preço que este último tem apresentado no cenário internacional (Pacheco, 2008).

A aveia branca (*Avena sativa* L.) é uma espécie alohexaplóide com número cromossômico $2n = 6x = 42$, sendo que o conjunto básico de cromossomos é

igual a sete, combinando os genomas AACCCDD de três espécies ancestrais diplóides (Thomas, 1992). Pertence à família *Poaceae*, tribo *Avenae* e possui o maior genoma entre as gramíneas cultivadas, superando o trigo (Thomas, 1992). Sua reprodução é por autofecundação, sendo uma espécie anual (Milach *et al.*, 1999). A aveia destaca-se pela sua versatilidade (Federizzi & Mundstock, 2004; Floss, 2002), pois pode inserir-se como uma alternativa para o sistema de rotação de culturas, à produção de forragem verde, feno, silagem ou grãos para a alimentação humana e animal, e cobertura verde ou morta do solo.

A aveia branca vem destacando-se como um dos principais cultivos durante o período do inverno no sul do Brasil. Com a ampla adoção do sistema de semeadura direta durante a década de 1990, seu cultivo foi estimulado e a cultura se adequou com extrema perfeição ao sistema, contribuindo para sua sustentabilidade e estabelecendo-se como um dos principais cereais de inverno (Comissão..., 2003). A espécie produz grande quantidade de palha, mesmo os cultivares de alto potencial de rendimento de grãos, possibilitando uma adequada cobertura do solo para a semeadura direta (Floss, 2008).

Uma das principais características que destaca a aveia para viabilização da semeadura direta é a sua alta relação C/N, o que reduz a velocidade de decomposição da palhada, permitindo que o solo fique coberto e protegido por um longo período de tempo. Outra importante característica da utilização da aveia no sistema de semeadura direta é a quebra do ciclo de vida de alguns patógenos como *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* (Sacc.) Arx & Oliv. e *Pyrenophora teres* (Died.) Drech., que são patógenos importantes em outras culturas como o trigo e a cevada respectivamente, porém não atacam a aveia. Portanto, a rotação com aveia é recomendada como método de controle cultural destes patógenos. Assim, a aveia contribui diretamente para a conservação do solo, protegendo-o e

melhorando suas características químicas, físicas e biológicas, além de reduzir os custos de produção e propiciar uma maior sustentabilidade dos sistemas agrícolas (Federizzi, 2002).

Quanto ao rendimento de grãos, a aveia possui um elevado potencial genético, podendo ultrapassar $4,5 \text{ t.ha}^{-1}$ (Iorczeski *et al.*, 2008). Entretanto, precisa atender também as características de qualidade industrial e de uso para alimentação humana. Os aspectos mais importantes a serem considerados para o bom desempenho industrial de cultivares de aveia são: porcentagem de cariopse, uniformidade do tamanho de grãos, manchas nos grãos e quebra durante o descascamento (Francisco, 2002). Em relação ao uso na alimentação humana, a aveia produzida no Brasil é um alimento de ótima qualidade nutricional, com elevados teores de fibra alimentar total, em torno de 12% (Francisco, 2002) e possui também o melhor balanço de minerais entre os cereais, além de ser fonte de vitaminas, como tiamina, niacina e ácido pantotênico (Floss, 2008).

A partir de 1995 as empresas norte americanas produtoras de alimentos derivados de aveia, foram autorizadas pelo órgão de saúde dos Estados Unidos a incluir frases nas embalagens dos produtos divulgando os benefícios do consumo regular de aveia à saúde humana (Floss, 2008; Vizzotto, 2008). Após a divulgação de tais benefícios, o consumo de aveia vem aumentando naquele país desde o ano 2000 (Pacheco, 2008). No Brasil, a inclusão de frases sobre o efeito da aveia na saúde humana, em embalagens de produtos derivados do cereal, foi permitida em 2001 (Floss, 2006; Pacheco, 2008).

O melhoramento genético da aveia no Brasil é relativamente recente, tendo o Programa de Melhoramento Genético da Aveia da UFRGS, pioneiro no país, completado 35 anos de existência em 2009 (Federizzi & Pacheco, 2009). Segundo os mesmos autores, o sucesso dos programas brasileiros no

desenvolvimento de cultivares com alto potencial de rendimento e qualidade de grãos, foi fundamental para que o Brasil deixasse de ser um país importador, tornando-se auto-suficiente na produção de aveia de alta qualidade.

Apesar disso, o rendimento médio das lavouras de aveia no Brasil ainda é considerado baixo, em torno de 2,0 t.ha⁻¹. Um dos fatores responsáveis por esta baixa produtividade é a ocorrência de doenças, sendo, portanto, a resistência genética um dos principais objetivos dos programas de melhoramento em nível mundial. Entre as doenças que afetam a aveia, a ferrugem da folha é historicamente a mais destrutiva, ocasionando danos na quantidade e qualidade de grãos deste cereal (Ohm & Shaner, 1992).

2.2 A ferrugem da folha

A ferrugem da folha é a doença de maior importância na cultura da aveia, ocorrendo em todas as regiões onde este cereal é cultivado. Cultivares suscetíveis tem seus rendimentos severamente afetados, necessitando do uso de fungicidas, o que pode proporcionar acréscimos superiores a 2.000 kg.ha⁻¹ no rendimento de grãos em comparação aos mesmos cultivares sem aplicação de fungicida (Forcelini & Reis, 1997; Simons & Murphy, 1961). Além de prejudicar o rendimento das lavouras, a doença também afeta a qualidade final do produto, comprometendo sua industrialização e comercialização (Doehlert *et al.*, 2001; Simons, 1985).

A infecção, cujo agente causal é o fungo *Puccinia coronata* f. sp. *avenae*, prejudica a fotossíntese das plantas, causando a diminuição do rendimento de grãos. Os principais componentes do rendimento afetados pela doença são: peso médio de panículas, peso de mil sementes (Thomé *et al.*, 1996; Cruz *et al.*, 1999), peso de grãos (Martinelli *et al.*, 1994) e peso do hectolitro (Martinelli, 1995). As

qualidades nutricional, industrial e de valor do produto também são afetadas, devido à maior taxa de quebra de grãos durante o descascamento (Cruz *et al.*, 1999; Doehlert & McMullen, 2000).

O patógeno *Puccinia coronata* é capaz de parasitar várias espécies de plantas. Seus hospedeiros são principalmente poáceas, incluindo espécies forrageiras, como a festuca (*Festuca* spp.) e o azevém (*Lolium* spp.), além de outras culturas produtoras de grãos, como a cevada (*Hordeum vulgare* L.) e o centeio (*Secale cereale*) (Browning, 1973). Porém, somente há uma única forma especial que parasita a aveia, denominada *Puccinia coronata* f. sp. *avenae*. As demais espécies, também hospedeiras do patógeno, são suscetíveis a mais de uma forma do fungo (Eshed & Dinoor, 1981). Assim, o patógeno *P. coronata* f.sp. *avenae* é considerado altamente especializado, apresentando diversas raças que infectam diferentes cultivares, com efeitos que levam a reações desde alta resistência até extrema suscetibilidade (Coffman, 1961).

O fungo *P. coronata* f. sp. *avenae* pertence à família *Pucciniaceae*, ordem *Uredinales*, classe *Basidiomycotina*. É disseminado através de uredósporos, que podem percorrer até 2.000 km de distância pelo vento. Os uredósporos germinam em temperaturas que variam de 2 a 33°C, com ótimo entre 18 e 22°C, e umidade relativa de 100% (Forcelini & Reis, 1997).

Os tubos germinativos penetram através dos estômatos, tanto na presença como na ausência de luz. Internamente, o patógeno se localiza na câmara sub-estomática e nutre-se a partir de haustórios intracelulares. As pústulas desenvolvem-se principalmente nas folhas, podendo também aparecer nas bainhas e panículas. Essas pústulas são pequenas, ovais, isoladas e expõem uma massa alaranjada de uredósporos. À medida que o ciclo da cultura vai chegando ao fim, aparecem pústulas mais escuras que permanecem cobertas

pela epiderme. Dentro destas, desenvolvem-se os teliósporos que possuem projeções em forma de coroa nas células apicais, razão pela qual a doença é também conhecida como ferrugem da coroa (Forcelini & Reis, 1997).

O patógeno possui hospedeiros intermediários (*Rhamnus cathartica* L., *R. palaestinus* Boss. e *R. lycioïdes*) (Allagui & Chakroun, 2004; Simons, 1985) onde sua fase sexual é completada. Estes hospedeiros não existem no hemisfério sul, portanto somente a fase assexual ocorre no Brasil. A variabilidade patogênica existente no país é devida principalmente a mutações, ao cultivo de aveia durante o ano todo no Cone Sul, sem barreiras físicas para impedir a disseminação dos esporos, à existência de hospedeiros espontâneos e às condições de ambiente que permitem numerosos ciclos de infecção (Vieira *et al*, 2006a).

A ação dos ventos, carregando os esporos a longas distâncias, possibilita um elevado fluxo genotípico ao patógeno. Somados a isto, a existência de grandes populações e a alta taxa de mutação do fungo, possibilitam ao mesmo grandes chances de sucesso na superação da resistência, podendo ocorrer o aparecimento de novas raças em intervalos de 4 a 6 anos (McDonald & Linde, 2002). Estudando três raças avirulentas de *Puccinia coronata* f.sp. *avenae*, Zimmer *et al.* (1963) verificaram o surgimento de novas raças virulentas em dois dos três clones, entre o quinto e o sétimo ciclo de inoculação, sobre cinco genótipos de aveia altamente resistentes, evidenciando taxas de mutação superiores a de outras espécies de fungos.

A amplitude da virulência das raças encontradas no hemisfério sul é tão complexa quanto à observada em outros países, inclusive Israel, que é considerado o centro de origem do patógeno. É maior ainda que a encontrada em regiões onde a reprodução sexual do fungo ocorre, como no hemisfério norte (Leonard, 1999). A estrutura da população do patógeno neste ambiente é

fundamentalmente constituída por super-raças, as quais possuem de 8 a 27 genes de virulência por raça, sendo considerada complexa e extremamente diversificada (Martinelli, 2000; Leonard & Martinelli, 2005). No Sul do Brasil, há uma alta variabilidade da virulência nas populações locais do patógeno, entretanto, a diversidade genética é moderada devido, principalmente, à elevada virulência de seus isolados (Vieira *et al.* 2006b).

Em locais com grande pressão de inóculo do patógeno como a América do Sul, a superação da resistência observada é favorecida pelo grande tamanho da população do patógeno, a alta taxa de mutação (Federizzi & Stuthman, 1998) e a um fluxo contínuo de trocas de raças entre as regiões produtoras de aveia do Brasil, da Argentina e do Uruguai (Martinelli, 2004; Leonard & Martinelli, 2005).

Alterações na população do hospedeiro em diferentes anos podem influenciar a severidade da doença, variando de um ano para outro de cultivo de acordo com a virulência das raças presentes. Leonard & Martinelli (2005) observaram que houve alteração na freqüência de raças virulentas a alguns genes de resistência, após a avaliação do nível de virulência de isolados do patógeno coletados no Brasil e Uruguai em diferentes anos.

Patógenos como *P. coronata* f.sp. *avenae*, com alta taxa de mutação (1:500 a 1:3000) (Chong & Kolmer, 1993), apresentam maior probabilidade de superar genes maiores de resistência. Isto porque há maiores chances de surgir novos genes de virulência, assim como a alteração de um gene de avirulência para virulência ou de menor para maior patogenicidade (McDonald & Linde, 2002).

O desenvolvimento e utilização de cultivares de aveia resistentes é a melhor opção para o controle da ferrugem da folha em aveia, tanto do ponto de

vista econômico, quanto do ponto de vista ambiental, quando comparada ao uso de fungicidas.

2.3 A resistência genética

Entre as estratégias de controle de moléstias de plantas, o uso da resistência genética é considerada a mais eficiente, pela sua economicidade e por ser ambientalmente segura (Priestley & Bayles, 1988; Harder & Haber, 1992). A resistência genética pode ser definida como a capacidade do hospedeiro em impedir ou reduzir o crescimento ou o desenvolvimento de um patógeno (Parlevliet, 1993 e 1997).

Vários níveis de resistência já foram descritos no patossistema aveia x ferrugem da folha (Chaves *et al.*, 2004a; Leonard, 2002). Para a aveia considera-se o uso da resistência genética como a melhor estratégia no controle da ferrugem da folha, pois possibilita a proteção da cultura além de apresentar as vantagens de não ter custo adicional e não necessitar de produtos químicos com potenciais riscos à saúde e ao ambiente (Federizzi, 2000; Cruz *et al.*, 2001; Pink, 2002; Martinelli, 2004).

Dentre as várias classificações possíveis, a resistência genética à ferrugem da folha da aveia pode ser classificada em raça não-específica e raça-específica. A resistência raça-específica é, geralmente, conferida por genes de grande efeito sobre o fenótipo, comumente monogênica ou oligogênica, que determinam ao hospedeiro resistência a raças específicas do patógeno (Matiello *et al.*, 1997; Parlevliet, 1997; Ribeiro do Vale *et al.*, 2001). Sua expressão dá-se através de relações de incompatibilidade entre patógeno e hospedeiro, ativando, como resposta, reações em cascata das rotas de defesa da planta (Agrios, 1997). O

mecanismo de ação desta resistência atua de acordo com o modelo de interação gene-a-gene, descrito por Flor em 1956.

A resistência do tipo raça não-específica caracteriza-se por ser eficiente contra todas as raças conhecidas do patógeno. Porém, quando são avaliadas muitas raças, pode haver interações entre fontes de resistência raça não-específicas e raças do patógeno (Parlevliet, 1978 e 1997), além de que é praticamente impossível testar contra todas as raças de um determinado patógeno, tornando a definição relativa ao universo de raças testadas. Esta resistência possui potencial de utilização bastante promissor, já que, por suas características, impõe menor pressão de seleção sobre a população patogênica do que a resistência raça-específica (Chaves & Martinelli, 2004; Martinelli, 2004).

Outra forma de classificar a resistência é através da distribuição das classes fenotípicas, podendo ser classificada como resistência qualitativa ou quantitativa. Quando a resistência é qualitativa observam-se classes fenotípicas distintas e marcadamente diferentes, como níveis muito altos e muitos baixos da moléstia, ou mesmo completa ausência de sintomas, com clara distinção entre genótipos resistentes e suscetíveis (Ribeiro do Vale *et al.*, 2001). A resistência raça-específica geralmente produz resistência qualitativa, embora a interação com o ambiente possa mascarar as diferenças entre as classes, produzindo uma variação não discreta (Geiger & Heun, 1989).

Resistência quantitativa, por sua vez é aquela que é expressa em uma escala contínua de variação, não formando classes fenotípicas discretas (Geiger & Heun, 1989). A resistência quantitativa está, geralmente, associada à resistência tipo raça não-específica. Por outro lado, a resistência raça-específica também pode gerar variação fenotípica contínua (Johnson, 1984). Parlevliet (1979) demonstrou, em cevada, que a resistência raça-específica pode gerar

distribuição contínua quando o hospedeiro é submetido a uma mistura de raças do patógeno. Por outro lado, em ambientes favoráveis ao patógeno, e com epidemias longas o suficiente, os ciclos sucessivos de re-infecção irão revelar a natureza suscetível do hospedeiro às aquelas raças compatíveis, eliminando a falsa percepção de que a resistência é quantitativa.

A resistência parcial é, geralmente, do tipo quantitativa, baseada em genes de pequeno efeito no fenótipo (Parlevliet & Zadoks, 1977), embora possa, em alguns casos ser controlada por genes de grande efeito fenotípico (Johnson, 1984). Plantas com este tipo de resistência apresentam como principal característica o progresso lento da doença, devido a redução de muitos mas não todos os componentes da doença, quando comparadas com plantas altamente suscetíveis (Brake & Irwin, 1992; Parlevliet, 1979).

Os mecanismos moleculares da interação patógeno-hospedeiro estão mais bem esclarecidos para a resistência qualitativa, onde pode ocorrer a ativação de duas respostas de defesa pelo hospedeiro. A primeira resposta inicia com o reconhecimento de componentes dos patógenos altamente conservados entre os microrganismos, chamados de PAMP's (do inglês *Pathogen-Associated Molecular Patterns*), como a flagelina em bactérias e a quitina e o ergosterol em fungos (Chisholm *et al.*, 2006; Schwessinger & Zipfel, 2008). Tais moléculas, também denominadas elicitores, são reconhecidas por receptores presentes na superfície das células vegetais, desencadeando uma série de alterações em cascata no hospedeiro, envolvendo a sinalização por hormônios, transcrição de genes relacionados à patogênese, produção de espécies de oxigênio reativo e deposição de calose nas células vegetais atacadas (Chisholm *et al.*, 2006; Bent & Mackey, 2007; Schwessinger & Zipfel, 2008). Esta resposta faz parte do sistema

basal de imunidade vegetal, chamada de imunidade ativada por PAMP's e atua contra uma ampla gama de patógenos (Chisholm *et al.*, 2006).

Para suprimir esta defesa, os patógenos produzem efetores, que são fatores de virulência cruciais para a patogenicidade (Block *et al.*, 2008) e são responsáveis por impedir a ativação das respostas de defesa basal do hospedeiro (Chisholm *et al.*, 2006; Bent & Mackey, 2007; Ma & Guttman, 2008). A ação dos efetores bacterianos é melhor conhecida que a de fungos, podendo atuar alterando proteínas do hospedeiro, modificando o metabolismo do RNA vegetal ou inibindo quinases envolvidas na sinalização de defesa das plantas (Block *et al.*, 2008). Devido à liberação dos efetores no interior das células vegetais, os patógenos superam a resistência ativada por PAMP's, podendo se desenvolver e causar doença.

Em resposta aos efetores, os hospedeiros possuem genes de resistência, chamados de genes *R*, cujos produtos são responsáveis pelo reconhecimento direto ou indireto da presença de efetores no conteúdo celular vegetal. Uma vez detectados os efetores, ocorre a ativação da segunda resposta de defesa do hospedeiro, a qual é específica entre determinadas espécies de patógenos e de hospedeiros (Bent & Mackey, 2007; Schwessinger & Zipfel, 2008). O modo de reconhecimento ocorre de maneira diferente para efetores bacterianos e fúngicos (Ma & Guttman, 2008). Para fungos há, predominantemente, o reconhecimento direto dos efetores pelas proteínas codificadas por genes *R*, enquanto que em bactérias existe o monitoramento indireto através da detecção de alterações em proteínas vegetais alvo de efetores bacterianos (Ma & Guttman, 2008). Caso ocorra alguma alteração estrutural dos efetores, sem que haja a perda da virulência conferida pelos mesmos, o patógeno não pode mais ser reconhecido pelo hospedeiro, superando a resistência conferida pelos genes *R* e causando

doença (Chisholm *et al.*, 2006; Bent & Mackey, 2007; Schwessinger & Zipfel, 2008). Em virtude das diferenças no reconhecimento de efetores bacterianos e fúngicos, a evolução para superação da resistência através de alterações nos efetores também ocorre de forma diferenciada entre estes patógenos, existindo a seleção para a diversificação nos fungos e para novas formas alélicas nas bactérias (Bent & Mackey, 2007; Ma & Guttman, 2008).

Na resistência quantitativa muito pouco é conhecido sobre os mecanismos moleculares da interação planta-patógeno. Acredita-se que o reconhecimento inicial também envolva a interação entre PAMP's e receptores da superfície celular vegetal e que, ainda, exista a ação pleiotrópica de genes que controlam características morfológicas e de desenvolvimento vegetal (Poland *et al.*, 2008). Os locos de resistência quantitativa (QRL's na sigla em inglês para Quantitative Resistance Loci) conferem este tipo de resistência às plantas e há hipóteses de que estes representem mutações ou diferentes alelos de genes de defesa basal, produzam compostos para detoxificação de fitotoxinas liberadas por patógenos, estejam envolvidos na transdução de sinais de defesa, possam ser formas "fracas" de genes *R* ou ainda que sejam um único conjunto de genes não identificados previamente (Poland *et al.*, 2008).

Tradicionalmente, os programas de melhoramento utilizam genes de resistência de maior efeito fenotípico, que conferem resistência total, geralmente raça específica, à planta. O uso clássico desse tipo de resistência deve-se, principalmente, à alta herdabilidade da resistência qualitativa. Isto permite aos melhoristas a fácil identificação e seleção dos genótipos resistentes (van Ginkel & Rajaram, 1993; Matiello *et al.*, 1997; Ribeiro do Vale *et al.*, 2001; McDowell & Woffenden, 2003).

O cultivo de hospedeiros portadores de genes de resistência de maior efeito fenotípico, altamente relacionados geneticamente e em áreas extensas, exerce forte pressão de seleção sobre o patógeno. Através deste sistema o rápido aparecimento de novas raças virulentas é favorecido, reduzindo a vida útil de comercialização dos cultivares (Harder & Haber, 1992).

A resistência à ferrugem da folha tem sido um dos principais focos, de interesse comum, nos programas de melhoramento de aveia no mundo (Federizzi, 2000; Oates, 2000). Contudo, o surgimento de novas raças virulentas de *P. coronata* f. sp. *avenae*, capazes de superar a resistência, leva constantemente ao fracasso da vantagem do uso de cultivares de aveia lançados como resistentes. Isso ocorre de forma muito rápida, logo após o lançamento de cultivares possuidores de genes de efeito maior sobre o fenótipo que conferem resistência raça-específica (Federizzi, 2000; Martinelli, 2004).

No sul do Brasil, vários são os fatores que contribuem para a existência de uma pressão de seleção muito grande sobre a população de *P. coronata* f. sp. *avenae*, fazendo com que os genes de resistência qualitativa sejam efetivos durante poucos anos: 1) a alta taxa de mutação, sendo uma das maiores neste tipo de patógeno (Zimmer *et al.*, 1963); 2) o cultivo ou existência de plantas de aveia nascidas de forma espontânea durante todo o ano na região do Cone Sul, não existindo barreiras físicas ou temporais para impedir a rápida propagação de qualquer esporo mutante; 3) presença de outras espécies de poáceas na área, como por exemplo *Lolium* spp., *Festuca* spp. e *Bromus* spp., aumentando as oportunidades para a infecção e produção de inóculo, além de requererem genes adicionais de virulência para a ocorrência da infecção nestes hospedeiros; 4) as condições de ambiente proporcionam um longo período de infecção e esporulação, o que aumenta a produção de esporos do patógeno. Estes fatores,

em conjunto, possibilitam que, durante todo o ano, uma grande quantidade de inóculo esteja disponível, oferecendo oportunidades para o surgimento e fixação de mutantes patogênicos com maior virulência (Federizzi & Stuthman, 1998).

As condições ambientais existentes no sul do Brasil tornam de fundamental importância a procura por formas de resistência duráveis e o emprego das mesmas em cultivares comerciais.

2.4 Durabilidade da resistência

Um dos pontos chave para garantir o sucesso de um cultivar é a durabilidade da resistência. Segundo Johnson (1983), a resistência durável é aquela que permanece efetiva em um cultivar utilizado em larga escala, por um longo período e em condições ambientais favoráveis à doença. Portanto, é possível perceber a interação de três fatores, o tempo, a área e o ambiente, na determinação da durabilidade da resistência.

A resistência qualitativa ou total, que está baseada no modelo de reconhecimento efetor-receptor, é facilmente transferida à progênie de um genitor portador desta característica. Apesar da maior facilidade no uso deste tipo de resistência para o melhoramento vegetal, a resistência qualitativa possui a desvantagem de ser, geralmente, pouco durável. Além dos fatores já mencionados na seção anterior, a pouca durabilidade da resistência qualitativa deve-se, também, à grande habilidade dos patógenos em adaptar-se geneticamente aos hospedeiros. Como consequência, há o rápido surgimento de novas raças altamente virulentas (McDonald *et al.*, 1996; Niks & Rubiales, 2002; Ribeiro do Vale *et al.*, 2001). Deste modo, é necessário o constante desenvolvimento e lançamento de novos cultivares resistentes (Reis *et al.*, 2001; Barbosa *et al.*, 2002).

Entretanto, existem relatos de alguns genes maiores que conferem resistência durável. O exemplo mais clássico é o gene *Mlo*, que confere resistência genética a uma ampla diversidade de raças de oídio em cevada (*Blumeria graminis* f.sp. *hordei* [DC.] Speer). Este gene tem sido amplamente empregado nos programas de melhoramento de cevada em âmbito mundial (Jørgensen, 1992; Stein & Somerville, 2002) e, até o momento, não foi publicado nenhum exemplo da superação da sua resistência a campo. Outro exemplo é o gene *Rpg1*, também em cevada, que conferiu resistência raça-específica de forma efetiva por aproximadamente 40 anos contra a ferrugem do colmo (*Puccinia graminis* f.sp. *tritici*) (Steffenson, 1992). Há, ainda, informações sobre outros genes maiores que também garantiram resistência raça-específica durável a diferentes patógenos (Johnson, 1984; Parlevliet, 1997). Esses genes, entretanto, não são relacionados com o mecanismo de resistência de hipersensibilidade.

Por outro lado, a resistência quantitativa, conferida por genes de efeito menor no fenótipo, vem sendo preconizada como alternativa na obtenção de cultivares com resistência durável em vários patossistemas, incluindo *P. coronata* x aveia. Esta resistência não suprime o patógeno, mas apenas afeta a sua reprodução, dificultando que a doença atinja níveis de danos significativos. Também diminui as chances de ocorrer seleção de mutações do patógeno que lhe confirmam maior valor adaptativo (Leonard, 2002; Parlevliet, 1979).

A resistência quantitativa não está baseada no modelo gene-a-gene, com reconhecimento efetor-receptor e age de forma muito semelhante contra todas as raças do patógeno. Sua genética está baseada em vários genes, que podem estar ligados ou não, e geralmente apresentam efeitos iguais e aditivos. Isto quer dizer que estes genes, de forma isolada, produzem um efeito de forma pouco pronunciada sobre o fenótipo. Quando todos ou boa parte deles está presente em

um único genótipo, seu efeito conjunto é expresso fenotipicamente. Algumas vezes estes genes não contribuem igualmente para a resistência e, em alguns casos, parecem ser necessários apenas um ou poucos genes de maior contribuição para a característica quantitativa (McDonald & Linde, 2002). Young (1996) em sua revisão sobre resistência quantitativa aponta diferentes patossistemas onde foram encontrados alguns ou vários “Locos de Resistência Quantitativa” (QRL's) associados à resistência. Num dos estudos revisados por Young (1996), sobre a resistência de arroz à brusone (*Pyricularia oryzae*), realizado por Wang *et al.* (1994), foram encontrados dois genes maiores associados a dez QRL's, sendo que três QRL's foram mapeados nas mesmas regiões onde foram encontrados genes maiores de resistência.

Como exemplo de resistência quantitativa durável está o cultivar brasileiro de trigo Toropi, cuja resistência à ferrugem da folha se mantém há mais de 30 anos (Da Silva, 2002), embora essa durabilidade não cumpra atualmente os requisitos estabelecidos por Johnson (1983), uma vez que o cultivar Toropi não é mais cultivado comercialmente. Há, também, a resistência à ferrugem da folha de cevada (*Puccinia hordei*) encontrada nos cultivares Minerva e Vada. Estes cultivares foram lançados comercialmente em 1955, permanecendo suas resistências efetivas até 2002 (Parlevliet, 2002), não tendo sido publicados relatos de superação da resistência destes cultivares até o momento.

Porém, existem exemplos de resistência quantitativa com pouca durabilidade. Entre estes casos está o relato de cultivares de trigo lançados como sendo parcialmente resistentes à ferrugem amarela (*Puccinia striiformis*), no final da década de 1970. Tais cultivares demonstraram extrema suscetibilidade ao patógeno em apenas dois anos de cultivo, após serem lançados no mercado (Johnson & Taylor, 1972; Johnson & Bowyer, 1974; Johnson, 1978). Fatos como

este tornam necessário o estudo do comportamento da resistência do tipo quantitativa e os mecanismos nela envolvidos para que se possa ter alguma idéia a respeito de sua durabilidade potencial. Também é necessário clareza sobre o tipo de resistência presente nos genótipos a serem lançados, a fim de evitar equívocos na divulgação do lançamento de cultivares.

As forças evolutivas também atuam sobre as populações patogênicas levando a superação da resistência quantitativa. Contudo, a natureza genética da resistência quantitativa, geralmente poligênica, difere daquela presente na resistência conferida por genes de efeito maior no fenótipo. Por isso, a superação da resistência quantitativa é mais difícil de ocorrer e pode ser considerada mais como um processo de erosão genética. As características quantitativas sofrem forte interação genótipo x ambiente. Assim, a erosão da resistência quantitativa não é facilmente observada, pois a população do patógeno é capaz de apresentar uma distribuição de patogenicidade que pode diferir significativamente de um ano para outro (McDonald & Linde, 2002).

Uma característica da resistência quantitativa é a redução na taxa de desenvolvimento da doença. Tal fenômeno ocorre devido à combinação dos componentes que condicionam esta resistência, como diminuição na freqüência de infecção (número de lesões), menores taxas de produção de esporos por tempo, menor comprimento de lesões e período infeccioso, além de períodos de latência mais longos (Heagle & Moore, 1970; Ohm & Shaner, 1976; Martin *et al.*, 1979; Whal *et al.*, 1980). A resistência quantitativa não é condicionada apenas por um componente da resistência, mas sim pela ação conjunta de muitos deles e o progresso da doença no campo é retardado pelo atraso ou diminuição da magnitude de vários estádios do ciclo reprodutivo do patógeno (Chaves *et al.*, 2004b; Thomé *et al.*, 2001).

Duas estratégias principais têm sido sugeridas para aumentar a durabilidade da resistência à ferrugem da folha em aveia: o desenvolvimento de genótipos com resistência quantitativa e o uso de piramidização de genes maiores para a resistência (Rooney *et al.*, 1994). O uso da piramidização, entretanto, demonstra limitações relacionadas à dificuldade de incorporação de muitos genes que confirmam resistência a um mesmo patógeno em um único genótipo (Milach & Cruz, 1997). Provavelmente, a maior durabilidade da resistência possa ser alcançada com a existência da resistência qualitativa e quantitativa no mesmo cultivar, como é o caso da resistência durável à brusone exibida pelo cultivar de arroz japônica Moroberekan (Wang *et al.*, 1994). Porém, a presença de genes maiores de resistência mascara o efeito fenotípico dos genes menores, tornando muito difícil a seleção para ambos os tipos de resistência no mesmo genótipo.

Dessa maneira, para a proteção durável dos cultivares, onde o objetivo não é eliminar totalmente o patógeno, mas sim evitar que alcance níveis prejudiciais à cultura hospedeira (Thomé *et al.*, 1999), a resistência parcial é uma estratégia que vem sendo sugerida como solução para o problema das doenças em plantas.

Em virtude das características apresentadas pela doença ferrugem da folha em aveia, torna-se necessária a constante busca por novas fontes de resistência e possíveis alternativas à resistência completa, controlada por genes maiores, cuja eficiência tem mostrado ser de curta duração.

2.5 A resistência parcial

A resistência parcial é definida como sendo do tipo incompleta, ou seja, onde há uma reação de suscetibilidade no hospedeiro, porém ocorrendo uma baixa taxa de desenvolvimento da doença (Parlevliet 1979 e 1985).

A avaliação da resistência parcial é mais trabalhosa e desafiadora para o melhorista, em comparação com a seleção para a resistência total. A maneira mais prática para avaliação da resistência de um cultivar é através dos efeitos do patógeno sobre o hospedeiro, ou seja, as lesões causadas pelo patógeno (Parlevliet, 1993). Diversos estudos têm demonstrado a forte correlação entre componentes da resistência com uma menor quantidade de doença ao final do ciclo das culturas.

Os principais métodos utilizados para avaliação da resistência parcial envolvem a quantificação de lesões, em número e tamanho, do período de latência, da produção de esporos e da densidade de urédias para a ferrugem da folha (Brake & Irwin, 1992). Outras metodologias bastante eficientes são a determinação da Área Sob a Curva de Progresso da Doença (ASCPD) e a taxa de desenvolvimento da doença (Wilcoxson, 1981).

Brière & Kushalappa (1995), estudando componentes da resistência à ferrugem da folha em aveia, encontraram correlação negativa entre período de latência e quantidade final de doença, bem como correlação positiva entre número médio de pústulas por folha e área das lesões com o total de doença. Os autores conseguiram dividir 32 cultivares testados em diferentes grupos, de acordo com o nível de resistência a campo e em condições controladas.

No estudo realizado por Brake & Irwin (1992), os autores puderam associar a baixa eficiência de infecção, reduzido número de urédias e baixa produção de esporos à resistência parcial de genótipos de aveia contra ferrugem da folha. A determinação da ASCPD é apontada também por Singh & Rao (1989) e Das *et al.* (1993) como uma ferramenta útil na seleção de níveis de severidade e resistência em hospedeiros. Chaves *et al.* (2004b), encontraram correlações entre a ASCPD da ferrugem da folha da aveia e eficiência de infecção em plântulas, período de

latência e comprimento de pústulas em plantas adultas, em três anos de avaliações.

Para Ribeiro do Vale *et al.* (2001), o período de latência é o componente mais importante para doenças policíclicas, sendo que quanto maior o período de latência menor é a quantidade de esporos produzida, reduzindo, também a capacidade de infecção. Pacheco (2004) estudando duas populações de seleção recorrente de aveia, selecionadas durante 6 e 4 ciclos para resistência parcial à ferrugem da folha, concluiu que a menor área sob a curva do progresso da doença está associada a ciclo mais longo, medido como dias da emergência ao florescimento e número de dias para que a severidade alcançasse 33% da severidade máxima. Esse último parâmetro indica que a resistência está associada a um progresso mais lento da moléstia, pelo menos durante o período inicial da infecção.

Na seleção para resistência total, os genes são facilmente identificados pela presença ou ausência de doença no hospedeiro, permitindo aos melhoristas poucas avaliações. O mesmo não ocorre na seleção para resistência parcial, exigindo avaliações periódicas para permitir sua correta identificação, sobretudo em doenças policíclicas, como é o caso da ferrugem (Thomé *et al.*, 1999). Ainda de acordo com os mesmos autores, para que seja possível o uso da ASCPD, são necessárias avaliações com intervalo não superior a três semanas, com mínimo de três avaliações até o fim do ciclo da cultura. Contudo, o ideal seria mais de três avaliações da severidade da doença até o final do ciclo.

Em estudo realizado com uma população de linhas recombinantes do cruzamento UFRGS 7 (suscetível) x UFRGS 910906 (com resistência parcial), Tisian (2005) concluiu que área sob a curva do progresso da doença permite avaliar o nível da resistência parcial existente na população. O autor também

comenta que essa avaliação ainda pode utilizar outros parâmetros como a severidade máxima alcançada pelo genótipo e o tempo necessário para o início da inflexão da curva de progresso da doença. O nível de resistência dessa população mostrou não ser suficiente para controle adequado da ferrugem da folha. Por outro lado, Kulcheski *et al.* (2006) determinaram que a linhagem 238 dessa população apresenta elevados níveis de resistência parcial, o qual foi estável em quatro anos de avaliação.

Uma das principais fontes para genes maiores de resistência têm sido a espécie *Avena sterilis* L. (Simons, 1985). Entretanto, a resistência parcial em muitos cultivares pode ter sido herdada dos parentes ancestrais (Singh *et al.*, 2005). Assim, é possível a seleção da mesma no germoplasma existente nos programas de melhoramento, sem necessidade de introdução de novos genótipos, com pouca adaptação.

Estudos com *Avena sterilis* (Sztejnberg & Wahl, 1976), *A. byzantina* (Luke *et al.*, 1975) e linhagens não adaptadas de *A. sativa* (Simons, 1975) revelaram que a resistência parcial à ferrugem da folha em aveia é de herdabilidade moderada à alta e de herança poligênica. Em trigo (Skovmand *et al.*, 1978) e em cevada (Johnson & Wilcoxson, 1979) a resistência parcial às ferrugens também está sob controle de muitos genes. De fato, vários trabalhos identificaram esse controle como sendo recessivo ou parcialmente recessivo, com segregação variada nas populações e estando sob controle monogênico ou oligogênico (Lee & Shaner, 1985; Bjarko & Line, 1988). Tais resultados sugerem que essa forma de resistência pode ser utilizada nos programas de melhoramento genético (Pretorius *et al.*, 1988). Segundo Das *et al.* (1992), a herdabilidade da resistência de progresso lento (*slow rusting*) à ferrugem da folha em trigo é de moderada a alta (45-92%), dependendo do cruzamento.

O estudo da genética da resistência parcial à ferrugem da folha é importante na busca da resistência durável ao patógeno. Além disso, o conhecimento da forma de herança desta resistência é fundamental para a definição do melhor método de melhoramento a ser utilizado para a transferência deste caráter aos genótipos superiores (Vieira *et al.*, 2006a).

Até o presente momento, os únicos estudos realizados no Brasil a respeito da herança da resistência parcial à ferrugem da folha em aveia, haviam sido feitos com uma população derivada do cruzamento entre o cultivar UFRGS 7, suscetível à doença, e a linhagem UFRGS 910906, com resistência parcial (Barbosa, 2002; Tisian, 2005; Kulcheski; 2007). Esta linhagem, entretanto, não apresentava níveis adequados de resistência parcial (Kulcheski, 2007), além de apresentar outras características agronômicas inferiores aos padrões atuais dos cultivares brasileiras de aveia (Tisian, 2005).

O presente trabalho apresenta um estudo sobre as características genéticas da resistência parcial à ferrugem da folha em genótipos brasileiros de aveia com elevado padrão de resistência parcial e alto potencial agronômico.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Material vegetal

Seis populações segregantes, obtidas do cruzamento entre linhagens com resistência parcial à ferrugem da folha, desenvolvidas pelo Programa de Melhoramento Genético da Aveia da UFRGS, e o cultivar suscetível URS 22, foram utilizadas neste estudo (Tabela 1). No ano de 2004 foram identificadas 34 linhagens de aveia com resistência parcial, provenientes do cruzamento UFRGS 952681 / UFRGS 17, selecionadas através do método genealógico modificado. Essas linhagens apresentaram severidade reduzida de ferrugem da folha, com pústulas pequenas, em geral, acompanhadas por forte clorose e/ou necrose ao seu redor (Figura 1). Esse conjunto de linhagens passou a ser estudado quanto ao seu potencial agrônomo e características da resistência parcial. No inverno/primavera de 2005, dez linhagens, selecionadas pela genealogia (Quadro 1), foram cruzadas com o genitor suscetível URS 22. Em nove combinações foram obtidas sementes F_1 e então as sementes F_2 derivadas, produzidas no inverno/primavera de 2006. Entre essas nove populações F_2 , seis foram escolhidas para o desenvolvimento do presente trabalho (Tabela 1).

As linhagens UFRGS 04B7109-2, UFRGS 04B7111-2, UFRGS 04B7113-1, UFRGS 04B7117-2 e UFRGS 04B7119-2, genitores femininos das populações 2 a 6, respectivamente, apresentam características morfológicas bastante

semelhantes entre si, incluindo estatura de planta, cor de folha, tamanho e cor de semente.

TABELA 1. Genealogia das populações estudadas. Eldorado do Sul, 2007.

População	Genitor feminino	Genitor masculino
1	UFRGS 04B7107-2*	URS 22 [§]
2	UFRGS 04B7109-2**	URS 22
3	UFRGS 04B7111-2**	URS 22
4	UFRGS 04B7113-1**	URS 22
5	UFRGS 04B7117-2**	URS 22
6	UFRGS 04B7119-2**	URS 22

* Genealogia desconhecida

** Genealogia: UFRGS 952681 / UFRGS 17

UFRGS 952681 = UFRGS 10 / UFRGS 15

UFRGS 17 = Coronado² / Cortez³ / Pendek / ME1563 // 76-29 / 76-23 / 75-28 / CI833

UFRGS 10 = C1217 x (Coronado x BCLA)

UFRGS 15 = Coronado² / Cortez³ / Pendek / Me1563 // C16CRcpx / C7512 / SRcpx / 74C8014

[§]Genealogia: UFRGS 841110 x UFRGS 884021-1

UFRGS 884021-1 = Coker 81C72 // Coronado² / Cortez³ / Pendek / ME 1563

UFRGS 841110 = CRcpx / SRcpx // Barrow 79

A linhagem UFRGS 04B7107-2, genitor feminino da População 1, teoricamente tem a mesma origem das demais linhagens, porém é fenotipicamente distinta daquelas, apresentando menor estatura, diferente cor de folha, a qual é verde-claro, enquanto nas demais linhagens a cor é verde-acinzentado, sementes de menor tamanho em relação as demais linhagens, cor amarela de sementes, enquanto as demais linhagens possuem sementes cor bege-claro. Essas diferenças mantêm-se inclusive com a linhagem UFRGS 04B7107-1 (não incluída neste estudo), a qual tem origem teórica da mesma planta F₆ (Quadro 1). Devido a estes achados, há grande chance de que a linhagem UFRGS 04B7107-2 tenha origem diferente das demais, sendo por isso

Genitores (1997)	F1 (1998)	F2 (1999)	F3 (2000)	F4 (2001)	F5 (2002)	F6 (2003)	F7 (2004)	
U 952681 x UFRGS 17	F1	U 992135-1	U 003078-1	U 014195-1	U 025100-1	U 036104-2	U 04B7106-1	
							U 04B7106-2	
						U 036104-3	U 04B7107-1	
						U 04B7107-2*		
					U 025100-2	U 036105-2	U 04B7108-1	
							U 04B7108-2	
						U 04B7108-3		
				U 014195-2	U 025101-1	U 036106-3	U 04B7109-1	
							U 04B7109-2	
							U 04B7109-3	
							U 04B7109-4	
					U 025101-2	U 036107-3	U 04B7110-1	
		U 04B7110-2						
		U 04B7110-3						
		U 992135-6	U 003078-6	U 014198-1	U 025103-1	U 036108-2	U 04B7111-1	
							U 04B7111-2	
							U 04B7112-1	
						U 036108-3	U 04B7112-2	
							U 04B7112-3	
							U 04B7112-4	
				U 014198-2	U 025104-2	U 036109-1	U 0B47113-1	
								U 04B7114-1
							U 036109-3	U 04B7114-2
						U 04B7114-3		
					U 025104-3	U 036110-3	U 04B7116-1	
								U 04B7116-2
		U 036110-5	U 04B7117-1					
				U 04B7117-2				
				U 04B7117-3				
				U 04B7117-4				
		U 014198-3	U 025105-3	U 036112-1	U 04B7118-1			
					U 04B7118-2			
				U 036112-2	U 04B7119-1			
				U 04B7119-2				

QUADRO 1. Genealogia das 34 linhagens com resistência parcial, derivadas do cruzamento UFRGS 952681 x UFRGS 17, selecionadas em 2004. (U = abreviatura de UFRGS; linhagens utilizadas neste estudo estão em negrito; * genealogia teórica da linhagem UFRGS 04B7107-2). Eldorado do Sul, 1997 a 2004.

considerada de genealogia desconhecida. Apesar disto, a linhagem UFRGS 04B7107-2 mostrou características de resistência parcial, embora em menor nível, e foi mantida no estudo. Devido as semelhanças morfológicas entre a linhagem UFRGS 04B7107-2 e o cultivar URS 21 é possível que esses genótipos sejam parentes próximos. O cultivar URS 21 foi lançado comercialmente em 2001, e tem demonstrado resistência durável à ferrugem da folha com características marcantes de resistência parcial. A linhagem UFRGS 04B7107-2, entretanto, difere da URS 21 em alguns aspectos, como a resistência à ferrugem da folha, sendo ligeiramente inferior, e pela estatura e acamamento também reduzidos, em comparação com o cultivar.

O genitor masculino utilizado nas seis populações, o cultivar URS 22, caracteriza-se pelo porte baixo, precocidade e alta suscetibilidade à ferrugem da folha. Porém, produz grãos com alta qualidade industrial e tem elevado potencial de rendimento de grãos.

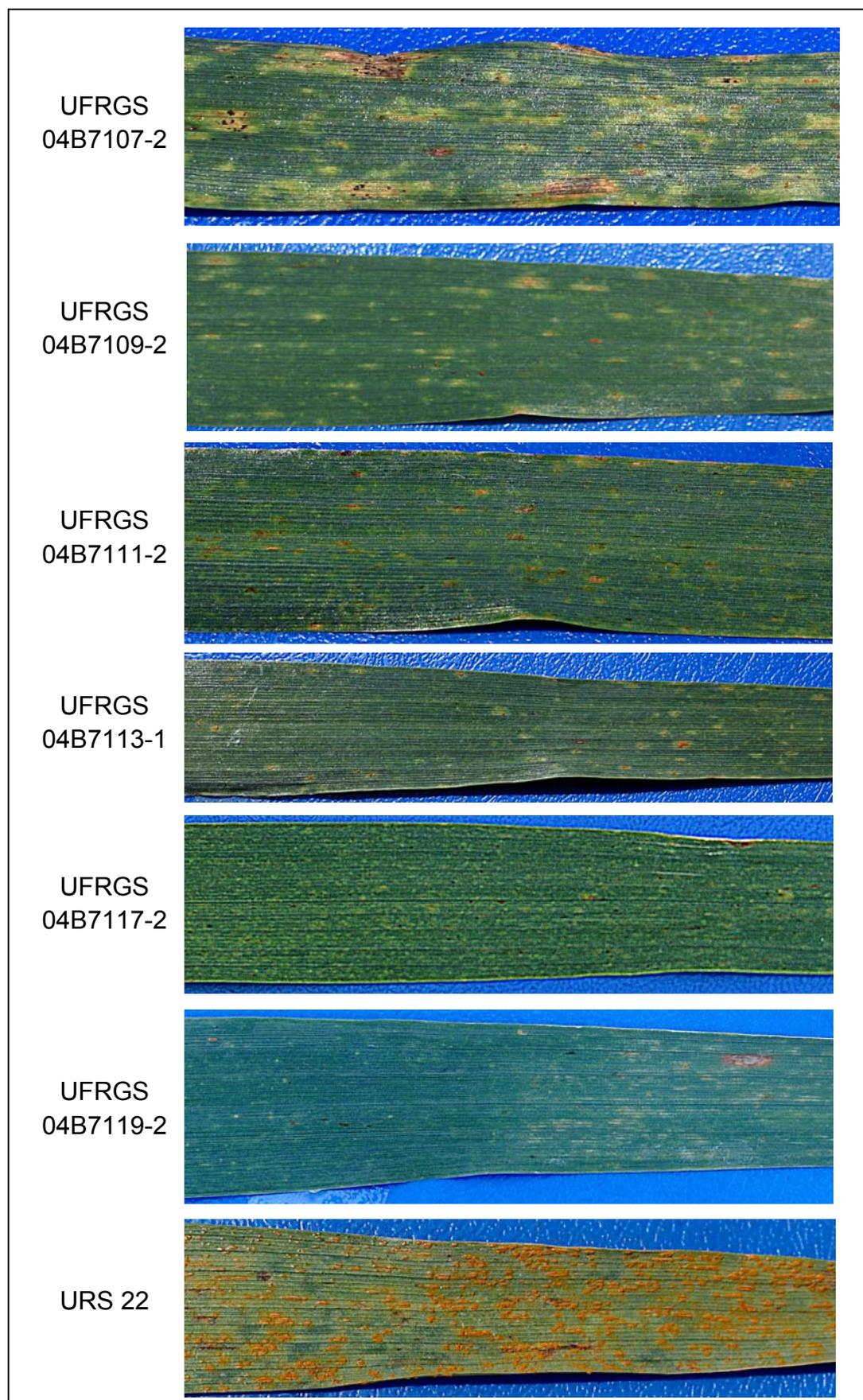


FIGURA 1. Sintomas de ferrugem da folha em lâminas foliares de aveia dos genitores utilizados neste estudo. Eldorado do Sul, 2007.

3.2 Instalação dos experimentos a campo

Os experimentos foram realizados nos anos de 2007 e 2008 na Estação Experimental Agronômica (EEA) da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). A EEA/UFRGS está localizada na região ecofisiográfica da Depressão Central do estado do Rio Grande do Sul, a 30°05'27" de latitude sul e 51°40'18" de longitude oeste, com altitude média de 46 m (Bergamaschi & Guadagnin, 1990), no município de Eldorado do Sul. De acordo com a classificação de Köppen, o clima da região é do tipo Cfa, subtropical úmido com verão quente, predominante na região Sul do Brasil. O solo é classificado como Argissolo Vermelho Distrófico típico (Embrapa, 1999).

As áreas experimentais onde os experimentos foram instalados são conduzidas em sistema de semeadura direta. A adubação de base, em 2007 e 2008, consistiu de 300 kg.ha⁻¹ da fórmula 10-30-15 de N-P-K.

A geração F₂, das seis populações relacionadas na Tabela 1, foi conduzida a campo no inverno/primavera de 2007. Para cada população F₂ foram semeadas manualmente 200 sementes, no espaçamento de 30 cm entre plantas, em linhas de 3 m de comprimento, as quais também foram espaçadas 30 cm entre si, constituindo um bloco de semeadura. No início, meio e final de cada bloco foi semeada uma linha de cada genitor referente à sua população, do mesmo modo descrito para as plantas F₂, totalizando 30 sementes por genitor. O experimento foi instalado no dia 03 de julho de 2007, com a emergência das plantas ocorrida em 16 de julho. A adubação de cobertura consistiu de duas doses de nitrogênio, na forma de uréia, na dose de 70 kg.ha⁻¹ de uréia em cada aplicação, correspondendo a aproximadamente 32 kg.ha⁻¹ de nitrogênio por aplicação, nas datas de 10 e 23 de agosto de 2007, quando as plantas estavam com quatro a

seis folhas completamente expandidas. O controle de plantas daninhas na área foi realizado através de capina manual.

Ao final do experimento e após atingida maturação fisiológica, as plantas F_2 , conduzidas em 2007, tiveram suas panículas colhidas individualmente para constituir as famílias da geração F_3 a ser cultivada no ano seguinte. As sementes $F_{2:3}$ foram pré-tratadas com o inseticida Imidacloprid, na dose de 60 ml.100 kg de sementes⁻¹ do produto comercial Gaucho FS (suspensão concentrada 600 g.l⁻¹), de quinze a sete dias antes do plantio, com o objetivo de diminuir a ocorrência do vírus do nanismo amarelo da cevada (VNAC), transmitido por afídios.

Em 2008, foi realizado um teste de progênie com as linhagens $F_{2:3}$ de duas das seis populações F_2 . Foram escolhidas as populações 1 e 6, cujos genitores femininos foram bastante contrastantes, não só quanto a resistência à ferrugem da folha como também quanto a características morfo-fisiológicas (Figura 1). O sistema de condução da geração $F_{2:3}$ foi o mesmo empregado para a geração F_2 , utilizando-se uma amostra representativa das famílias F_3 disponíveis. Para as plantas F_2 fenotipadas como resistentes em 2007, utilizaram-se 30 sementes na F_3 , para as que apresentaram resistência intermediária semeou-se de 20 a 30 sementes e para as suscetíveis foram utilizadas 20 sementes. Assim, as progênies das plantas consideradas resistentes em 2007 constituíram três linhas de 3 m cada, as com resistência intermediária foram semeadas em duas a três linhas e as suscetíveis em duas linhas cada. Para cada um dos genitores, semeou-se 20 sementes em duas linhas de 3 m no início, meio e fim de sua respectiva população, totalizando 60 sementes por genitor. Este experimento foi semeado no dia 26 de junho de 2008, com a emergência tendo ocorrido em 11 de julho. Em 2008 foi necessária a aplicação de três doses de nitrogênio em cobertura, em virtude das fortes chuvas ocorridas cerca de dois dias após a

aplicação da primeira dose, em 25 de julho de 2008, o que acarretou na lixiviação de boa parte do fertilizante. Do mesmo modo que em 2007, a aplicação de nitrogênio foi na forma de uréia, na quantidade de 70 kg.ha⁻¹ do produto em cada dose, quando as plantas apresentavam de quatro a seis folhas completamente expandidas. A segunda e terceira doses foram aplicadas nas datas de 05 de agosto e 26 de agosto de 2008. O controle das plantas daninhas na área deste experimento foi realizado através de capina manual.

3.3 Avaliação da resistência parcial

3.3.1 Determinação do progresso da ferrugem da folha

O progresso da ferrugem da folha foi determinado através de leituras seqüenciais da severidade, a qual foi determinada como a área foliar ocupada com pústulas de ferrugem da folha, sendo avaliada toda a área foliar da planta. Porém, folhas mortas não eram consideradas na estimativa da severidade. Antes do início das atividades de leitura de severidade de ferrugem da folha foi realizado treinamento através do programa computacional DISTRAIN (Tomerlin & Howell, 1988).

As avaliações da severidade da ferrugem da folha foram realizadas individualmente sobre as plantas das gerações segregantes F₂ e F₃ e dos genótipos parentais de cada população. Nos dois anos de estudo, realizou-se leituras da severidade da doença em um intervalo regular médio de sete dias. Em 2007, foram feitas seis avaliações da severidade, nas datas de: 18/09, 25/09, 02/10, 09/10, 17/10 e 25/10. Em 2008, foram feitas dez avaliações, nas datas de: 22/08, 02/09, 09/09, 16/09, 23/09, 30/09, 07/10, 16/10, 21/10 e 29/10.

Em 2007, foram detectadas as primeiras pústulas somente na segunda data de avaliação. Porém, a primeira data de avaliação foi considerada como a

data zero da epidemia, para fins de cálculo da área sob curva do progresso da doença (ASCPD), uma vez que na segunda data de avaliação já foram encontradas plantas com severidade igual a 1%. Em 2008, as avaliações da severidade da ferrugem da folha foram iniciadas após a observação, a campo, das primeiras pústulas de *P. coronata*. Entretanto, na primeira data de avaliação de 2008, foram verificados apenas traços da moléstia em algumas plantas dos genitores e geração F_3 da População 1, ao passo que na População 6 não foram verificados sinais das moléstias em quaisquer genótipos. Desta forma, considerou-se a primeira data de avaliação como a data zero da epidemia, para fins de cálculo da ASCPD.

O progresso da ferrugem da folha foi avaliado através de gráficos de dispersão da severidade média de cada classe de cada população. Em 2007, foram consideradas as seguintes classes de genótipos: genitor resistente, genitor suscetível, F_2 resistente, F_2 intermediária e F_2 suscetível. Em 2008, os genótipos, para fins de análise do progresso da ferrugem da folha, foram classificados em: genitor resistente, genitor suscetível, F_3 resistente, F_3 intermediário e F_3 suscetível. Para essa análise foram utilizadas as médias de severidade de ferrugem da folha apresentada por cada classe de genótipos, em cada data de avaliação, sem preocupação com a estrutura de famílias da geração F_3 . Desta forma, as plantas F_2 e F_3 resistentes foram aquelas que apresentaram ASCPD igual ou inferior ao valor máximo apresentado pelo genitor resistente em 2007 e 2008, respectivamente; plantas F_2 e F_3 intermediárias foram aquelas que ficaram entre o limite superior de ASCPD do genitor resistente e o valor mínimo apresentado pelo genitor suscetível, em 2007 e 2008, respectivamente; e plantas F_2 e F_3 suscetíveis foram aquelas que tiveram ASCPD igual ou superior ao valor mínimo de ASCPD apresentado pelo genitor suscetível.

Em 2007, a taxa de incremento da ferrugem da folha ao longo da epidemia, das classes genotípicas acima referidas, foi estimada através do coeficiente da regressão linear (b) e do coeficiente r_L da regressão logística, conforme as fórmulas abaixo:

a) Regressão linear:

$$y = a + b(t)$$

Onde: y = severidade no tempo t ; a = intercepto; b = coeficiente de regressão; t = dias entre a data da avaliação e a data do início da epidemia (data zero).

b) Regressão logística, conforme Campbell & Madden (1990):

$$y = \frac{K}{1 + \exp [-(B + r_L t)]}$$

Onde: y = severidade no tempo t ; K = máximo de severidade observada no experimento (90%); \exp = e elevado a uma potência específica; B = constante de integração (diferente para cada regressão); r_L = coeficiente de regressão; t = dias entre a data da avaliação e a data do início da epidemia (data zero).

Para estimar os parâmetros r_L e B utilizou-se o procedimento não linear (NLIN) do pacote estatístico SAS (SAS Institute, Inc., 2000), o qual gerou estimativas de quadrados mínimos da regressão linear através do método de iterações de Gauss-Newton.

3.3.2 Determinação da área sob a curva de progresso da ferrugem da folha

O uso da área sob a curva de progresso da doença (ASCPD) tem sido amplamente empregado na identificação e caracterização de genótipos com resistência parcial. Seu cálculo está baseado em avaliações seriais da severidade da doença no hospedeiro e, segundo Waggoner (1986), é a forma mais apropriada para quantificar moléstias como ferrugens, manchas e oídios.

Com as leituras seqüenciais da severidade da ferrugem da folha, foi possível calcular a ASCPD para cada planta, através da fórmula proposta por Wilcoxson *et al.* (1975):

$$ASCPD = \sum_{i=1}^n [(Y_{i+1} + Y_i) \times 0,5] [T_{i+1} - T_i]$$

Onde: Y_i = percentagem de área foliar afetada pela ferrugem na i -ésima observação; T_i = tempo (em dias) no momento da i -ésima observação; n = número total de observações.

Em 2008, a ASCPD da População 1 foi normalizada e corrigida (ASCPDnc) pelo número de dias até a última leitura de severidade no experimento (68 dias após o início da epidemia), dividindo-se a ASCPD pelo número de dias até a última leitura da severidade do genótipo e multiplicando-se o resultado da divisão pelo número de dias até a última avaliação de severidade do experimento (metodologia adaptada de Fry, 1978; Graichen *et al.*, 2009).

Para a População 6, em 2008, estimou-se a ASCPD com os dados de severidade coletados até 16 de outubro, a oitava data de avaliação. A não utilização dos dados de severidade da nona e décimas avaliações, para a População 6 em 2008, deveu-se a formação de uma distribuição bi-modal de

freqüências do genitor suscetível URS 22 quando a ASCPD era calculada até a nona ou décima avaliação da severidade. Essa bi-modalidade não pode ser resolvida com a correção e normalização da ASCPD e foi um artefato gerado pela morte prematura de plantas do genitor suscetível, mesmo sem atingir níveis tão elevados de severidade, provavelmente devido ao efeito severo da ferrugem da folha sobre essas plantas.

3.4 Avaliação de outros caracteres de interesse agrônômico

3.4.1 Dias até o florescimento

A avaliação do número de dias até o florescimento foi realizada individualmente para todas as plantas das seis populações utilizadas em 2007. Em 2008, somente as plantas da População 1 foram avaliadas quanto ao número de dias até o florescimento.

A data do florescimento foi considerada aquela em que 50% da panícula do colmo principal estava exposta, ou seja, não era mais envolvida pela bainha da folha bandeira. A data inicial para o cálculo dos dias até o florescimento foi estabelecida como sendo o dia da semeadura.

3.4.2 Estatura de planta

A avaliação da estatura foi realizada em todas as plantas das seis populações estudadas em 2007 e para todas as plantas das populações 1 e 6, no ano de 2008. A medida foi realizada com o auxílio de uma régua de 200 cm, quando as plantas encontravam-se próximas da maturação. A estatura de planta correspondeu à distância entre o solo e a espiguetas mais alta da planta.

3.4.3 Severidade máxima da ferrugem do colmo

A severidade máxima da ferrugem do colmo foi observada individualmente nas plantas das seis populações avaliadas em 2007. A avaliação consistiu de uma única leitura realizada no final do ciclo da cultura, antes da planta entrar em senescência. Os indivíduos da geração F_2 das seis populações conduzidas em 2007 foram avaliados, quanto à severidade da ferrugem do colmo, no dia 26 de outubro daquele ano, um dia após a última data de leitura da ferrugem da folha naquele experimento.

3.5 Distribuições de freqüências da ASCPD

As distribuições de freqüências da ASCPD foram realizadas para os genitores, conduzidos em 2007 e 2008, para a geração F_2 de cada população conduzida em 2007, e para cada família F_3 , de cada população conduzida em 2008. As análises foram realizadas através do pacote estatístico SAS 8.0 (SAS Institute, Inc., 2000), através do procedimento "PROC CHART". Os intervalos de classes utilizados foram iguais a 20, 40 e 50 unidades de ASCPD, avaliando-se empiricamente qual intervalo permitia melhor separar as classes fenotípicas de cada população. Deste modo, a geração F_2 foi classificada em: resistente, intermediária e suscetível. Classe F_2 resistente correspondia àquelas plantas com ASCPD menor ou igual ao valor máximo de ASCPD encontrado para o genitor resistente. Classe F_2 intermediária correspondia às plantas com ASCPD maior que o máximo do genitor resistente e menor que a ASCPD mínima do genitor suscetível. Classe F_2 suscetível correspondeu às plantas F_2 com ASCPD maior ou igual ao valor mínimo observado no genitor suscetível. Esta mesma classificação foi utilizada para os indivíduos dentro de cada família F_3 , no ano de 2008.

3.6 Estimativas do número de locos controlando a resistência parcial

A partir das distribuições de freqüência da ASCPD das gerações F₂, de cada população, foram gerados modelos de segregação genética. Para tanto, utilizou-se o aplicativo computacional EXCEL (Microsoft) para determinar as proporções esperadas de cada classe genotípica de cada modelo proposto. Modelos com dominância, total ou incompleta, mostraram-se inadequados para explicar as segregações observadas e foram abandonados em detrimento dos modelos gênicos aditivos. Desta forma, para cada população F₂, foram gerados modelos de segregação com ação gênica aditiva, com um a nove locos segregando.

Foram gerados dois tipos de modelos de segregação genética: a) somente a presença de locos principais, de igual efeito sobre o fenótipo; b) modelos alternativos, com a presença de locos principais, de igual efeito sobre o fenótipo, e locos modificadores, cujo efeito depende da presença de locos principais.

A aderência dos modelos propostos às proporções fenotípicas observadas foi determinada pelo teste de qui-quadrado (χ^2), conforme a seguinte fórmula (Steel e Torrie, 1997):

$$\chi^2 = \sum [(obs-esp)^2/esp], \text{ com } n-1 \text{ graus de liberdade.}$$

Onde: obs = número de plantas observado para determinada classe fenotípica;

esp = número de plantas esperado para determinada classe fenotípica, de acordo com o modelo de segregação proposto; n = número de classes fenotípicas de cada modelo de segregação.

3.7 Estimativas da herdabilidade da ASCPD da ferrugem da folha

A herdabilidade da resistência parcial à ferrugem da folha foi estimada de duas maneiras, através da decomposição de variâncias da geração F₃ e através da regressão pai-progênie para duas populações segregantes de aveia.

3.7.1 Estimativa da herdabilidade da ASCPD da ferrugem da folha através da decomposição de variâncias

A estimativa aproximada da herdabilidade, no sentido restrito, da resistência parcial à ferrugem da folha foi realizada através da decomposição das variâncias entre e dentro de famílias F₃, para o caráter ASCPD, das populações 1 e 6, conduzidas a campo em 2008, de acordo com a metodologia exposta por Kearsey & Pooni (1996).

A partir dos dados obtidos na avaliação da severidade da ferrugem da folha em 2008, realizou-se uma análise de variância (ANOVA) entre famílias e dentro de famílias F₃. Com isto, foi possível a estimativa das variâncias aditiva e ambiental, e da herdabilidade no sentido restrito, de acordo com a metodologia descrita por Kearsey & Pooni (1996):

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

$$\sigma^2_{\text{Entre famílias}} = V_A^* + \frac{1}{4} V_D^*$$

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

$$\sigma^2_{\text{Dentro de famílias}} = \frac{1}{2} V_A^* + \frac{1}{2} V_D^* + V_E$$

$$V_E = \sigma^2_{\text{Dentro de famílias}} - (\frac{1}{2} \sigma^2_{\text{Entre famílias}})$$

$$V_E = (\frac{1}{2} V_A^* + \frac{1}{2} V_D^* + V_E) - [\frac{1}{2} (V_A^* + \frac{1}{4} V_D^*)] = \frac{3}{8} V_D^* + V_E$$

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

$$h^2_r = (V_A^* + \frac{1}{4} V_D^*) / [(V_A^* + \frac{1}{4} V_D^*) + (\frac{3}{8} V_D^* + V_E)]$$

$$h^2_r = (V_A^* + \frac{1}{4} V_D^*) / (V_A^* + \frac{5}{8} V_D^* + V_E)$$

Onde: σ^2 = variância;

QM = quadrado médio;

r = número de plantas de cada família;

V_A^* = variância aditiva relativa à F_2 ;

V_D^* = variância de dominância relativa à F_2 ;

V_E = variância ambiental;

h^2_r = estimativa aproximada da herdabilidade no sentido restrito.

Da análise da decomposição da equação da estimativa da herdabilidade no sentido restrito, descrita acima, pode ser deduzido que o método apresentado por Kearsey & Pooni (1996) será uma subestimativa da herdabilidade no sentido restrito, caso os efeitos de dominância sejam importantes no controle do caráter em estudo. Outro ponto digno de nota, é que o número de plantas de cada família (r), para experimentos não balanceados, é estimado a partir da análise de variância, através da seguinte dedução:

$$r = [n (r - 1)] / n$$

Onde: $[n (r - 1)]$ = número de graus de liberdade da causa de variação “dentro de famílias;

n = número de famílias utilizadas na população.

Neste estudo, o termo $[n (r - 1)]$ foi retirado da análise de variância, obtida através do procedimento PROC GLM, do pacote estatístico SAS 8.0 (SAS Institute, Inc., 2000),

Em 2008 cultivou-se uma amostra de famílias que não representava a segregação fenotípica observada na geração F_2 , em termos de plantas

resistentes, intermediárias e suscetíveis observadas em 2007. Desta forma, procedeu-se a amostragem das linhagens utilizadas para a estimativa das variâncias entre e dentro de famílias e, conseqüentemente, para a estimativa das herdabilidades através do método da decomposição das variâncias. Realizaram-se dez amostragens para cada população $F_{2:3}$ e utilizou-se a herdabilidade média das dez amostras como a estimativa da herdabilidade para cada população estudada.

3.7.2 Estimativa da herdabilidade da ASCPD da ferrugem da folha através da regressão pai-progênie

A herdabilidade no sentido restrito para o caráter ASCPD da ferrugem da folha também foi estimada através do método da regressão Pai - Progênie. Como a aveia é uma planta autofecundada, o genótipo parental é ao mesmo tempo pai e mãe da progênie, portanto, a regressão é na realidade Média dos Pais – Progênie.

Para determinação da herdabilidade através desse método, realizou-se a regressão linear entre o valor da ASCPD de cada planta F_2 (média dos pais) e a ASCPD média da família F_3 derivada de cada planta F_2 (progênie). A herdabilidade no sentido restrito é 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 dos pais e a progênie;

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

V_{MP} = variância da média dos pais.

No caso da regressão entre as plantas F_2 e a média de suas progênes F_3 , teremos: $b_{(F_2, F_3)} = \text{COV}_{(F_2, F_3)} / V_{F_2}$.

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

$\text{COV}_{(F_2, F_3)}$ = covariância entre os valores das plantas F_2 e a média de sua progênie F_3 ;

V_{F_2} = variância da geração F_2 .

Para determinarmos a variância da geração F_2 , pode-se utilizar o modelo de 1 loco e 2 alelos, conforme o Quadro 2 (Falconer & Mackay, 1996):

Genótipo	AA	Aa	aa	Média
Frequência alélica	1/4	1/2	1/4	
<u>Valor genotípico</u>				
Planta F_2	+a	d	-a	1/2 d
Progênie F_3	+a	1/2 d	-a	1/4 d

QUADRO 2. Frequências alélicas e valores genotípicos das plantas da geração F_2 e as respectivas progênes F_3 , segregando para um loco com dois alelos.

$$V_{F_2} = [1/4 (a)^2 + 1/2 (d)^2 + 1/4 (-a)^2] - [1/2 d]^2$$

$$V_{F_2} = 1/2 (a)^2 + 1/4 (d)^2$$

Acrescentando o termo relativo à variância ambiental, teremos:

$$V_{F_2} = 1/2 V_A + 1/4 V_D + V_E$$

Onde: a = efeito gênico aditivo

d = efeito gênico de dominância

V_A = variância de aditividade

V_D = variância de dominância

V_E = variância devido a efeitos do ambiente

Utilizando o Quadro 2, estimamos a covariância entre as plantas F_2 e as progênes F_3 como:

$$SP_{(F_2, F_3)} = \frac{1}{4} a^2 + \frac{1}{4} d^2 + \frac{1}{4} (-a)^2 - \left[\frac{1}{8} d^2 \right]$$

$$SP_{(F_2, F_3)} = \frac{1}{2} a^2 + \frac{1}{4} d^2 - \left[\frac{1}{8} d^2 \right]$$

$$\mathbf{COV}_{(F_2, F_3)} = \frac{1}{2} \mathbf{V}_A + \frac{1}{8} \mathbf{V}_D$$

Onde: $SP_{(F_2, F_3)}$ = soma dos produtos entre as plantas F_2 e suas progênes F_3 .

A partir das estimativas da variância da F_2 e covariância (F_2, F_3), teremos:

$$b_{(F_2, F_3)} = \mathbf{COV}_{(F_2, F_3)} / V_{F_2} =$$

$$b_{(F_2, F_3)} = \left(\frac{1}{2} \mathbf{V}_A + \frac{1}{8} \mathbf{V}_D \right) / \left(\frac{1}{2} \mathbf{V}_A + \frac{1}{4} \mathbf{V}_D + \mathbf{V}_E \right)$$

Caso os efeitos dos desvios de dominância sejam significativos e importantes, a estimativa da herdabilidade a partir da regressão pai-progênie entre as gerações F_2 e F_3 será uma superestimativa da herdabilidade no sentido restrito.

4 RESULTADOS

4.1 Progresso da ferrugem da folha

A avaliação seqüencial da ferrugem da folha permite acompanhar o progresso da moléstia a campo, durante a sua epidemia. Uma das características da resistência parcial é a reduzida taxa de crescimento da moléstia, a qual pode ser medida através da inflexão da sua curva de progresso. Outra característica marcante da resistência parcial é o maior período de latência, o qual não pode ser estimado a campo, porém reflete-se em atraso no início da moléstia nos genótipos resistentes em relação aos genótipos suscetíveis, o que pode ser observado facilmente.

No ano de 2007, na primeira data de avaliação de ferrugem da folha, 18 de setembro, não foram detectados sinais da doença em qualquer genótipo, de qualquer das populações avaliadas. Na segunda data de avaliação, 25 de setembro, foram verificados os primeiros sinais da moléstia, com registro de severidades entre zero e 1%, em plantas de URS 22 e de plantas F₂, variando entre as populações analisadas. Porém, na segunda avaliação de 2007, enquanto praticamente todas as plantas de URS 22 já apresentavam, pelo menos, traços de ferrugem da folha, a grande maioria das plantas dos genitores resistentes e plantas F₂ não apresentavam sinais da moléstia ou mostravam apenas traços da mesma. Nas populações 1, 5 e 6, por exemplo, somente uma planta do genitor resistente de cada uma destas populações apresentou traços de ferrugem da

folha na segunda data de avaliação, com severidades inferiores a 0,1%. Sinais de ferrugem da folha em praticamente todas as plantas dos genitores resistentes das populações 5 e 6 somente foram visualizados na quinta avaliação, em 17/10/07, enquanto a maioria das plantas do genitor resistente da População 1 apresentava poucas pústulas já na terceira avaliação, em 02/10/07. A População 2 mostrou traços de ferrugem da folha em quatro plantas do genitor resistente na data de 25/09/07, com maior disseminação da doença neste genótipo a partir da terceira avaliação. Na População 4 duas plantas do genitor resistente apresentavam reduzidas pústulas de ferrugem da folha na segunda data de avaliação, enquanto nos genitores resistentes da População 3 os primeiros sinais da doença apareceram somente na terceira data de avaliação. O aumento do número de plantas dos genitores resistentes das populações 3 e 4 que mostravam sinais de ferrugem da folha ocorreu a partir da quarta avaliação (dados não apresentados).

Atraso no início da epidemia, evidenciado pelo início da inflexão da curva de progresso da doença, foi observado em todos os genitores resistentes, em relação ao genitor suscetível. Nas populações 2 e 4 foi verificado um atraso de 7 dias no início do aumento da severidade do genitor resistente, em relação ao genitor URS 22, enquanto nas populações 1 e 3 esse atraso foi de 14 dias. Já nas populações 5 e 6 a severidade manteve-se próxima a zero % do início ao final da epidemia (Figuras 2 e 3).

Na primeira data de avaliação da ferrugem da folha em 2008, 22 de agosto, na População 1 foram verificadas severidades entre zero e traços, tanto para URS 22 como para o genitor resistente UFRGS 04B7107-2. Porém, na População 6 nessa data de avaliação não foram observados sinais de ferrugem da folha em qualquer genótipo, tanto genitores como plantas F_3 . Os primeiros traços de ferrugem da folha foram verificados na segunda data de avaliação da População

6, 02/09/2008, sobre plantas de URS 22 e plantas F_3 , enquanto que para o genitor resistente, UFRGS 04B7119-2, os primeiros traços da moléstia somente foram observados na quarta data de avaliação, 16/09/2008.

As curvas de progresso da severidade média da ferrugem da folha em 2007, nas seis populações segregantes, podem ser visualizadas nas Figuras 2 e 3. O progresso médio da severidade da moléstia em 2008 está representado na Figura 4. As taxas de incremento da ferrugem da folha, medida através do coeficiente da regressão linear (coeficiente b) e taxa de infecção (coeficiente r_L) da regressão logística estão apresentadas na Tabela 2, a qual está organizada em ordem crescente do coeficiente de regressão linear.

Nas populações 1, 2 e 4 os genitores resistentes mostraram um incremento maior da severidade média ao final da epidemia, entre a quarta e quinta data de avaliação (Figuras 2 e 3), traduzindo-se em maiores taxas de incremento da regressão linear, em comparação com genitores resistentes das demais populações (Tabela 2). Isto, porém não traduziu-se necessariamente em maior taxa de infecção da regressão logística (Tabela 2).

Os genitores resistentes das populações 5 e 6 demonstraram severidades médias relativamente constantes durante toda a epidemia (Figura 3). O genitor resistente da População 3 mostrou um comportamento intermediário, quanto ao incremento da severidade da ferrugem da folha ao final da epidemia (Figura 2). Este comportamento refletiu-se em menores taxas de incremento da regressão linear para as populações 5 e 6, e valor intermediário para a População 3, em relação as outras três populações (Tabela 2). Para as populações 5 e 6, onde não foram observados aumentos significativos da severidade ao final da epidemia, também foram verificadas menores taxas de incremento da regressão logística (Tabela 2).

O genitor suscetível comum a todas as populações apresentou incremento da severidade média a partir da terceira data de avaliação (Figuras 2 e 3), ocasionando taxas de incremento da regressão linear mais elevadas (Tabela 2). Entretanto, não foram observadas taxas maiores de infecção da regressão logística neste genitor em comparação com os genitores resistentes das populações 1, 2, 3 e 4 (Tabela 2).

Os indivíduos F_2 resistentes das populações 1, 3, 5 e 6 mostraram comportamento semelhante ao de seus respectivos genitores resistentes, em relação ao incremento da severidade média durante a epidemia (Figuras 2 e 3), obtendo taxas de incremento da regressão linear próximas destes (Tabela 2). As populações 2 e 4, na geração F_2 resistente, apresentaram incremento da severidade média ligeiramente superior ao de seus genitores resistentes (Figuras 2 e 3), o que resultou em maiores taxas de incremento da regressão linear em comparação com estes genitores (Tabela 2).

As plantas F_2 suscetíveis demonstraram incremento da severidade média semelhante ao do cultivar URS 22 dentro de cada população, embora ligeiramente inferior para algumas populações (Figuras 2 e 3), com valores da taxa de incremento da regressão linear mais elevados em comparação às plantas F_2 resistentes e intermediárias (Tabela 2).

Em todas as populações, os coeficientes de regressão linear da classe F_2 de ASCPD intermediária da ferrugem da folha foram intermediários em comparação às plantas F_2 das classes resistentes e suscetíveis (Tabela 2). Na População 2, o incremento na severidade média dos indivíduos F_2 intermediários foi maior quando comparado com os indivíduos da mesma classe das demais populações (Figuras 2 e 3). Isto refletiu-se na maior taxa de incremento da regressão linear para a População 2 entre as plantas pertencentes à classe

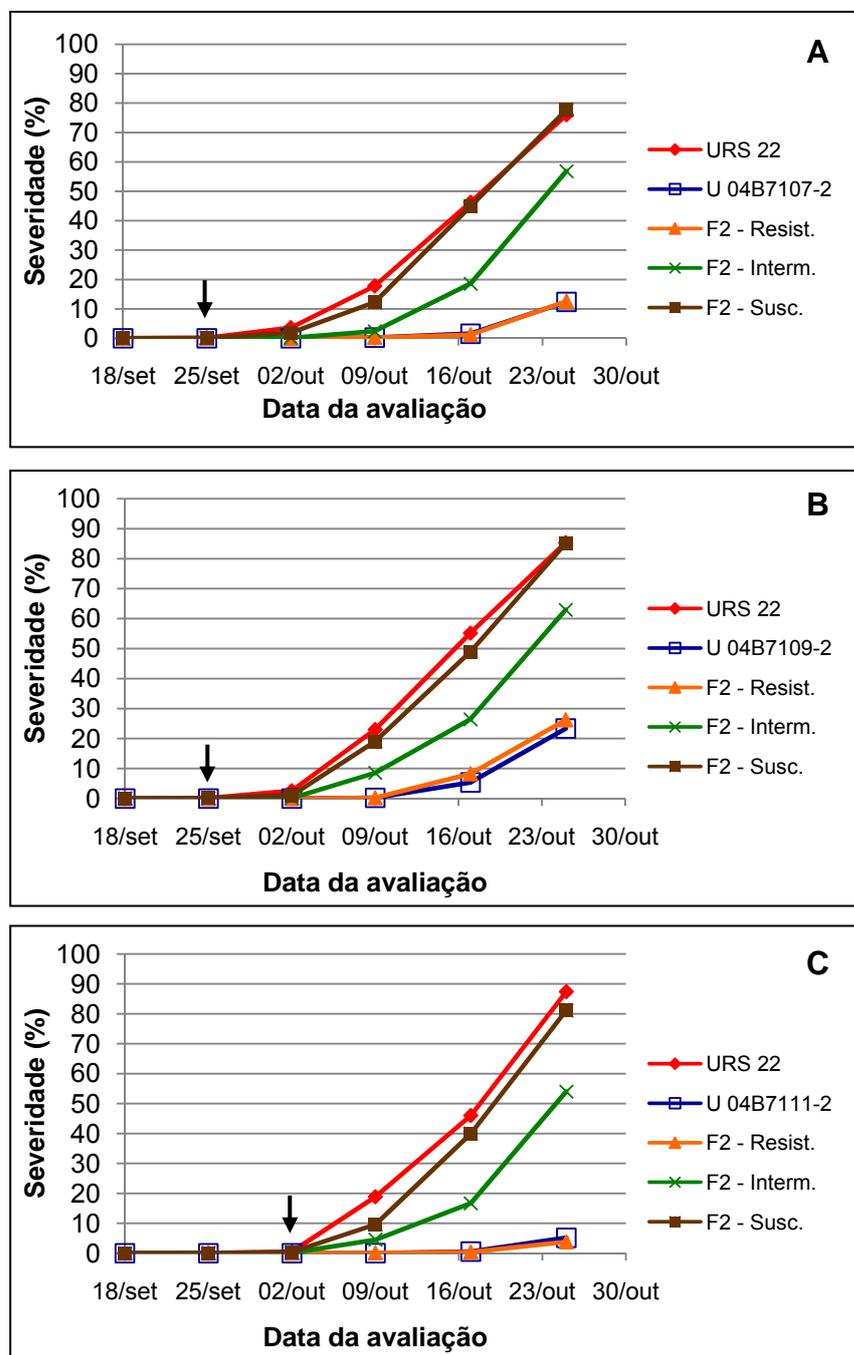


FIGURA 2. Progresso da severidade média da ferrugem da folha dos genitores e geração F_2 , de acordo com sua classe fenotípica (resistente, intermediária e suscetível), em três populações segregantes de aveia. A: População 1; B: População 2; C: População 3. As setas indicam o aparecimento das primeiras pústulas de ferrugem da folha nos genitores resistentes de cada população. Eldorado do Sul, 2007.

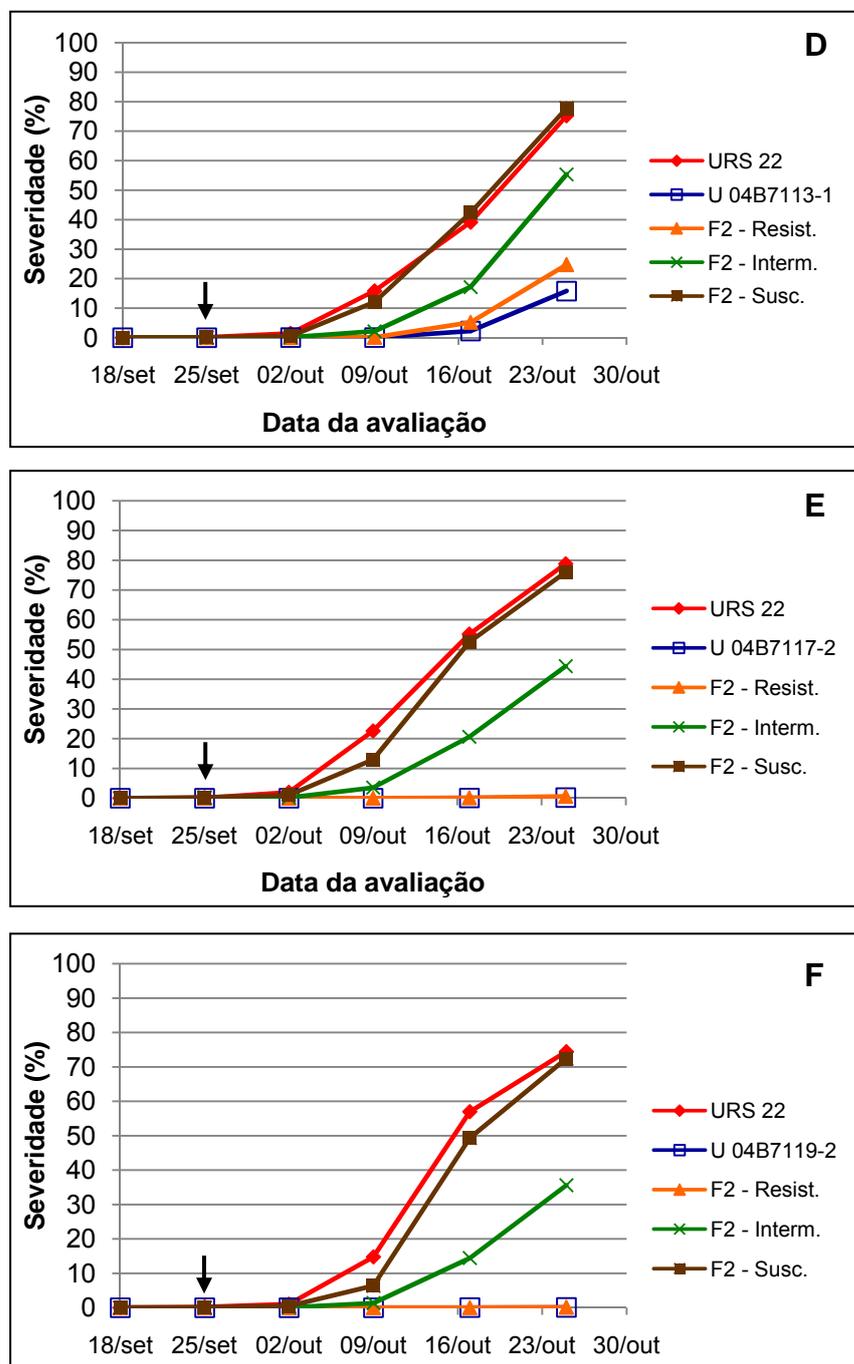


FIGURA 3. Progresso da severidade média da ferrugem da folha dos genitores e geração F_2 , de acordo com sua classe fenotípica (resistente, intermediária e suscetível), em três populações segregantes de aveia. D: População 4; E: População 5; F: População 6. As setas indicam o aparecimento das primeiras pústulas de ferrugem da folha nos genitores resistentes de cada população. Eldorado do Sul, 2007.

intermediária (Tabela 2). Enquanto a População 6 mostrou a menor taxa de incremento da regressão linear entre os indivíduos F_2 da classe intermediária.

Para a geração F_3 das populações 1 e 6, o incremento na severidade média da ferrugem da folha ocorreu a partir da quinta data de avaliação (Figura 4). Em ambas as populações, somente a partir da sétima avaliação houve uma maior separação das médias de severidade da ferrugem da folha entre as diferentes classes fenotípicas (Figura 4).

A separação da geração F_3 em classes fenotípicas, mostrada na Figura 4, não seguiu a estrutura de famílias, apenas comparou-se a ASCPD de cada planta F_3 com os limites de ASCPD observados nos genitores. A finalidade desta figura foi comparar as curvas médias de severidade das plantas F_3 de cada classe fenotípica com os genitores daquela população. Percebe-se que as plantas F_3 suscetíveis demonstraram um incremento inferior da severidade média ao longo da epidemia, em relação ao genitor suscetível, principalmente na População 1. Embora algumas plantas F_3 suscetíveis tenham tido duração da epidemia mais longa que o genitor suscetível, a ASCPD média da ferrugem da folha dessa classe de plantas F_3 foi inferior a do genitor suscetível, devido ao desvio da distribuição de frequência das plantas F_3 da classe suscetível para valores mais baixos de ASCPD (dados não apresentados).

Comparando-se a curva de progresso da ferrugem da folha das plantas F_3 resistentes com a curva de progresso do genitor resistente da População 1 (Figura 4-A) verifica-se que a curva das plantas F_3 desta classe fenotípica tem um incremento mais acentuado na severidade, atingindo valores mais elevados ao final da epidemia. Isto deveu-se a maior proporção de plantas F_3 resistentes apresentar valores mais elevados de ASCPD, embora ainda dentro da amplitude de ASCPD do genitor resistente (dados não apresentados). As plantas F_3 da

classe intermediária da População 1 mostraram curva de progresso também intermediária entre os genótipos das classes resistente e suscetível (Figura 4-A).

As curvas de progresso da severidade da População 6 mostraram separação clara entre as classes fenotípicas. Dentro das classes resistente e suscetível, as curvas de progresso da severidade foram praticamente iguais para genitores e plantas F_3 , demonstrando maior semelhança na distribuição de freqüências de ASCPD entre os genitores e as plantas F_3 , dentro de cada classe (dados não apresentados). A classe intermediária somente apresentou diferenciação no incremento médio da severidade em relação aos genótipos da classe resistente na oitava avaliação (Figura 4-B).

Apesar da regressão logística ter melhor representado as curvas de progresso da ferrugem da folha (dados não apresentados), a estimativa da taxa de infecção (coeficiente r_L) isoladamente não permitiu boas comparações entre os genótipos. O motivo mais provável deve ser que o coeficiente r_L represente o ângulo de inflexão apenas da parte exponencial da curva. Em outras palavras, genótipos com severidades finais baixas, mas com a inflexão positiva da curva de progresso da severidade somente ao final da epidemia, podem apresentar taxas de infecção (r_L) mais elevadas do que genótipos mais suscetíveis, mas que tiveram incremento da severidade a partir da segunda ou terceira data de avaliação. Para tanto, o ângulo de inflexão da curva desse genótipo mais resistente deve ser relativamente mais elevado do que o da curva de um genótipo mais suscetível, o qual iniciou a inflexão mais cedo na epidemia. Outra causa da reduzida capacidade de comparação das taxas de incremento da moléstia pela regressão logística deve-se à constante de integração B , que permite o ajuste da curva aos dados, porém é diferente para cada nova curva, impedindo uma boa comparação entre as mesmas.

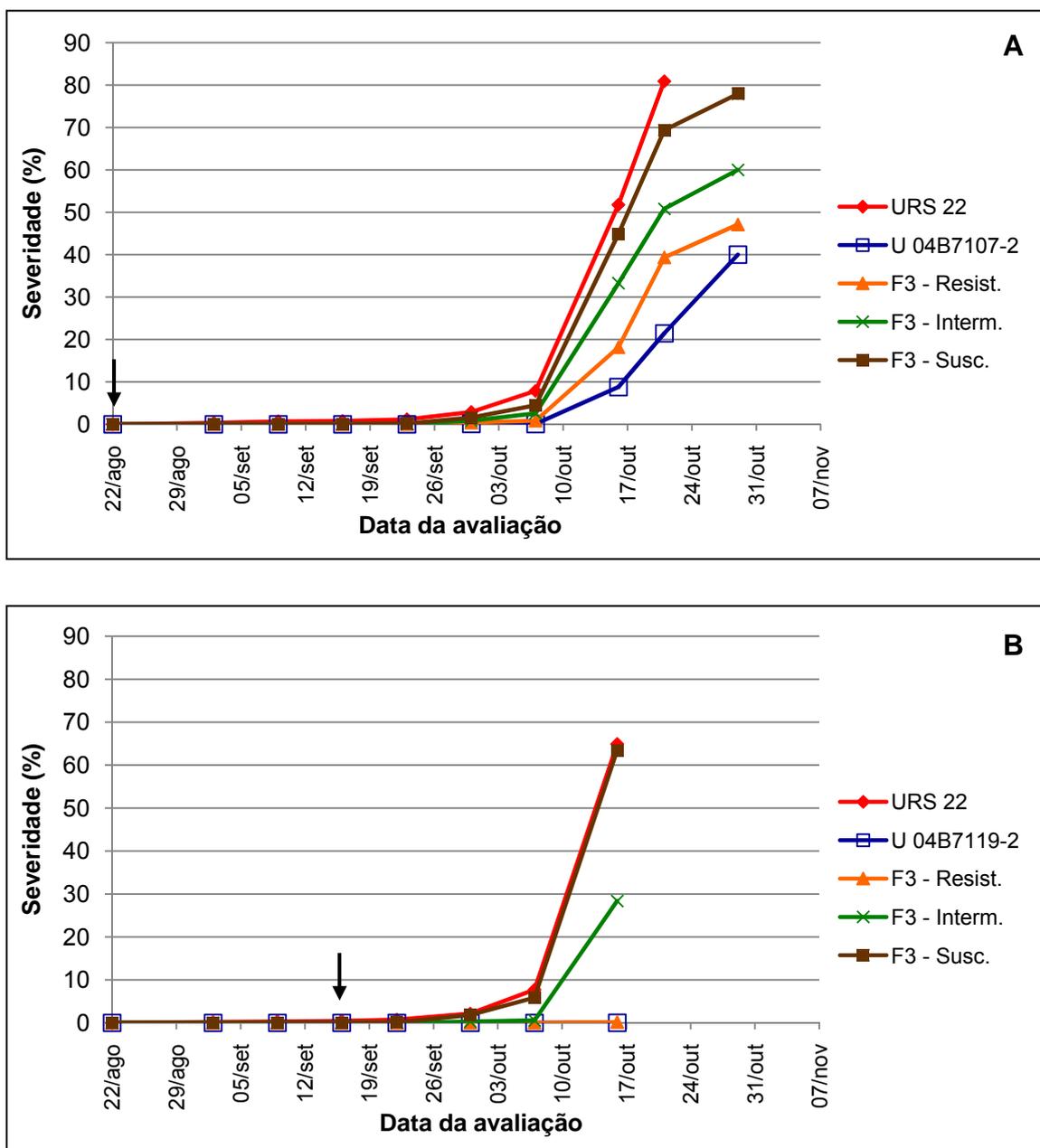


FIGURA 4. Progresso da severidade média da ferrugem da folha dos genitores e geração F₃, de acordo com sua classe fenotípica (resistente, intermediária e suscetível), em duas populações segregantes de aveia. A: População 1; B: População 6. As setas indicam o aparecimento das primeiras pústulas de ferrugem da folha nos genitores resistentes de cada população. Eldorado do Sul, 2008.

Na Tabela 2 são apresentados os coeficientes de regressão linear e logística do progresso da severidade média da ferrugem da folha para os genótipos das populações avaliadas em 2007. Utilizando-se o coeficiente de regressão linear da curva de progresso da severidade média, pode-se perceber o agrupamento dos genótipos de acordo com o nível de resistência à ferrugem da folha. Assim, os genótipos resistentes, tanto genitores como plantas segregantes F_2 , formaram um grupo com média de coeficiente linear igual a 0,23, variando de 0,0015 a 0,62 (Tabela 2). Ainda dentro deste grupo, nota-se uma tendência à formação de subgrupos por população, agrupando as plantas F_2 resistentes com os respectivos genitores resistentes, entretanto este agrupamento pode ter sido causado por influencia do ambiente, uma vez que os genitores resistentes estavam presentes somente nos blocos de suas populações, enquanto os genitores suscetíveis foram semeados em todos os blocos. Os menores coeficientes de regressão linear foram apresentados pelos genitores resistentes das populações 5 e 6 e as plantas F_2 resistentes das mesmas populações (Tabela 2). Vale ressaltar que esses genitores foram aqueles que mostraram as menores médias de ASCPD da ferrugem da folha (Tabela 3).

As taxas de incremento da severidade média da ferrugem da folha nos genitores resistentes refletiram-se nos valores dos coeficientes de regressão linear das plantas F_2 da classe intermediária, cuja média foi igual a 1,26, variando de 0,88 a 1,59 (Tabela 2).

Para o grupo formado pelos genitores e plantas F_2 suscetíveis a média do coeficiente de regressão linear foi igual a 2,17, variando entre 1,99 e 2,40 (Tabela 2). Não há nenhuma tendência de ordenamento dos coeficientes de regressão linear das plantas F_3 suscetíveis das diferentes populações, em relação a resistência apresentada pelos respectivos genitores resistentes, demonstrando

que as plantas F_3 suscetíveis são mais próximas geneticamente do genitor suscetível, em termos de resistência à ferrugem da folha. As diferenças do coeficiente de regressão linear do genitor suscetível, URS 22, são resultado das diferenças de ambiente apenas (Tabela 2).

Não houve formação de grupos de genótipos quando o coeficiente de regressão logística foi ordenado do menor ao maior (análise não apresentada). Entretanto, os genitores resistentes das populações 5 e 6 obtiveram, também, os menores valores para este coeficiente, devido a não terem mostrado inflexão da curva de progresso da doença ao final da epidemia (Tabela 2 e Figura 3). Porém, a geração F_2 resistente da População 6 mostrou inflexão acentuada da curva de progresso da doença entre a penúltima e a última avaliação, o que gerou a maior taxa de infecção da regressão logística (Tabela 2), a qual não é possível de ser observada visualmente na Figura 3-F devido a escala utilizada na mesma. As médias dos coeficientes de regressão logística foram de 0,245 para o grupo resistente, 0,211 para o grupo intermediário e 0,231 para o grupo suscetível (Tabela 2).

Entretanto, a análise da associação entre o coeficiente de regressão linear e taxa de infecção da regressão logística, para o progresso da severidade da ferrugem da folha, apresentados na Tabela 2, revelou alguns fatos interessantes (análise não apresentada). Para o genitor suscetível, URS 22, e para as plantas F_2 da classe intermediária, foi verificada uma tendência de incremento da taxa de infecção da regressão logística quando há um aumento do coeficiente de regressão linear. Para as plantas F_2 da classe resistente, de todas as populações, e para os genitores resistentes de menor resistência, ou seja, genitores das populações 1, 2, 3 e 4 (Tabela 3), foi verificado uma tendência contrária, quanto maior o coeficiente de regressão linear menor a taxa de infecção. Esta tendência

TABELA 2. Parâmetros das regressões lineares e logísticas do progresso da severidade média da ferrugem da folha dos genitores e geração F₂, de acordo com sua classe fenotípica, em seis populações segregantes de aveia. Eldorado do Sul, 2007.

População	Genótipo	Regressão linear		Regressão logística	
		b*	Intercepto	r _L [§]	B [†]
População 6	UFRGS 04B7119-2	0,0015	-0,0133	0,174	-13,64
População 6	F ₂ - Resistentes	0,0025	-0,0217	0,354	-19,72
População 5	UFRGS 04B7117-2	0,0048	-0,0411	0,148	-11,59
População 5	F ₂ - Resistentes	0,0133	-0,1111	0,196	-12,26
População 3	F ₂ - Resistentes	0,0804	-0,7335	0,285	-13,67
População 3	UFRGS 04B7111-2	0,1094	-1,0151	0,288	-13,44
População 1	UFRGS 04B7107-2	0,2656	-2,4192	0,274	-11,99
População 1	F ₂ - Resistentes	0,2659	-2,4430	0,305	-13,11
População 4	UFRGS 04B7113-1	0,3412	-3,1250	0,268	-11,47
População 2	UFRGS 04B7109-2	0,5294	-4,6940	0,221	-9,22
População 4	F ₂ - Resistentes	0,5541	-4,9672	0,235	-9,66
População 2	F ₂ - Resistentes	0,6200	-5,3675	0,191	-7,95
Média		0,2323		0,245	
População 6	F ₂ - Intermediários	0,8799	-7,2735	0,175	-6,87
População 5	F ₂ - Intermediários	1,1339	-8,9468	0,170	-6,27
População 3	F ₂ - Intermediários	1,2851	-10,5759	0,231	-8,13
População 4	F ₂ - Intermediários	1,3095	-11,0998	0,243	-8,52
População 1	F ₂ - Intermediários	1,3560	-11,4164	0,240	-8,34
População 2	F ₂ - Intermediários	1,5881	-12,2238	0,208	-6,87
Média		1,2587		0,211	
População 4	URS 22	1,9953	-13,9649	0,207	-6,16
População 6	F ₂ - Suscetíveis	2,0330	-15,1620	0,238	-6,94
População 4	F ₂ - Suscetíveis	2,0768	-15,2504	0,238	-6,98
População 1	URS 22	2,0910	-13,6663	0,198	-5,65
População 1	F ₂ - Suscetíveis	2,0983	-14,9682	0,233	-6,76
População 3	F ₂ - Suscetíveis	2,1093	-16,1239	0,278	-8,24
População 5	F ₂ - Suscetíveis	2,1562	-15,0165	0,231	-6,50
População 6	URS 22	2,1832	-14,7395	0,227	-6,23
População 5	URS 22	2,2717	-14,4492	0,208	-5,58
População 2	F ₂ - Suscetíveis	2,3180	-15,9939	0,237	-6,57
População 3	URS 22	2,3326	-16,5237	0,247	-6,92
População 2	URS 22	2,4014	-15,4978	0,227	-6,01
Média		2,1722		0,231	

* Coeficiente de regressão (taxa de incremento da severidade)

§ Taxa de infecção

† Constante de integração

inversa é ainda mais acentuada para as plantas F_2 da classe resistente, quando são consideradas somente as populações 1, 2, 3 e 4, ou seja, seguindo o mesmo padrão de seus genitores resistentes. Para as plantas F_2 da classe suscetível praticamente não é verificada nenhuma tendência de associação entre os dois coeficientes (análise não apresentada).

4.2 Distribuições de freqüências da área sob a curva do progresso da ferrugem da folha

Com os valores das áreas sob as curvas de progresso da doença (ASCPD) da ferrugem da folha das seis populações avaliadas em 2007, classificou-se os indivíduos de cada uma destas populações nas classes resistente, intermediária e suscetível. Todos os indivíduos F_2 cujos valores de ASCPD estavam dentro da distribuição de freqüências do seu genitor resistente foram também classificados como resistentes. Os indivíduos F_2 com ASCPD dentro da distribuição de freqüências das plantas do genitor suscetível, URS 22, de sua população foram classificados como suscetíveis. Aquelas plantas da geração F_2 com valores de ASCPD intermediários entre um genitor e outro foram classificados como sendo de resistência intermediária.

O número de plantas observado e as proporções de cada classe fenotípica (resistente, intermediária e suscetível), para cada população F_2 , são apresentadas na Tabela 3. O número de plantas observado em cada população variou de 156 a 180 (Tabela 3). As distribuições de freqüência, bem como a média da ASCPD dos genitores de cada população e das plantas F_2 estão apresentadas nas Figuras 5 a 10. O genitor resistente da População 6, linhagem 04B7119-2, apresentou a menor média de ASCPD entre as linhagens resistentes, com valor igual a 0,42 (Tabela 3 e Figura 10). Enquanto que o genitor resistente da População 2,

TABELA 3. Número observado de plantas e sua proporção em relação ao total, para cada classe fenotípica, resistente (R), intermediária (I) e suscetível (S) à ferrugem da folha, dentro de cada população F₂. Eldorado do Sul, 2007.

Popu- lação	ASCPD Média			Nº plantas observado				Proporção			
	Genitor Resist.	F ₂	Genitor Susc.	R	I	S	Total	R	I	S	Total
1	63,77	508,82	820,10	14	88	61	163	0,09	0,54	0,37	1,00
2	138,44	653,12	975,13	8	101	71	180	0,04	0,56	0,39	1,00
3	25,14	387,14	862,69	27	115	31	173	0,16	0,66	0,18	1,00
4	81,60	356,34	743,35	28	129	9	166	0,17	0,78	0,05	1,00
5	1,41	435,61	917,72	17	106	36	159	0,11	0,67	0,23	1,00
6	0,42	321,55	872,49	16	114	26	156	0,10	0,73	0,17	1,00

* ASCPD = Área Sob a Curva de Progresso da Doença

linhagem 04B7109-2, apresentou a maior ASCPD média entre as linhagens com resistência parcial, igual a 138,44 (Tabela 3 e Figura 6). O cultivar URS 22, genitor suscetível comum a todas as populações, apresentou médias de ASCPD que variaram de 743,35 na População 4 a 975,13 na População 2, em 2007 (Tabela 3 e Figuras 6 e 8).

A proporção de indivíduos F₂ resistentes variou de 4%, na População 2, a 17%, na População 4, enquanto a proporção de plantas suscetíveis variou de 5%, na População 4, a 39%, na População 2 (Tabela 3). Sendo que as distribuições de frequência das populações F₂ apresentaram distribuições contínuas, típicas de características quantitativas, porém foi possível identificar algumas diferenças quanto ao padrão de segregação entre as populações. Nas populações 3, 5 e 6, cujos genitores resistentes apresentaram as menores ASCPD da ferrugem da folha, foi possível observar a recuperação do fenótipo do genitor resistente em grande proporção na geração F₂ (Figuras 7, 9 e 10). Entretanto, nas populações 1, 2 e 4, cujos genitores resistentes mostraram menores níveis de resistência à

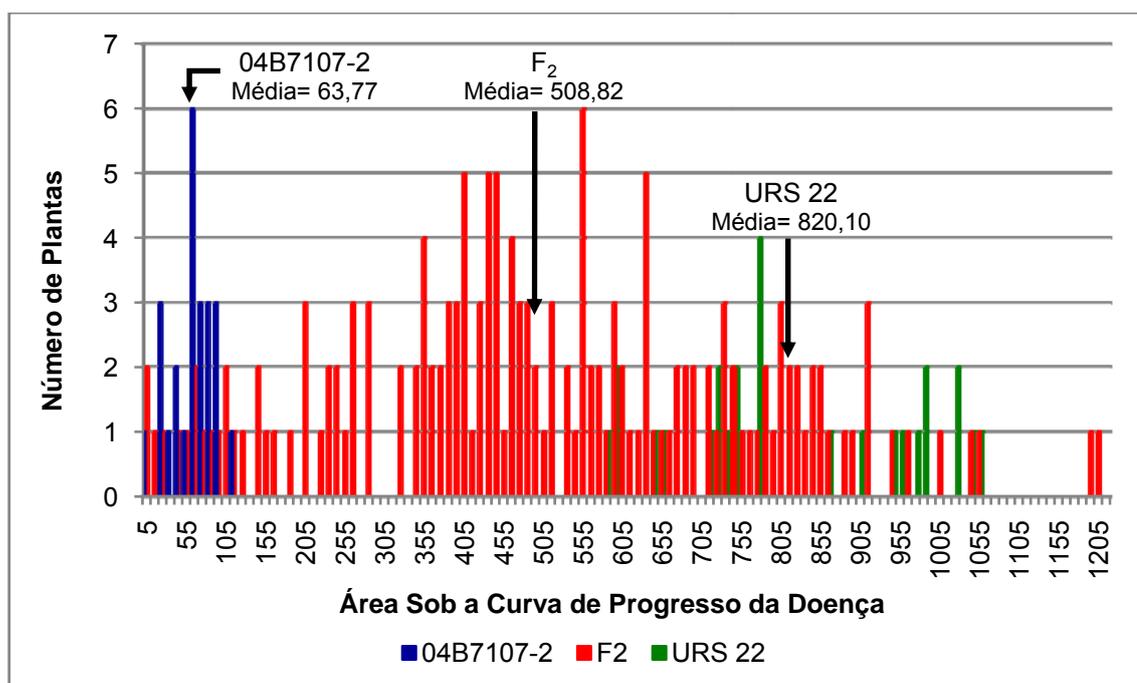


FIGURA 5. Distribuições de freqüências e valores médios da Área Sob a Curva de Progresso da Doença ferrugem da folha em aveia na População 1. Eldorado do Sul, 2007.

ferrugem da folha, foram observados padrões de distribuições das plantas F_2 mais próximos de uma curva normal (Figuras 5, 6 e 8).

Na geração F_2 da População 1 observou-se uma distribuição próxima a normal para a ASCPD da ferrugem da folha, com valores variando de 4,1 a 1206,5 (Figura 5). Dois indivíduos F_2 tiveram ASCPD maiores que o genitor suscetível URS 22. A maior parte das plantas F_2 , 54%, ficaram na classe intermediária, 37% na classe suscetível e 9% na classe resistente (Figura 5 e Tabela 3). O genitor resistente, linhagem 04B7107-2, teve ASCPD média igual a 63,77, a terceira maior entre os genitores resistentes, variando de 8,8 a 120,1. Enquanto que a geração F_2 da População 1 apresentou a segunda maior média da ASCPD dentre todas as populações avaliadas em 2007, igual a 508,82. Na comparação do genitor suscetível entre todas as populações, o cultivar URS 22, na População 1 apresentou a segunda menor média da ASCPD no ano de 2007, igual a 820,10 (Figura 5 e Tabela 3).

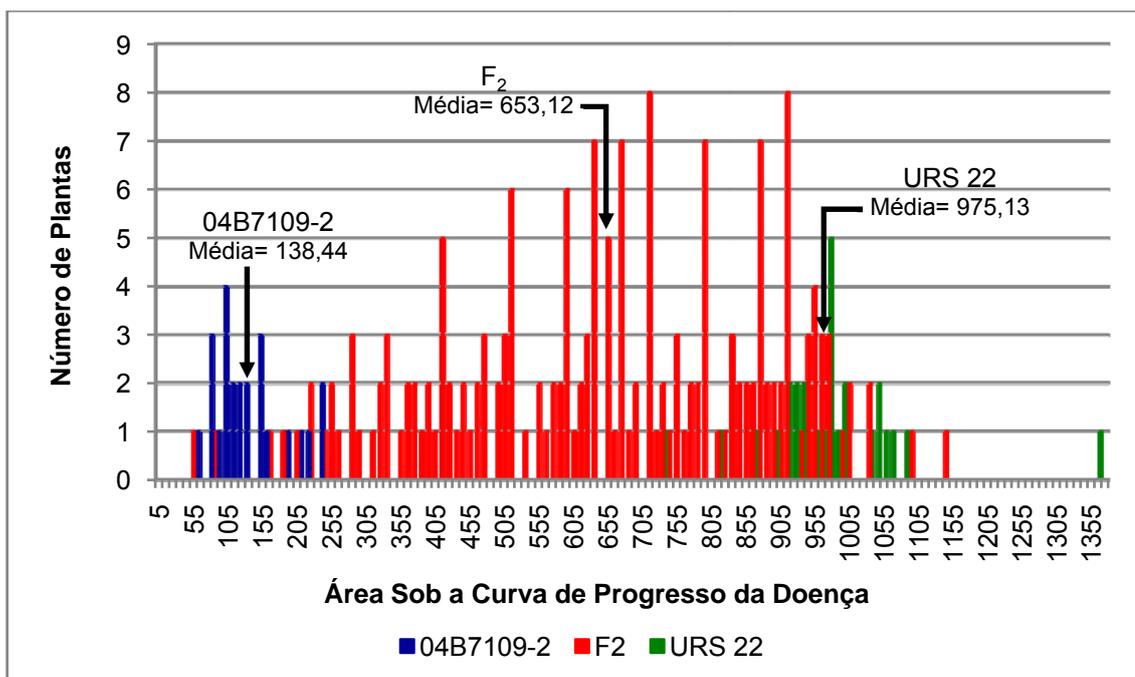


FIGURA 6. Distribuições de freqüências e valores médios da Área Sob a Curva de Progresso da Doença ferrugem da folha em aveia na População 2. Eldorado do Sul, 2007.

Distribuição de freqüência similar à normal também foi observada para geração F_2 da População 2, porém, com desvio para o lado direito da curva de distribuição, ou seja, para maior suscetibilidade à ferrugem da folha (Figura 6). A linhagem 04B7109-2, genitor resistente desta população, obteve a maior ASCPD média entre os genitores resistentes, igual a 138,44. O mesmo ocorreu para o genitor suscetível URS 22, com média de ASCPD igual a 975,13 (Tabela 3 e Figura 6). Os valores de ASCPD para a geração F_2 nesta população variaram de 56,75 a 1444,0, obtendo a maior média entre as populações F_2 no ano de 2007, igual a 653,12 (Tabela 3 e Figura 6). Na Tabela 3 e na Figura 6, observa-se que esta população apresentou a menor proporção de indivíduos F_2 resistentes, igual a 4%, e a maior proporção de suscetíveis, igual a 39%, ficando a classe intermediária com 56% da proporção total de indivíduos.

O genitor resistente da População 3, linhagem 04B7111-2, foi o terceiro genitor mais resistente, com ASCPD média da ferrugem da folha igual a 25,14,

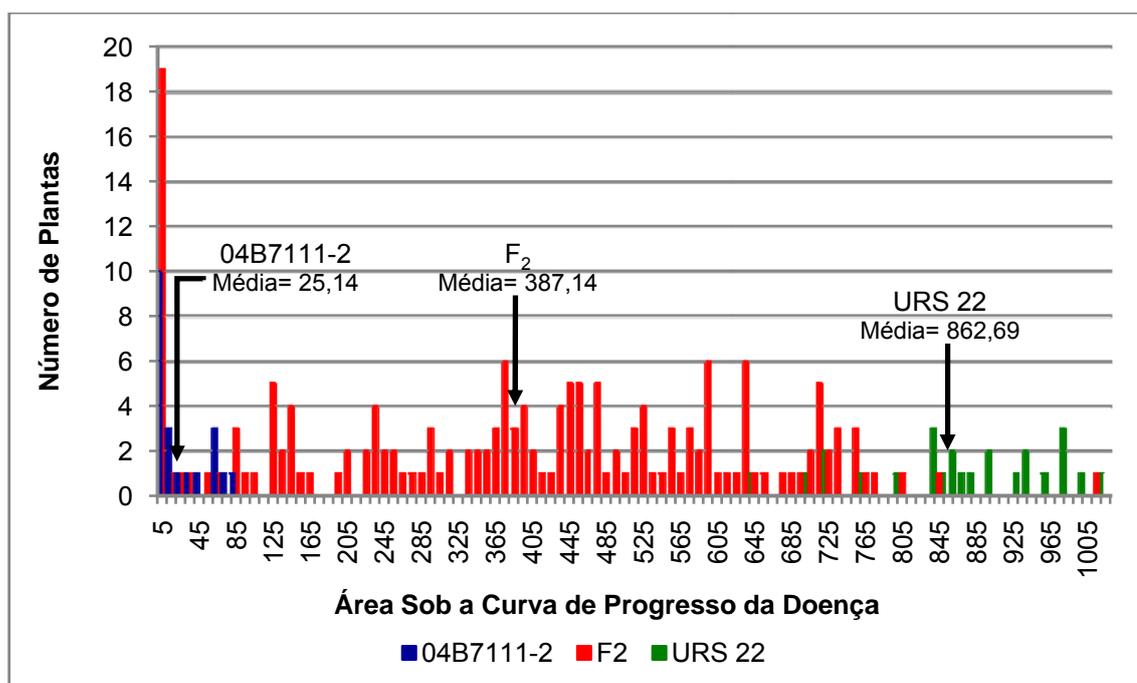


FIGURA 7. Distribuições de freqüências e valores médios da Área Sob a Curva de Progresso da Doença ferrugem da folha em aveia na População 3. Eldorado do Sul, 2007.

enquanto o genitor suscetível, cultivar URS 22, nesta população mostrou ASCPD média igual a 862,69 (Tabela 3). A Figura 7 apresenta a distribuição de freqüências da População 3, cujos valores de ASCPD da ferrugem da folha na geração F₂ variaram de traços a 1018,57, com média igual a 387,14. Nesta população também ocorreu uma distribuição contínua da geração F₂, porém percebe-se que um grande número de indivíduos segregantes recuperaram o fenótipo do genitor resistente (Figura 7). A classe fenotípica resistente na geração F₂ desta população englobou 16% do total de indivíduos, enquanto que as classes intermediária e suscetível ficaram com 66% e 18%, respectivamente, da proporção de indivíduos (Tabela 3 e Figura 7).

A segunda maior média das ASCPD da ferrugem da folha dos genitores resistentes foi apresentada pelo genitor resistente da População 4, a linhagem 04B7113-1, com média igual a 81,60, enquanto o genitor URS 22 obteve a menor ASCPD média (743,35) do genitor suscetível, entre todas as populações

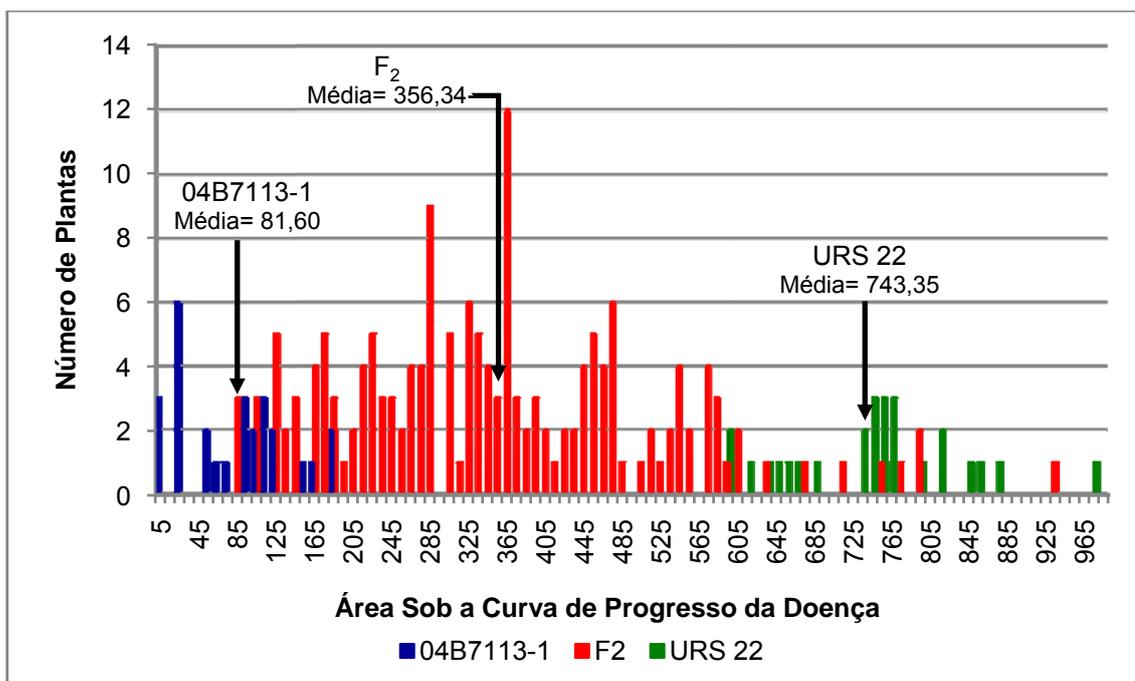


FIGURA 8. Distribuições de freqüências e valores médios da Área Sob a Curva de Progresso da Doença ferrugem da folha em aveia na População 4. Eldorado do Sul, 2007.

analisadas em 2007 (Tabela 3 e Figura 8). Apesar disto, a População 4 apresentou a maior proporção de indivíduos F₂ resistentes (17%) e intermediários (78%) e a menor proporção de plantas F₂ suscetíveis (5%), entre todas as populações (Tabela 3 e Figura 8). Nesta população, a geração F₂ apresentou variação da ASCPD da ferrugem da folha entre 80,15 e 938,20, com média igual a 356,34 (Figura 8). Esta população apresentou a menor amplitude de variação da ASCPD na geração F₂, igual a 858 unidades (Figura 8).

A População 5 teve o segundo genitor mais resistente de todos, com média da ASCPD da ferrugem da folha igual a 1,41, variando entre 0 a 8,0. Enquanto o cultivar URS 22 apresentou a segunda maior média da ASCPD para o genitor suscetível, entre as diferentes populações, com valor igual a 917,72. A geração F₂ desta população mostrou a terceira maior média entre todas as gerações segregantes em 2007 (Tabela 3). Na Figura 9 observa-se que a distribuição de freqüências da ASCPD da geração F₂ da População 5 foi similar a das

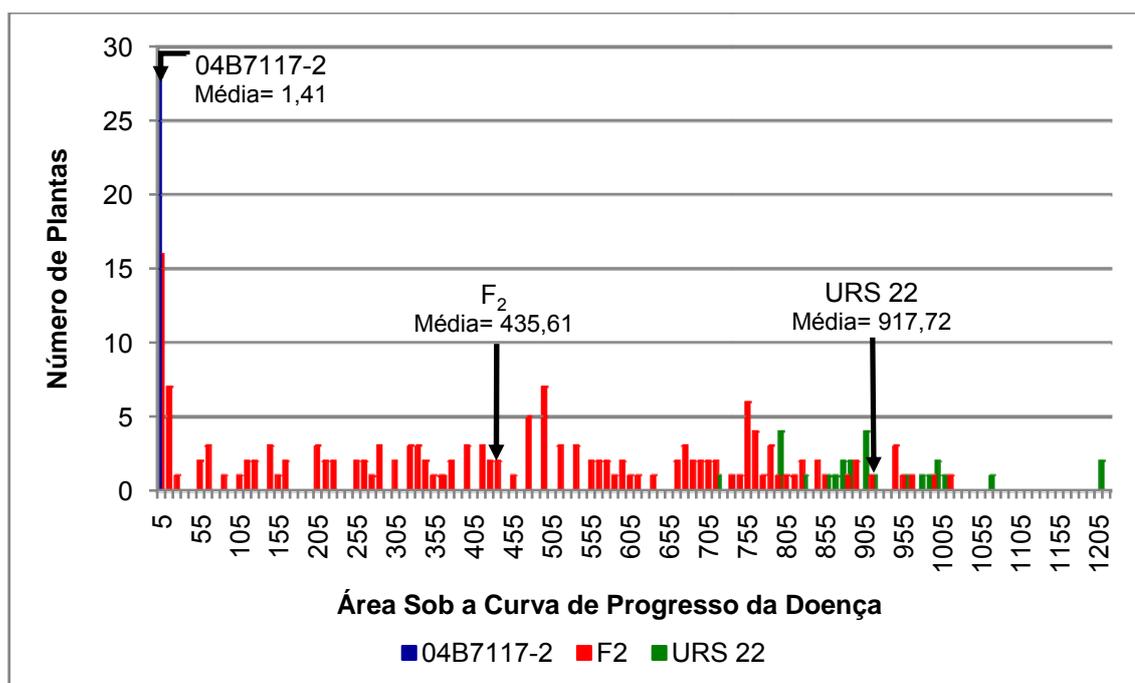


FIGURA 9. Distribuições de freqüências e valores médios da Área Sob a Curva de Progresso da Doença ferrugem da folha em aveia na População 5. Eldorado do Sul, 2007.

populações 3 e 6, as outras duas populações mais resistentes (Figuras 7 e 10, respectivamente). Na População 5 também foi recuperado um número relativamente elevado de indivíduos F₂ com fenótipo similar ao do genitor resistente. A amplitude da ASCPD desta geração segregante variou entre 0,5 e 1018 unidades, com média igual a 435,61 (Figura 9). Nesta população 11% dos indivíduos F₂ foram classificados como resistentes, 67% classificados como intermediários e 23% como suscetíveis (Tabela 3).

O genitor resistente da População 6, linhagem 04B7119-2, mostrou comportamento fenotípico similar ao da População 5, apresentando a menor ASCPD média entre todos genitores resistentes, igual a 0,42, com amplitude extremamente baixa, variando entre 0 a 2,8 unidades de ASCPD (Tabela 3 e Figura 10). Enquanto o genitor suscetível, cultivar URS 22, teve comportamento similar ao mostrado por esse genótipo nas demais populações, ASCPD média igual a 872,49 (Tabela 3 e Figura 10). A geração F₂ da População 6

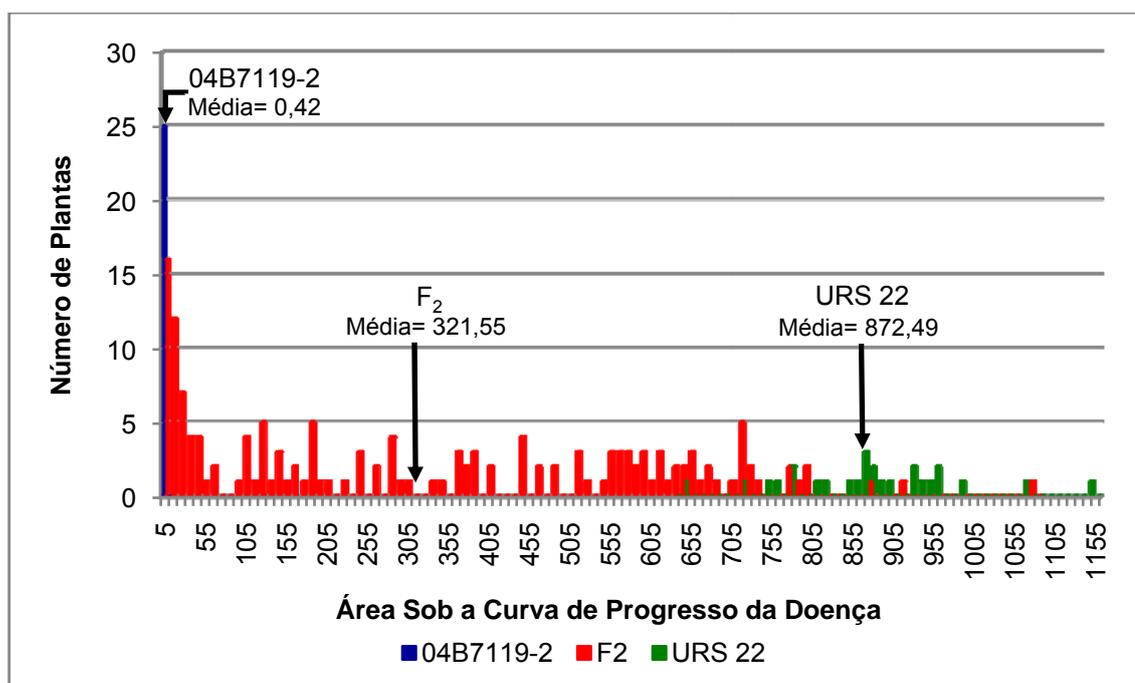


FIGURA 10. Distribuições de freqüências e valores médios da Área Sob a Curva de Progresso da Doença ferrugem da folha em aveia na População 6. Eldorado do Sul, 2007.

mostrou distribuição da ASCPD da ferrugem da folha bastante similar à apresentada pela População 5, ou seja, contínua, sem assemelhar-se à uma distribuição normal, recuperando-se um número relativamente elevado de plantas F_2 resistentes. Porém, na População 6, houve maior ocorrência de indivíduos F_2 classificados como intermediários, mas com fenótipos bastante próximos ao do genitor resistente, em comparação com a População 5. A ASCPD da ferrugem da folha na População 6 variou entre traços e 1077, com média da ASCPD igual a 321,55, menor média da ASCPD entre as seis populações F_2 avaliadas (Tabela 3 e Figura 10). Quanto às proporções de indivíduos F_2 por classe fenotípica da ASCPD da ferrugem da folha da População 6, 10% foram classificados como resistentes, 73% como pertencentes à classe intermediária e 17% na classe suscetível, similar às proporções encontradas na População 5 (Tabela 3).

Com base nas avaliações de ASCPD das populações segregantes em 2007, decidiu-se avaliar na geração F_3 duas populações que fossem

contrastantes quanto aos padrões de distribuição de freqüências e quanto aos valores médios de ASCPD de seus genitores resistentes e de seus indivíduos F_2 . Deste modo, selecionou-se as populações 1 e 6 para avançar até a geração F_3 no ano de 2008. Priorizou-se a avaliação da progênie das plantas classificadas como resistentes em 2007, por isso, todas as plantas F_2 pertencentes a esta classe foram representadas em F_3 , originando famílias constituídas por 30 indivíduos semeados em 2008. Para as classes intermediária e suscetível utilizou-se uma amostra representativa da geração F_2 , com famílias constituídas por 20 a 30 sementes para a classe intermediária e 20 sementes para a classe suscetível. A distribuição de freqüências e a média da ASCPD das famílias na geração F_3 para as populações 1 e 6, bem como de seus genitores em 2008, estão apresentadas nas Figuras 11 e 12.

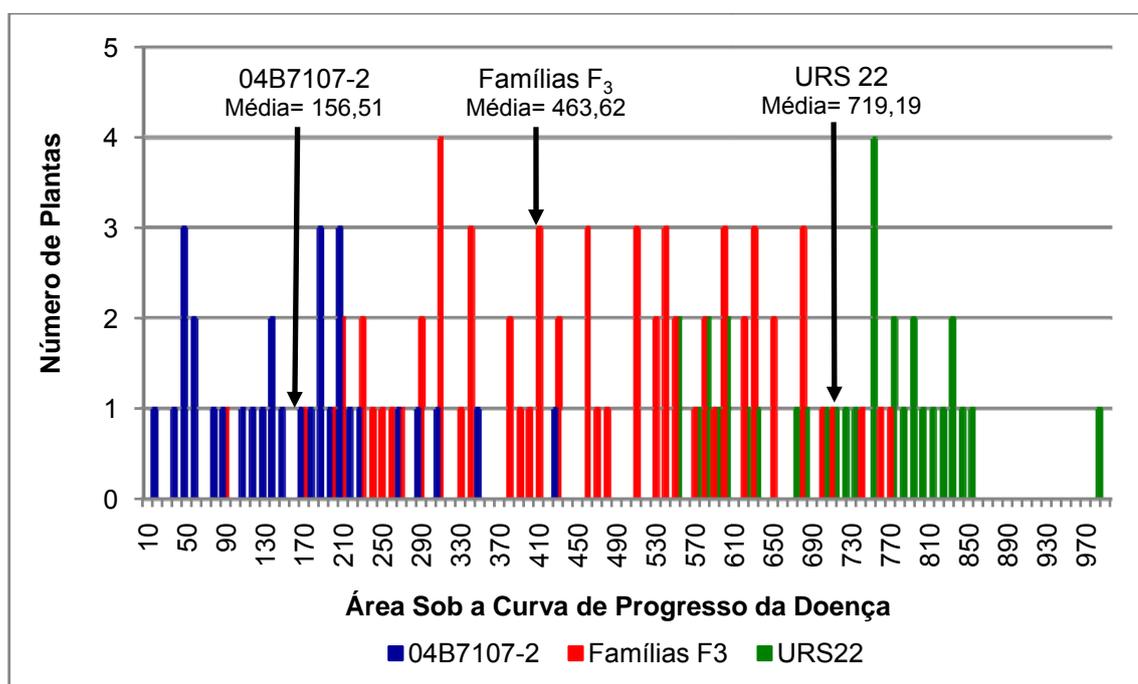


FIGURA 11. Distribuições de freqüências e valores médios da Área Sob a Curva de Progresso da Doença ferrugem da folha em aveia na geração F_3 da População 1. Eldorado do Sul, 2008.

As famílias F_3 da População 1 apresentaram ASCPD média variando de 94,2 a 766,3 com média igual a 463,6 (Figura 11). Nesta população houve um aumento da média da ASCPD para o genitor resistente, linhagem 04B7107-2, no ano de 2008 em comparação com 2007, passando de 63,77 para 156,5. Também ocorreu aumento da amplitude de variação da ASCPD do genitor resistente da População 1 em 2008 (18,3 a 433,3), em relação a 2007 (8,8 e 120,1) (Figuras 5 e 11). Porém, para esta mesma população, ocorreu uma diminuição da média da ASCPD do genitor suscetível, cultivar URS 22, entre 2007 e 2008 passando de 820,10 para 719,19, variando entre 549,8 a 982,3, em 2008 (Figuras 5 e 11). Desta forma, o valor máximo da ASCPD da ferrugem da folha encontrado na linhagem 04B7107-2 ficou próximo do mínimo encontrado para o genitor suscetível, na População 1 em 2008, reduzindo a proporção de famílias com média de ASCPD classificadas como intermediária. Assim, 14 famílias F_3 mostraram ASCPD média intermediária, de um total de 67 famílias avaliadas na População 1. Enquanto que, nesta população, foram conduzidas 33 famílias F_3 , em 2008, derivadas de plantas F_2 consideradas de ASCPD intermediária em 2007.

Para o genitor resistente da População 6, linhagem 04B7119-2, não houve grande variação da ASCPD média da ferrugem da folha entre os anos de 2007 e 2008. A média da ASCPD desse genitor foi igual a 0,14 em 2008, variando entre 0,0 e 2,25. O genitor suscetível, URS 22, na População 6 em 2008 apresentou média de 362,0, variando entre 279,1 e 476,1. As famílias F_3 da População 6 apresentaram médias de ASCPD que variaram de 0,26 a 420,0, com média geral de 146,90 (Figura 12). Na População 6, de um total de 69 famílias F_3 conduzidas em 2008, 15 derivaram de plantas F_2 classificadas como resistentes em 2007.

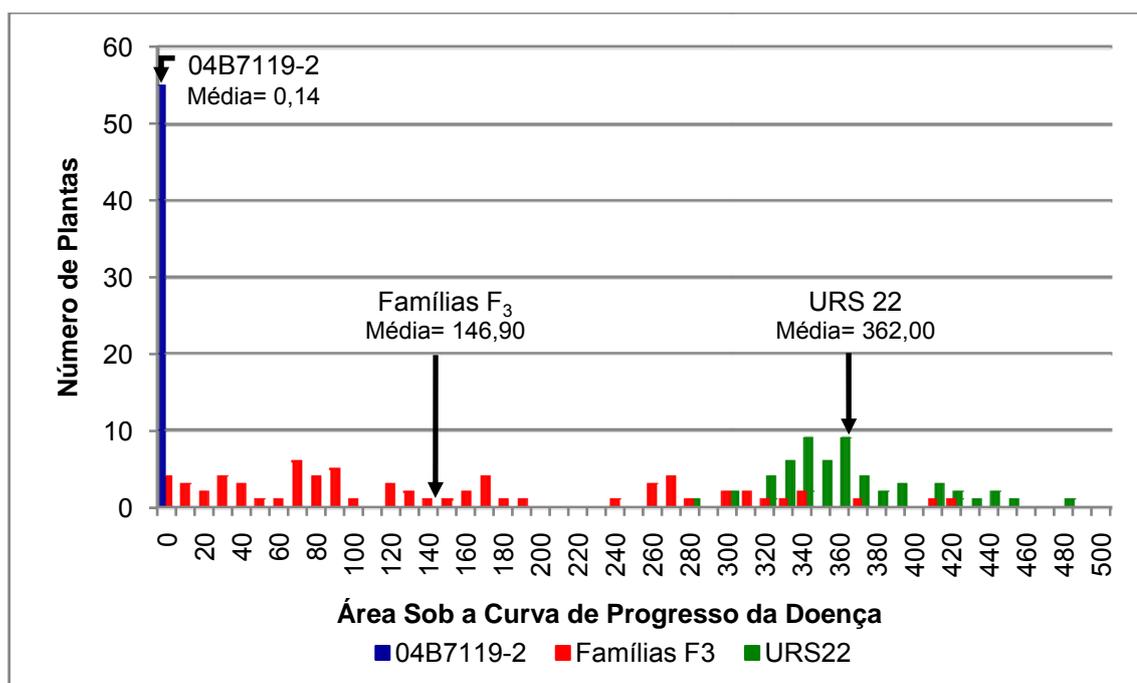


FIGURA 12. Distribuições de freqüências e valores médios da Área Sob a Curva de Progresso da Doença ferrugem da folha em aveia na geração F₃ da População 6. Eldorado do Sul, 2008.

Porém somente duas famílias F₃, do total de 69, mostraram média dentro da variação do genitor resistente em 2008. A maior proporção de famílias F₃, 55 de 69 famílias, teve média classificada na classe intermediária de ASCPD de ferrugem da folha, embora somente 41 famílias F₃ tenham sido derivadas de plantas F₂ consideradas intermediárias. Enquanto que o número de famílias F₃ com média de ASCPD classificada como suscetível, 12 famílias, foi quase o mesmo que o número de plantas F₂ suscetíveis que deram origem a famílias avaliadas em 2008, 13 plantas F₂ (Figura 12).

A aparente diminuição das médias de ASCPD, de 2007 para 2008, tanto para o genitor suscetível da População 6, cultivar URS 22, quanto para as famílias F₃, em relação as plantas F₂ conduzidas em 2007 (Figuras 10 e 12), foi resultado da eliminação das últimas avaliações da severidade da ferrugem da folha nesta população, em 2008, para estimativa da ASCPD. A não utilização das últimas duas avaliações de severidade foi devido a poucas plantas terem permanecido

vivas até a penúltima e última datas de leitura de severidade da ferrugem da folha em 2008 (60 e 68 dias após a data da primeira leitura)). Esse fato gerou uma distorção na distribuição da ASCPD da ferrugem da folha, causando uma distribuição bimodal para o genitor suscetível, cultivar URS 22, e amplitude de variação muito maior que a esperada para esse genótipo. Essa distorção não pode ser resolvida com a normalização e correção da ASCPD da geração F_3 da População 6, tanto considerando a severidade até a última ou somente até a penúltima data de avaliação para normalização e correção da ASCPD.

4.3 Modelos de herança genética da resistência parcial à ferrugem da folha

O número de locos controlando o caráter resistência parcial à ferrugem da folha foi estimado para as diferentes populações segregantes utilizadas neste estudo. Para tanto analisaram-se as segregações da ASCPD da ferrugem da folha das diferentes populações F_2 , conduzidas em 2007, de acordo com as proporções apresentadas por cada classe fenotípica, ou seja, resistente, intermediária e suscetível. Os modelos de herança genética de maior aderência na geração F_2 foram testados quanto a sua adequação para prever a segregação das famílias $F_{2:3}$ das populações 1 e 6 avaliadas em 2008.

4.3.1 Estimativa do número de locos controlando a resistência parcial em populações segregantes F_2

A partir da segregação apresentada pela geração F_2 de cada população, estimou-se o número de locos controlando o caráter resistência parcial, representado através da ASCPD da ferrugem da folha (Tabelas 4 a 9). Todos os modelos de segregação testados, e que mostraram algum ajuste às segregações

observadas, foram de ação gênica aditiva. Em todas as populações foram estimados modelos de segregação com a presença somente de locos principais e com a presença de locos principais e locos modificadores. Por locos modificadores entende-se aqueles locos cujos alelos apresentam algum efeito somente quando na presença de alelos dos locos principais. Observa-se, nesse caso, que locos principais e modificadores não representam necessariamente locos de grande e pequeno efeito sobre o fenótipo, respectivamente.

Muitos modelos ajustaram-se à segregação da geração F_2 de cada população. Porém, em todas as populações, a maioria dos modelos de maior aderência foram aqueles que consideraram a presença de pelo menos um loco modificador, além dos locos principais (Tabelas 4 a 9). Na média de todas as populações e de todos os modelos de segregação, com aderência mínima de 0,17 e máxima de 0,998, o número médio de locos totais controlando a resistência parcial à ferrugem da folha foi igual a 7,0, o número médio de locos principais foi de 5,5 e o número médio de locos modificadores foi igual a 1,4 (Tabela 10). Considerando-se todas as populações avaliadas, o número total de locos controlando o caráter ASCPD da ferrugem da folha variou de 3 a 9, sendo que o número de locos principais variou entre 2 e 9 e o de locos modificadores variou de 0 a 4 (Tabelas 3 a 9).

Para a geração F_2 da População 1, 19 modelos tiveram aderência entre 0,18 e 0,99 (Tabela 4). O número de locos controlando a resistência parcial variou de 3 a 9, sendo que o número de locos principais variou entre 2 e 9 e o de locos modificadores variou entre 0 e 4 (Tabelas 4 e 10). Considerando todos estes modelos, o número médio total de locos foi de 6,9, sendo 5,6 locos principais e 1,3 modificadores. Considerando apenas os modelos com aderência maior que 0,80 (modelos 1 a 7), verifica-se que a estimativa do número total de locos que

governam o caráter varia entre 6 e 9, com média de 7,3, onde o número de locos principais foi entre 5 e 7, e o de locos modificadores entre 0 e 3 (Tabelas 4 e 10)

Todos os modelos da População 1 que prevêem a ocorrência conjunta de locos principais e modificadores, com exceção do modelo 14 (dois locos principais e dois modificadores), consideraram que os locos modificadores somente tiveram efeito em alterar os indivíduos da classe intermediária para a resistente, não tendo efeito para passar um indivíduo da classe suscetível para a intermediária (Tabela 4).

Os modelos número 7, 10, 13, 14, 15, 16 e 18, não consideraram a possibilidade de alguns genótipos F_2 resistentes gerarem indivíduos F_3 suscetíveis. Este fenômeno de fato ocorreu para algumas famílias F_3 originadas de plantas F_2 resistentes (Tabelas 11 e 12).

Na análise da segregação da geração F_2 da População 2 foi possível estimar 21 modelos de segregação gênica com probabilidades de aderência variando entre 0,34 e 1,00 (Tabela 5). Nestes modelos, a estimativa média do número total de locos governando a resistência parcial foi de 7,1 locos, variando entre 4 e 9 locos. Os locos principais apresentaram média de 5,6, variando de 2 a 9, enquanto os locos modificadores tiveram média de 1,5, variando entre 0 e 4 (Tabela 10). Destes, dez modelos obtiveram probabilidades maiores ou igual a 0,80, com número total de locos no controle da resistência parcial à ferrugem da folha variando de seis a nove e média de 8,3 (Tabelas 5 e 10). A média de locos principais para estes dez modelos foi de 6,2, enquanto que a média de locos modificadores foi de 2,1 (Tabela 10). Entre os demais modelos estipulados para a População 2, sete apresentaram probabilidades entre 0,50 e 0,79, enquanto que apenas quatro modelos propostos para a População 2 mostraram probabilidades menores que 0,50 (Tabela 5).

TABELA 4. Modelos de segregação genética para a geração F₂ da População 1. Eldorado do Sul, 2007.

Nome modelo	Nº Total de Locos	Nº Locos Principais	Nº Locos Modificadores	Limites de Classe										χ^2	P
				Resistente				Intermediária				Suscetível			
				Superior		Inferior		Superior		Inferior		Superior			
				Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.	Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.	Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.	Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.	Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.		
1	6	5	1	10	2	7	2	7	1	5	0	4	2	0,010	0,99
2	7	5	2	10	4	7	3	7	2	5	0	4	4	0,076	0,96
3	9	6	3	12	6	8	5	8	4	6	0	5	6	0,126	0,94
4	8	6	2	12	4	8	4	8	3	6	0	5	4	0,146	0,93
5	8	5	3	10	6	7	4	7	3	5	0	4	6	0,188	0,91
6	7	7	0	14	0	10	0	9	0	7	0	6	0	0,407	0,82
7	6	6	0	12	0	9	0	8	0	6	0	5	0	0,442	0,80
8	9	5	4	10	8	7	6	7	5	5	0	4	8	0,506	0,78
9	9	8	1	16	2	11	1	11	0	8	0	7	2	0,609	0,74
10	4	3	1	6	2	5	1	5	0	3	0	2	2	0,705	0,70
11	9	7	2	14	4	9	4	9	3	7	0	6	4	0,745	0,69
12	7	6	1	12	2	8	2	8	1	6	0	5	2	0,838	0,66
13	3	3	0	6	0	5	0	4	0	3	0	2	0	1,277	0,53
14	4	2	2	4	4	3	4	3	3	2	1	2	0	1,428	0,49
15	5	4	1	8	2	6	1	6	0	4	0	3	2	1,546	0,46
16	8	8	0	16	0	11	0	10	0	8	0	7	0	1,601	0,45
17	8	7	1	14	2	9	2	9	1	7	0	6	2	2,825	0,24
18	5	5	0	10	0	7	0	6	0	4	0	3	0	3,138	0,21
19	9	9	0	18	0	12	0	11	0	9	0	8	0	3,436	0,18

TABELA 5. Modelos de segregação genética para a geração F₂ da População 2. Eldorado do Sul, 2007.

Nome modelo	Nº Total de Locos	Nº Locos Principais	Nº Locos Modificadores	Limites de Classe										χ^2	P
				Resistente				Intermediária				Suscetível			
				Superior		Inferior		Superior		Inferior		Superior			
				Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.	Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.	Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.	Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.	Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.		
1	8	7	1	14	2	10	2	10	1	7	0	6	2	0,001	1,00
2	9	7	2	14	4	10	3	10	2	7	0	6	4	0,048	0,98
3	9	5	4	10	8	8	3	8	2	5	2	5	1	0,101	0,95
4	9	9	0	18	0	13	0	12	0	9	0	8	0	0,213	0,90
5	8	5	3	10	6	8	2	8	1	5	2	5	1	0,219	0,90
6	8	8	0	16	0	12	0	11	0	8	0	7	0	0,196	0,90
7	9	5	4	10	8	8	3	8	2	5	1	5	0	0,237	0,89
8	6	5	1	10	2	8	1	8	0	5	0	4	2	0,252	0,88
9	8	5	3	10	6	8	2	8	1	5	0	4	6	0,298	0,86
10	9	6	3	12	6	9	4	9	3	6	0	5	6	0,299	0,86
11	8	6	2	12	4	9	2	9	1	6	0	5	4	0,475	0,79
12	9	8	1	16	2	11	2	11	1	8	0	7	2	0,501	0,78
13	5	5	0	10	0	7	0	6	0	4	0	3	0	0,508	0,78
14	4	3	1	6	2	5	2	5	1	3	1	3	0	0,617	0,73
15	7	6	1	12	2	9	1	9	0	6	0	5	2	0,736	0,69
16	4	2	2	4	4	4	2	4	1	2	2	2	1	0,919	0,63
17	7	5	2	10	4	7	4	7	3	5	0	4	4	1,042	0,59
18	4	4	0	8	0	7	0	6	0	4	0	3	0	1,413	0,49
19	5	4	1	8	2	6	2	6	1	4	0	3	2	1,474	0,48
20	7	7	0	14	0	11	0	10	0	7	0	6	0	1,628	0,44
21	6	6	0	12	0	9	0	8	0	6	0	5	0	2,186	0,34

Para 15 modelos de segregação gênica da População 2 em que foi prevista a ocorrência concomitante de locos principais e modificadores, foi considerado que a ação dos modificadores seria eficiente para mudar um indivíduo da classe intermediária para a resistente. Porém, em somente 5 modelos (número 3, 5, 7, 14 e 16) a ação dos locos modificadores foi considerada eficiente para alterar um indivíduo da classe suscetível para a classe intermediária (Tabela 5).

Somente os modelos 1, 2, 4, 12 e 17 consideraram a possibilidade da ocorrência de indivíduos F_3 suscetíveis descendentes de plantas F_2 resistentes (Tabela 5).

Entre os modelos propostos para explicar a segregação da geração F_2 da População 3, 16 apresentaram probabilidades de aderência entre 0,21 e 1,00 (Tabela 6). Na média destes modelos, a estimativa do número de locos totais foi igual a 7,0, enquanto o número médio de locos principais foi de 5,5 e o de locos modificadores foi de 1,5 (Tabela 10). Considerando-se todos os modelos, o número total de locos controlando a resistência parcial na População 3 variou de 4 a 9, sendo que o número de locos principais estimou-se entre 3 e 8 e o de locos modificadores entre 0 e 4 (Tabelas 6 e 10).

Na geração F_2 da População 3, foram encontrados dez modelos de segregação gênica com probabilidades de aderência maiores ou iguais a 0,80. O número total de locos para a resistência parcial à ferrugem da folha nestes modelos também variou entre quatro e nove, com média de 7,2 (Tabelas 6 e 10). O número de locos principais nestes modelos variou de três a sete, com média de 5,3 (Tabela 10), enquanto o número de locos modificadores apresentou variação entre zero a quatro, com média de 1,9 (Tabela 10). Somente em um destes modelos não houve a consideração da existência de locos modificadores, o modelo número 7, de cinco locos principais (Tabela 6).

TABELA 6. Modelos de segregação genética para a geração F₂ da População 3. Eldorado do Sul, 2007.

Nome modelo	Nº Total de Locos	Nº Locos Principais	Nº Locos Modificadores	Limites de Classe										χ^2	P
				Resistente				Intermediária				Suscetível			
				Superior		Inferior		Superior		Inferior		Superior			
				Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.	Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.	Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.	Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.	Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.		
1	9	5	4	10	8	7	3	7	2	4	2	4	1	0,002	1,00
2	9	6	3	12	6	8	3	8	2	4	5	4	4	0,019	0,99
3	8	5	3	10	6	7	2	7	1	4	1	4	0	0,027	0,99
4	8	6	2	12	4	8	2	8	1	4	4	4	3	0,06	0,97
5	7	5	2	10	4	7	1	7	0	4	1	4	0	0,156	0,93
6	4	3	1	6	2	4	2	4	1	2	1	2	0	0,276	0,87
7	5	5	0	10	0	7	0	6	0	4	0	3	0	0,324	0,85
8	7	6	1	12	2	8	1	8	0	4	2	4	1	0,333	0,85
9	9	7	2	14	4	9	2	9	1	5	3	5	2	0,382	0,83
10	6	5	1	10	2	7	1	7	0	4	0	3	2	0,384	0,83
11	8	6	2	12	4	8	2	8	1	4	3	4	2	0,726	0,70
12	9	8	1	16	2	10	2	10	1	6	2	6	1	0,806	0,67
13	8	7	1	14	2	9	1	9	0	5	2	5	1	0,825	0,66
14	4	4	0	8	0	6	0	5	0	3	0	2	0	2,117	0,35
15	6	6	0	12	0	8	0	7	0	5	0	4	0	2,242	0,33
16	5	4	1	8	2	5	2	5	1	3	1	3	0	3,113	0,21

Quando considerou-se a probabilidade de aderência a partir de 0,50, para a segregação da F_2 da População 3, mais três modelos passaram a ser considerados, todos prevendo a ocorrência de locos modificadores em ação conjunta aos locos principais (Tabelas 6 e 10). Neste grupo de modelos, a média do número total de locos aumentou para 7,5. E quando modelos com aderência acima de 0,21 foram considerados, a média do número total de locos passou para 7,0, independente da probabilidade de aderência considerada (Tabela 10).

Somente para o modelo número 10 da População 3, com cinco locos principais e um modificador, não foi considerada a ação dos modificadores como eficiente para alteração de indivíduos da classe suscetível para a intermediária. Em todos os modelos onde foram previstos a existência de alelos modificadores, estes foram eficientes para alterar indivíduos da classe intermediária para a resistente (Tabela 6).

Os modelos número 6, 7, 10 e 14 não previram a ocorrência de progênie suscetível a partir de indivíduos F_2 resistentes (Tabela 6).

Na População 4, foram 17 os modelos de segregação gênica ajustados à segregação da geração F_2 , com probabilidades de aderência ao teste de qui-quadrado variando entre 0,23 e 1,00 (Tabelas 7 e 10). Na média destes 17 modelos, o número médio de locos totais controlando a resistência parcial foi estimado como 6,6, o número médio de locos principais igual a 5,2 e o de locos modificadores igual a 1,4 (Tabela 10). Considerando valores de probabilidade a partir de 0,80, oito modelos se adequaram à segregação da geração F_2 nesta população. O número total de locos responsáveis pela resistência parcial nestes modelos variou entre cinco e nove, com média de 7,8 e desvio padrão de 1,3 (Tabela 10). O número de locos principais variou entre cinco e sete locos, com média de 5,6 e desvio padrão de 0,7, enquanto que o número de locos

modificadores variou de zero a quatro, com média de 2,1 e desvio padrão de 1,2 (Tabela 10). Apenas um destes modelos não contemplou a possibilidade da ocorrência de locos modificadores, considerando somente a existência de cinco locos principais (Tabela 7).

Na geração F_2 da População 4, somente os modelos com cinco locos principais, e com número de locos modificadores variando de um a quatro (modelos 1, 2, 4 e 12), e o modelo com dois locos principais e um loco modificador (modelo 17) não consideraram que os locos modificadores tiveram efeito para alterar indivíduos da classe suscetível para a intermediária. Em todos os demais modelos onde a existência de modificadores foi considerada, a ação destes foi eficaz para alterar indivíduos da classe intermediária para resistente, com exceção do modelo 11 (Tabela 7).

A possibilidade de geração de progênie suscetível a partir de indivíduos F_2 resistentes somente foi contemplada pelos modelos com sete locos principais e com um ou dois modificadores (modelos 7 e 9), além do modelo com oito locos principais e um modificador (modelo 10) (Tabela 7).

TABELA 7. Modelos de segregação genética para a geração F₂ da População 4. Eldorado do Sul, 2007.

Nome modelo	Nº Total de Locos	Nº Locos Principais	Nº Locos Modificadores	Limites de Classe										χ^2	P
				Resistente				Intermediária				Suscetível			
				Superior		Inferior		Superior		Inferior		Superior			
				Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.	Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.	Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.	Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.	Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.		
1	9	5	4	10	8	7	2	7	1	3	0	2	8	0,002	1,00
2	8	5	3	10	6	7	1	7	0	3	0	2	6	0,003	1,00
3	5	5	0	10	0	7	0	6	0	4	0	3	0	0,013	0,99
4	7	5	2	10	4	7	1	7	0	3	0	2	4	0,021	0,99
5	7	6	1	12	2	8	1	8	0	3	2	3	1	0,106	0,95
6	9	6	3	12	6	8	2	8	1	3	4	3	3	0,164	0,92
7	9	7	2	14	4	9	2	9	1	4	2	4	1	0,169	0,92
8	8	6	2	12	4	8	2	8	1	3	3	3	2	0,204	0,90
9	8	7	1	14	2	9	1	9	0	4	1	4	0	0,547	0,76
10	9	8	1	16	2	10	1	10	0	5	1	5	0	0,850	0,65
11	5	4	1	8	2	6	0	5	2	2	1	2	0	0,904	0,64
12	6	5	1	10	2	7	1	7	0	3	0	2	2	0,929	0,63
13	4	3	1	6	2	4	2	4	1	1	1	1	0	1,029	0,60
14	5	4	1	8	2	5	2	5	1	2	1	2	0	1,299	0,52
15	6	6	0	12	0	8	0	7	0	4	0	3	0	1,782	0,41
16	4	4	0	8	0	6	0	5	0	3	0	2	0	2,763	0,25
17	3	2	1	4	2	3	2	3	1	1	0	0	2	2,971	0,23

Para a geração F_2 da População 5, um total de 16 modelos apresentou adequação à segregação gênica com probabilidades variando entre 0,23 e 1,00 (Tabelas 8 e 10). Na média geral dos modelos estimados para a População 5, o número médio de locos controlando o caráter resistência parcial foi de 7,1, dos quais 5,5 correspondem aos locos de efeito principal e 1,6 aos locos de efeito modificador. Dos 16 modelos de segregação gênica, oito modelos com probabilidade acima de 0,80 tiveram variação do número total de locos controlando a resistência parcial entre sete e nove, com média de 8,3 e desvio padrão de 0,7 sendo que o número de locos principais variou de cinco a oito, com média igual 6,3, e os locos modificadores variaram de zero a quatro, com média igual a dois (Tabela 10). O modelo com maior probabilidade de aderência, igual a 1,00, foi o único destes oito a não considerar a existência de locos modificadores, apenas a ocorrência de oito locos principais (Tabela 8).

Os modelos com seis locos principais e mais um ou dois modificadores (modelos 5 e 12), além do modelo com sete locos principais e um modificador (modelo 14), foram os únicos a considerar que os alelos modificadores não teriam efeito para alterar indivíduos da classe suscetível para intermediária (Tabela 8). Apenas o modelo de menor aderência, com três locos principais e um modificador (modelo 16) não considerou o efeito de alelos modificador como capazes de mudar indivíduos da classe intermediária para resistente (Tabela 8).

Os modelos 9, 10, 11, 13, 15 e 16, não contemplaram a hipótese de progênie suscetível derivada de plantas F_2 resistentes (Tabela 8).

TABELA 8. Modelos de segregação genética para a geração F₂ da População 5. Eldorado do Sul, 2007.

Nome modelo	Nº Total de Locos	Nº Locos Principais	Nº Locos Modificadores	Limites de Classe										χ^2	P
				Resistente				Intermediária				Suscetível			
				Superior		Inferior		Superior		Inferior		Superior			
				Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.	Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.	Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.	Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.	Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.		
1	8	8	0	16	0	11	0	10	0	7	0	6	0	0,006	1,00
2	9	6	3	12	6	8	4	8	3	5	2	5	1	0,180	0,91
3	9	7	2	14	4	9	4	9	3	6	1	6	0	0,190	0,91
4	7	6	1	12	2	8	2	8	1	5	1	5	0	0,220	0,90
5	8	7	1	14	2	9	2	9	1	6	0	5	2	0,394	0,82
6	8	6	2	12	4	8	3	8	2	5	1	5	0	0,410	0,81
7	8	5	3	10	6	7	4	7	3	4	3	4	2	0,410	0,81
8	9	5	4	10	8	7	5	7	4	4	4	4	3	0,435	0,80
9	7	5	2	10	4	7	3	7	2	4	2	4	1	0,494	0,78
10	5	4	1	8	2	6	1	6	0	3	1	3	0	0,800	0,67
11	7	7	0	14	0	10	0	9	0	6	0	5	0	0,903	0,64
12	8	6	2	12	4	8	3	8	2	5	0	4	4	1,080	0,58
13	6	5	1	10	2	7	2	7	1	4	1	4	0	1,161	0,56
14	7	6	1	12	2	8	2	8	1	5	0	4	2	1,189	0,55
15	3	2	1	4	2	3	2	3	1	1	2	1	1	1,211	0,55
16	4	3	1	6	2	5	0	4	2	2	2	2	1	2,916	0,23

Para a População 6, 18 modelos adequaram-se à segregação da geração F_2 com probabilidades de aderência variando entre 0,17 e 0,99 (Tabelas 9 e 10). Considerando-se todos esses modelos, a média do número total de locos controlando a resistência parcial na População 6 foi igual a 7,0, variando entre 3 e 9 locos; dos quais 5,7 são, na média, locos de efeito principal e 1,3 de efeito modificador (Tabela 10).

Oito modelos se adequaram às segregações da F_2 da População 6 com probabilidades maiores ou iguais a 0,80, onde a variação do número total de locos ficou entre quatro e nove, com média de 7,6 e desvio padrão de 1,6 (Tabela 10). Na Tabela 10 verifica-se que o número de locos principais nestes modelos variou de três a sete, com média de 5,4 e desvio padrão de 1,1. Os locos modificadores tiveram variação de um a quatro, com média de 2,3 e desvio padrão de um (Tabela 10).

Para a População 6, os modelos com quatro locos principais e um modificador (modelo 10) e cinco locos principais com um ou dois modificadores (modelos 7 e 9) consideraram como não efetiva a ação dos alelos modificadores para a mudança de classe de indivíduos suscetíveis para intermediários. O modelo com três locos principais e um modificador (modelo 3) considerou que os alelos modificadores não foram efetivos para alterar indivíduos da classe intermediária para a classe resistente (Tabela 9).

Os modelos número 4, 6, 8, 11, 12, 17 e 18 contemplaram a hipótese de progênie suscetível a partir de plantas F_2 resistentes, o que de fato ocorreu em algumas famílias F_3 desta população (Tabelas 13 e 14).

TABELA 9. Modelos de segregação genética para a geração F₂ da População 6. Eldorado do Sul, 2007.

Nome modelo	Nº Total de Locos	Nº Locos Principais	Nº Locos Modificadores	Limites de Classe										χ^2	P
				Resistente				Intermediária				Suscetível			
				Superior		Inferior		Superior		Inferior		Superior			
				Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.	Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.	Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.	Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.	Nº Alelos princ.	Nº Alelos modif.		
1	7	6	1	12	2	8	2	8	1	4	2	4	1	0,011	0,99
2	9	5	4	10	8	7	5	7	4	3	7	3	6	0,050	0,98
3	4	3	1	6	2	5	0	4	2	2	1	2	0	0,082	0,96
4	9	7	2	14	4	9	4	9	3	5	3	5	2	0,089	0,96
5	8	5	3	10	6	7	4	7	3	3	6	3	5	0,109	0,95
6	8	6	2	12	4	8	3	8	2	4	3	4	2	0,208	0,90
7	7	5	2	10	4	7	3	7	2	4	0	3	4	0,249	0,88
8	9	6	3	12	6	8	4	8	3	4	4	4	3	0,408	0,82
9	6	5	1	10	2	7	2	7	1	4	0	3	2	0,703	0,70
10	5	4	1	8	2	6	1	6	0	3	0	2	2	0,825	0,66
11	8	7	1	14	2	9	2	9	1	5	2	5	1	0,833	0,66
12	9	8	1	16	2	11	1	11	0	6	2	6	1	1,125	0,57
13	7	7	0	14	0	10	0	9	0	6	0	5	0	2,031	0,36
14	6	6	0	12	0	9	0	8	0	5	0	4	0	2,464	0,29
15	4	4	0	8	0	6	0	5	0	3	0	2	0	2,516	0,28
16	3	2	1	4	2	3	2	3	1	1	1	1	0	2,872	0,24
17	8	8	0	16	0	11	0	10	0	7	0	6	0	3,458	0,18
18	9	9	0	18	0	12	0	11	0	7	0	6	0	3,540	0,17

TABELA 10. Média, desvio padrão (D.P.), máximo (Máx.) e mínimo (Mín.) do número total de locos, número de locos principais e número de locos modificadores estimados para cada população F₂, de acordo com os diferentes níveis de aderência dos modelos de segregação testados. Eldorado do Sul, 2007.

População	Probab. χ^2	Nº modelos testados	Nº Total de Locos				Nº Locos Principais				Nº Locos Modificadores			
			Média	D.P.	Máx.	Mín.	Média	D.P.	Máx.	Mín.	Média	D.P.	Máx.	Mín.
1	$\geq 0,80$	7	7,3	1,0	9	6	5,7	0,7	7	5	1,6	1,2	3	0
	$\geq 0,50$	13	7,1	1,9	9	3	5,5	1,4	8	3	1,5	1,2	4	0
	$\geq 0,18$	19	6,9	1,9	9	3	5,6	1,8	9	2	1,3	1,2	4	0
2	$\geq 0,80$	10	8,3	0,9	9	6	6,2	1,4	9	5	2,1	1,4	4	0
	$\geq 0,50$	17	7,5	1,7	9	4	5,8	1,7	9	2	1,8	1,3	4	0
	$\geq 0,34$	21	7,1	1,8	9	4	5,6	1,6	9	2	1,5	1,3	4	0
3	$\geq 0,80$	10	7,2	1,7	9	4	5,3	1,0	7	3	1,9	1,1	4	0
	$\geq 0,50$	13	7,5	1,5	9	4	5,7	1,2	8	3	1,8	1,0	4	0
	$\geq 0,21$	16	7,0	1,7	9	4	5,5	1,2	8	3	1,5	1,1	4	0
4	$\geq 0,80$	8	7,8	1,3	9	5	5,6	0,7	7	5	2,1	1,2	4	0
	$\geq 0,50$	14	7,1	1,7	9	4	5,4	1,3	8	3	1,6	1,0	4	0
	$\geq 0,23$	17	6,6	1,9	9	3	5,2	1,5	8	2	1,4	1,1	4	0
5	$\geq 0,80$	8	8,3	0,7	9	7	6,3	1,0	8	5	2,0	1,2	4	0
	$\geq 0,50$	15	7,3	1,6	9	5	5,7	1,4	8	2	1,6	1,1	4	0
	$\geq 0,23$	16	7,1	1,7	9	3	5,5	1,5	8	2	1,6	1,1	4	0
6	$\geq 0,80$	8	7,6	1,6	9	4	5,4	1,1	7	3	2,3	1,0	4	1
	$\geq 0,50$	12	7,4	1,6	9	4	5,6	1,3	8	3	1,8	1,0	4	1
	$\geq 0,17$	18	7,0	1,9	9	3	5,7	1,8	9	2	1,3	1,1	4	0
Média geral	$\geq 0,80$	8,5	7,7	1,2	9	5,3	5,7	1,0	7,5	4,3	2,0	1,2	3,8	0,2
	$\geq 0,50$	14,0	7,3	1,7	9	4,0	5,6	1,4	8,2	2,7	1,7	1,1	4,0	0,2
	$\geq 0,17$	17,3	6,9	1,8	9	3,3	5,5	1,6	8,5	2,2	1,4	1,1	4,0	0,0

4.3.2 Estimativa do número de locos controlando a resistência parcial em populações segregantes F_3

Os modelos gerados para as gerações F_2 das populações 1 e 6 foram avaliados quanto a adequação para as segregações observadas nas famílias $F_{2:3}$ em 2008, a partir das segregações esperadas para indivíduos F_2 , de cada classe fenotípica. Em outras palavras, comparou-se, através de testes de aderência, as segregações de cada família $F_{2:3}$ com as segregações teóricas esperadas para plantas F_2 da classe que deu origem àquela família F_3 .

Nenhum modelo adequou-se satisfatoriamente à segregação esperada com a observada para a População 1 concomitantemente nas gerações F_2 e F_3 . O modelo que melhor adequou-se a esta população, considerando o conjunto de dados das gerações F_2 e F_3 , foi o modelo 2, com sete locos no total, sendo cinco principais e dois modificadores, com probabilidade de aderência do teste de qui-quadrado na geração F_2 igual a 0,96 (Tabela 4). Este modelo apresentou 27 famílias F_3 com a segregação ajustada ao nível de 5% de probabilidade, de um total de 67 famílias avaliadas para a População 1 em 2008 (Tabela 11), o que corresponde a 40,3% de famílias ajustadas ao modelo de segregação esperado.

O fato de que muitas das famílias da População 1, avaliadas em 2008, originadas de plantas F_2 resistentes apresentaram um elevado número de indivíduos suscetíveis na geração F_3 suscitou a possibilidade da superação de pelo menos um loco de resistência parcial pelo patógeno causador da ferrugem da folha. Com a avaliação da segregação do modelo acima mencionado, considerando a hipótese da superação de resistência de um loco principal, o número de famílias com segregação ajustada passou para 28, não havendo, portanto, diferença prática entre considerar ou não a superação de resistência em um loco para o modelo de cinco locos principais e dois modificadores (Tabela 12).

Outros modelos de segregação para a geração F_3 da População 1 não são apresentados, uma vez que não foram encontrados modelos com melhor ajuste à segregação dessa geração e população.

Na Tabela 11 está apresentada a análise da segregação das famílias F_3 para a População 1 no ano de 2008, considerando o modelo de cinco locos principais e dois modificadores sem superação da resistência em nenhum loco. As famílias estão agrupadas de acordo com os possíveis genótipos do pai F_2 . Entre as famílias com segregação adequada ao modelo de segregação esperado, a probabilidade de aderência pelo teste de qui-quadrado variou entre 0,06 a 1,00 (Tabela 11).

Para as famílias F_3 cuja toda progênie pertenceu a somente uma classe fenotípica (resistente, intermediária ou suscetível), não há graus de liberdade (GL) para cálculo do teste de qui-quadrado. Desta forma, considerou-se como 1 o número de graus de liberdade para essas famílias (Tabela 11).

Em oito famílias derivadas de pais F_2 resistentes, o número de indivíduos suscetíveis foi elevado, não adequando-se a segregação esperada pelo modelo. Sendo que, apenas seis famílias oriundas de pais F_2 resistentes adequaram-se a algum modelo de segregação (Tabela 11). A família 9-7 apresentou uma elevada quantidade de plantas suscetíveis, sem nenhum indivíduo resistente, o que não era esperado para a segregação de nenhum genótipo F_2 resistente considerado no modelo (Tabela 11).

Dez famílias provenientes de pais F_2 da classe intermediária, adequaram-se ao modelo proposto com probabilidades maiores ou iguais a 0,05, de um total de 33 famílias oriundas de plantas F_2 com resistência intermediária avaliadas em 2008 (Tabela 11). A família 8-9 apresentou em sua maioria, progênie resistente, com apenas um indivíduo classificado como suscetível e nenhum como

intermediário (Tabela 11). Esta segregação não era prevista para nenhum genótipo F_2 à classe intermediária.

Na População 1, de 20 famílias F_3 originadas de pais F_2 suscetíveis, 11 apresentaram segregação adequada pelo modelo estipulado. As demais famílias provenientes de pais F_2 suscetíveis tiveram um número elevado de indivíduos pertencentes às classes resistentes e/ou intermediárias, não adequando-se à segregação esperada pelo modelo (Tabela 11). A família 9-4 apresentou uma planta que morreu aos 46 dias de avaliação, provavelmente devido à extrema sensibilidade à ferrugem da folha, fazendo com que ela obtivesse uma ASCPD muito baixa, não sendo possível de ajustar nem mesmo com a normalização e correção do cálculo. Isto provocou a classificação desta planta como resistente e, como consequência, a inadequação desta família à segregação esperada pelo modelo, que não previa a ocorrência de progênie de plantas F_2 suscetíveis pertencente somente às classes resistente e suscetível, sem nenhum indivíduo na classe intermediária (Tabela 11). O mesmo fato ocorreu para a família 21-4, onde uma planta morreu aos 55 dias de avaliação e foi classificada como resistente devido ao seu baixo valor de ASCPD, cuja normalização e correção não foi eficiente. Igualmente para esta família, todas as outras plantas foram classificadas como suscetíveis e nenhuma como intermediária, resultando na inadequação desta à segregação de plantas F_2 suscetíveis esperada pelo modelo (Tabela 11).

TABELA 11. Análise da segregação da resistência parcial à ferrugem da folha na geração F₃ da População 1, para o modelo com 5 locos principais e 2 modificadores, sem superação da resistência parcial. Eldorado do Sul, 2008.

Família F ₃	Fenótipo F ₂	Exemplos de possíveis genótipos F ₂	Nº plantas observado			Nº plantas esperado			χ^2	GL	P
			Resist.	Interm.	Susc.	Resist.	Interm.	Susc.			
17-6	R	AaBBCCDDEEFFGG [#]	28	0	0	28,0	0,0	0,0	0,000	1 ^s	1,00
18-7	R	AaBbCCDDEEFFGG	26	2	0	26,3	1,8	0,0	0,038	1	0,85
23-8	R		25	2	0	25,3	1,7	0,0	0,062	1	0,80
18-6	R	AaBbCCDDEEFFGG	17	2	0	16,6	2,4	0,0	0,0677	1	0,79
21-9	R	AaBBCCDDeeFFGG	15	4	0	14,3	4,8	0,0	0,158	1	0,69
5-1	R	AaBbCCDDEEFFgg	16	12	0	19,3	8,8	0,0	1,756	1	0,19
4-9	R	AaBbCcDDEEFFGG	20	4	3	17,7	8,9	0,4	18,714	2	0,00
5-2	R		19	4	2	16,4	8,2	0,4	9,194	2	0,01
6-4	R		13	2	3	11,8	5,9	0,3	28,984	2	0,00
15-2	R		20	5	3	18,4	9,2	0,4	17,061	2	0,00
17-1	R		8	6	2	10,5	5,3	0,3	12,952	2	0,00
19-9	R		10	3	10	15,1	7,5	0,4	263,079	2	0,00
15-8	R	AaBbCCDDeeFFGG	7	9	11	6,8	18,6	1,7	56,327	2	0,00
7-6	I	AaBBCCDDeeFfGg	25	2	0	11,0	16,0	0,0	30,230	1	0,00
16-5	I		21	5	0	10,6	15,4	0,0	17,371	1	0,00
23-7	I		18	3	0	8,5	12,5	0,0	17,700	1	0,00
24-3	I		28	1	0	11,8	17,2	0,0	37,604	1	0,00
3-9	I	AaBbCcDdEEFFGG	11	6	6	8,4	11,3	3,3	5,491	2	0,06
4-8	I		8	8	10	9,4	12,8	3,8	12,388	2	0,00
5-4	I		20	5	4	10,5	14,3	4,2	14,537	2	0,00
6-2	I		13	9	2	8,7	11,8	3,5	3,394	2	0,18
6-3	I		9	14	1	8,7	11,8	3,5	2,171	2	0,34
17-4	I		19	3	4	9,4	12,8	3,8	17,181	2	0,00
19-7	I		13	5	4	8,0	10,8	3,2	6,486	2	0,04

continuação TABELA 11. Análise da segregação da resistência parcial à ferrugem da folha na geração F₃ da População 1, para o modelo com 5 locos principais e 2 modificadores, sem superação da resistência parcial. Eldorado do Sul, 2008.

Família F ₃	Fenótipo F ₂	Exemplos de possíveis genótipos F ₂	Nº plantas observado			Nº plantas esperado			χ^2	GL	P
			Resist.	Interm.	Susc.	Resist.	Interm.	Susc.			
19-8	I		18	5	2	9,1	12,3	3,6	13,814	2	0,00
20-6	I		20	6	3	10,5	14,3	4,2	13,638	2	0,00
21-1	I		10	12	3	9,1	12,3	3,6	0,204	2	0,90
21-8	I		9	10	6	9,1	12,3	3,6	2,009	2	0,37
10-8	I	AaBbCCDDeeFFGG	8	18	1	8,4	16,9	1,7	0,378	2	0,83
23-1	I	AaBbCcDdEeFFGG	7	8	9	4,1	10,8	9,0	2,743	2	0,25
7-9	I	AaBbCcDDeeFFGG	5	3	9	1,9	9,3	5,8	11,274	2	0,00
4-4	I	AaBbCcDdEeFFgg	1	10	16	1,5	15,3	10,2	5,347	2	0,07
5-8	I		1	6	16	1,3	13,1	8,7	10,076	2	0,01
7-1	I		1	7	16	1,3	13,6	9,0	8,651	2	0,01
10-5	I		1	4	21	1,3	13,1	8,7	23,885	2	0,00
11-10	I		1	10	18	1,6	16,5	10,9	7,336	2	0,03
15-4	I		1	7	20	1,5	15,9	10,6	13,630	2	0,00
15-5	I		3	2	13	1,0	10,2	6,8	16,441	2	0,00
18-4	I		1	15	13	1,6	16,5	10,9	0,741	2	0,69
22-6	I		2	9	18	1,6	16,5	10,9	8,075	2	0,02
9-1	I	AaBBCCddeeFfGg	0	23	5	0,0	21,0	7,0	0,762	1	0,38
16-2	I		0	7	17	0,0	18,0	6,0	26,889	1	0,00
18-2	I		0	8	13	0,0	15,8	5,3	15,254	1	0,00
22-5	I		0	5	20	0,0	18,8	6,3	40,333	1	0,00
24-5	I		0	1	20	0,0	15,8	5,3	55,254	1	0,00
3-1	S	AaBbCcDdeeFFGG	1	2	15	0,6	5,9	11,5	3,889	2	0,14
4-5	S		3	2	9	0,5	4,6	8,9	14,243	2	0,00

continuação TABELA 11. Análise da segregação da resistência parcial à ferrugem da folha na geração F₃ da População 1, para o modelo com 5 locos principais e 2 modificadores, sem superação da resistência parcial. Eldorado do Sul, 2008.

Família F ₃	Fenótipo F ₂	Exemplos de possíveis genótipos F ₂	Nº plantas observado			Nº plantas esperado			χ^2	GL	P
			Resist.	Interm.	Susc.	Resist.	Interm.	Susc.			
7-5	S		2	7	6	0,5	4,9	9,6	6,310	2	0,04
10-1	S		5	3	12	0,7	6,6	12,7	28,235	2	0,00
12-6	S		2	3	14	0,7	6,2	12,1	4,633	2	0,10
16-7	S		2	3	8	0,5	4,3	8,3	5,594	2	0,06
19-1	S		3	6	11	0,7	6,6	12,7	7,788	2	0,02
20-1	S		2	3	13	0,6	5,9	11,5	4,591	2	0,10
20-5	S		10	4	2	0,6	5,3	10,2	165,218	2	0,00
21-3	S		4	5	2	0,4	3,6	7,0	37,871	2	0,00
21-7	S		8	8	1	0,6	5,6	10,8	101,651	2	0,00
22-3	S		1	9	9	0,7	6,2	12,1	2,185	2	0,34
23-2	S		1	3	14	0,6	5,9	11,5	2,206	2	0,33
3-5	S	AaBbCCddeeFFGG	0	6	14	0,0	6,3	13,8	0,005	1	0,95
5-6	S		0	5	9	0,0	4,4	9,6	0,130	1	0,72
19-2	S	AaBbCcddeeFFgg	0	2	13	0,0	1,6	13,4	0,088	1	0,77
19-3	S		0	1	11	0,0	1,3	10,7	0,084	1	0,77
19-6	S		0	2	13	0,0	1,6	13,4	0,088	1	0,77
9-7	R	Segregação não esperada pelo modelo	0	1	22	-	-	-	-	-	0,00
8-9	I		18	0	1	-	-	-	-	-	0,00
9-4	S		1	0	9	-	-	-	-	-	0,00
21-4	S		1	0	13	-	-	-	-	-	0,00

[§] Grau de liberdade igual a zero. [#] Letras maiúsculas: alelos recebidos do genitor resistente; letras minúsculas: alelos recebidos do genitor suscetível; negrito: locos principais; não-negrito: locos modificadores.

Após a consideração da superação da resistência parcial de um loco principal, realizou-se novamente a análise de segregação para o modelo proposto para a População 1, que está apresentada na Tabela 12. Com esta consideração, cinco famílias provenientes de pais F_2 resistentes tiveram segregação adequada ao modelo com probabilidades superiores a 0,05, ou seja, a adequação foi reduzida em uma família para essa classe com a consideração da superação de um loco de resistência. Das famílias oriundas de pais F_2 com resistência intermediária, 12 apresentaram segregação com aderências adequadas ao modelo, representando um aumento de duas famílias F_3 intermediárias adequadas, em relação ao modelo anterior. Para as famílias originadas de plantas F_2 suscetíveis, 11 tiveram segregação dentro do esperado para o modelo, não alterando o número de famílias com aderência acima de 5%, anteriormente encontrado para essa classe fenotípica de famílias F_3 .

Uma família originada de pai F_2 resistente, cinco famílias de pais F_2 suscetíveis e nove famílias provenientes de pais F_2 intermediários não se ajustaram ao modelo, porque as suas segregações observadas em 2008 não eram esperadas por nenhum genótipo F_2 previsto pelo modelo de cinco locos principais e dois modificadores, dentro de cada classe (Tabela 12).

TABELA 12. Análise da segregação da resistência parcial à ferrugem da folha na geração F₃ da População 1, para o modelo de 5 locos principais e 2 modificadores, considerando a superação de um loco principal de resistência parcial. Eldorado do Sul, 2008.

Família F ₃	Fenótipo F ₂	Exemplos de possíveis genótipos F ₂	Nº plantas observado			Nº plantas esperado			χ ²	GL	P
			Resist.	Interm.	Susc.	Resist.	Interm.	Susc.			
17-6	R	A*A*BBCCDDEEFFGG[#]	28	0	0	28,0	0,0	0,0	0,000	1 [§]	1,00
18-6	R	A*A*BBCCDDEeFFGG	17	2	0	14,3	4,8	0,0	2,123	1	0,15
18-7	R		26	2	0	21,0	7,0	0,0	4,762	1	0,03
21-9	R		15	4	0	14,3	4,8	0,0	0,158	1	0,69
23-8	R		25	2	0	20,3	6,8	0,0	4,457	1	0,03
5-1	R	A*A*BBCCDDEeFfGG	16	12	0	17,5	10,5	0,0	0,343	1	0,56
4-9	R	A*A*BbCcDDEEFfGG	20	4	3	6,8	18,6	1,7	38,455	2	0,00
5-2	R		19	4	2	6,3	17,2	1,6	36,251	2	0,00
6-4	R		13	2	3	4,5	12,4	1,1	27,879	2	0,00
15-2	R		20	5	3	7,0	19,3	1,8	35,584	2	0,00
16-5	I	A*A*BbCCDDEEFfGg	21	5	0	10,6	15,4	0,0	17,371	1	0,00
15-8	R	A*A*BbCcDdEEFFGG	7	9	11	3,0	14,8	9,3	8,115	2	0,02
19-9	R		10	3	10	2,5	12,6	7,9	30,115	2	0,00
17-1	R	A*A*BbCcDDEEFFGG	8	6	2	5,0	10,0	1,0	4,400	2	0,11
3-9	I		11	6	6	7,2	14,4	1,4	21,383	2	0,00
4-8	I		8	8	10	8,1	16,3	1,6	47,354	2	0,00
5-4	I		20	5	4	9,1	18,1	1,8	25,345	2	0,00
6-2	I		13	9	2	7,5	15,0	1,5	6,600	2	0,04
6-3	I		9	14	1	7,5	15,0	1,5	0,533	2	0,77
10-8	I		8	18	1	8,4	16,9	1,7	0,378	2	0,83
17-4	I		19	3	4	8,1	16,3	1,6	28,831	2	0,00
19-7	I		13	5	4	6,9	13,8	1,4	16,036	2	0,00
19-8	I		18	5	2	7,8	15,6	1,6	20,632	2	0,00

continuação TABELA 12. Análise da segregação da resistência parcial à ferrugem da folha na geração F₃ da População 1, para o modelo de 5 locos principais e 2 modificadores, considerando a superação de um loco principal de resistência parcial. Eldorado do Sul, 2008.

Família F ₃	Fenótipo F ₂	Exemplos de possíveis genótipos F ₂	Nº plantas observado			Nº plantas esperado			χ^2	GL	P
			Resist.	Interm.	Susc.	Resist.	Interm.	Susc.			
20-6	I		20	6	3	9,1	18,1	1,8	22,090	2	0,00
21-1	I		10	12	3	7,8	15,6	1,6	2,776	2	0,25
23-1	I		7	8	9	7,5	15,0	1,5	40,800	2	0,00
9-1	I	A*A*BbCCddEEFfGG	0	23	5	0,0	21,0	7,0	0,762	1	0,38
18-4	I	A*A*BbCcDdEEffgg	1	15	13	0,5	18,6	10,0	2,271	2	0,32
21-8	I		9	10	6	0,4	16,0	8,6	192,793	2	0,00
11-10	I	A*A*BbCcDdEeFfGG	1	10	18	0,8	9,7	18,5	0,073	2	0,96
15-4	I		1	7	20	0,8	9,4	17,8	0,952	2	0,62
4-4	I	A*A*BbCcDdEeFFGG	1	10	16	0,9	8,9	17,2	0,232	2	0,89
5-8	I		1	6	16	0,8	7,5	14,6	0,488	2	0,78
7-1	I		1	7	16	0,8	7,9	15,3	0,160	2	0,92
10-5	I		1	4	21	0,9	8,5	16,6	3,608	2	0,16
15-5	I		3	2	13	0,6	5,9	11,5	11,645	2	0,00
22-6	I		2	9	18	1,0	9,5	18,5	0,983	2	0,61
3-1	S		1	2	15	0,6	5,9	11,5	3,889	2	0,14
4-5	S		3	2	9	0,5	4,6	8,9	14,243	2	0,00
10-1	S		5	3	12	0,7	6,6	12,7	28,235	2	0,00
12-6	S		2	3	14	0,7	6,2	12,1	4,633	2	0,10
16-7	S		2	3	8	0,5	4,3	8,3	5,594	2	0,06
19-1	S		3	6	11	0,7	6,6	12,7	7,788	2	0,02
20-1	S		2	3	13	0,6	5,9	11,5	4,591	2	0,10
22-3	S		1	9	9	0,7	6,2	12,1	2,185	2	0,34
23-2	S		1	3	14	0,6	5,9	11,5	2,206	2	0,33

continuação TABELA 12. Análise da segregação da resistência parcial à ferrugem da folha na geração F₃ da População 1, para o modelo de 5 locos principais e 2 modificadores, considerando a superação de um loco principal de resistência parcial. Eldorado do Sul, 2008.

Família F ₃	Fenótipo F ₂	Exemplos de possíveis genótipos F ₂	Nº plantas observado			Nº plantas esperado			χ ²	GL	P
			Resist.	Interm.	Susc.	Resist.	Interm.	Susc.			
7-5	S	A*A*BbCcDdEeffgg	2	7	6	0,1	5,4	9,6	66,126	2	0,00
3-5	S	aaBbCcDDeeFFgg	0	6	14	0,0	6,3	13,8	0,015	1	0,90
5-6	S		0	5	9	0,0	4,4	9,6	0,130	1	0,72
19-2	S	aaBbCcDdeeffgg	0	2	13	0,0	1,6	13,4	0,088	1	0,77
19-3	S		0	1	11	0,0	1,3	10,7	0,084	1	0,77
19-6	S		0	2	13	0,0	1,6	13,4	0,088	1	0,77
9-7	R	Segregação não esperada	0	1	22	-	-	-	-	-	0,00
7-6	I	peelo modelo	25	2	0	-	-	-	-	-	0,00
7-9	I		5	3	9	-	-	-	-	-	0,00
8-9	I		18	0	1	-	-	-	-	-	0,00
16-2	I		0	7	17	-	-	-	-	-	0,00
18-2	I		0	8	13	-	-	-	-	-	0,00
22-5	I		0	5	20	-	-	-	-	-	0,00
23-7	I		18	3	0	-	-	-	-	-	0,00
24-3	I		28	1	0	-	-	-	-	-	0,00
24-5	I		0	1	20	-	-	-	-	-	0,00
9-4	S		1	0	9	-	-	-	-	-	0,00
20-5	S		10	4	2	-	-	-	-	-	0,00
21-3	S		4	5	2	-	-	-	-	-	0,00
21-4	S		1	0	13	-	-	-	-	-	0,00
21-7	S		8	8	1	-	-	-	-	-	0,00

[§] Grau de liberdade igual a zero. * Loco com resistência superada. # Letras maiúsculas: alelos recebidos do genitor resistente; letras minúsculas: alelos recebidos do genitor suscetível; negrito: locos principais; não-negrito: locos modificadores.

Para a População 6, do mesmo modo que observado na População 1, algumas famílias F_3 originadas de plantas F_2 resistentes também geraram um número bastante elevado de indivíduos suscetíveis (Tabela 13). Assim, também considerou-se a possibilidade de superação de um loco principal de resistência quando foram testados os modelos de segregação para a geração F_3 . Nessa população o modelo que melhor adequou-se às segregações observadas nas gerações F_2 e F_3 foi o modelo 6, com total de oito locos de resistência parcial, sendo seis principais e dois modificadores, com probabilidade de aderência do teste de qui-quadrado igual a 0,90 (Tabela 9).

De um total de 69 famílias F_3 avaliadas para a População 6 em 2008, 52 apresentaram aderência ao modelo acima citado com probabilidade maior ou igual a 0,05 pelo teste de qui-quadrado, sem considerar a superação da resistência em nenhum loco (Tabela 13). Esta proporção equivale a 75,36% de famílias F_3 adequadas ao modelo proposto. Quando considerou-se a superação de um loco principal de resistência parcial no ano de 2008, o número de famílias adequadas passou para 59, o que equivale a 85,51% das famílias F_3 avaliadas em 2008 com segregação adequada ao modelo estipulado para a População 6 (Tabela 14).

A Tabela 13 apresenta a análise de segregação das famílias F_3 da População 6 avaliadas em 2008, para o modelo de 6 locos principais e 2 modificadores, sem a superação da resistência para nenhum dos locos. Para as 15 famílias originadas de pais F_2 resistentes na População 6, sete apresentaram segregação de acordo com o esperado para o modelo, sem considerar a superação da resistência (Tabela 13). As demais famílias de pais F_2 resistentes tiveram uma proporção reduzida de indivíduos F_3 resistentes em relação ao número de indivíduos intermediários e/ou suscetíveis, o que não permitiu a

adequação ao modelo (Tabela 13). De um total de 40 famílias originadas de plantas F_2 intermediárias, 34 tiveram segregação dentro do esperado pelo modelo proposto (Tabela 13). Apenas a família 3-7 apresentou segregação não esperada para nenhum genótipo F_2 intermediário previsto no modelo (Tabela 13). Para as famílias provenientes de pais F_2 suscetíveis, avaliou-se 14 famílias em 2008. Destas, 11 tiveram segregação adequada ao modelo, com probabilidades superiores a 0,05. As famílias 22-1 e 24-7 tiveram um número elevado de plantas F_3 nas classes resistente e intermediária, sem nenhuma planta classificada como suscetível, o que não era esperado para nenhum genótipo F_2 suscetível existente no modelo (Tabela 13).

TABELA 13. Análise da segregação da resistência parcial à ferrugem da folha na geração F₃ da População 6, para o modelo com 6 locos principais e 2 modificadores, sem superação da resistência parcial. Eldorado do Sul, 2008.

Família F ₃	Fenótipo F ₂	Exemplos de possíveis genótipos F ₂	Nº plantas observado			Nº plantas esperado			χ ²	GL	P
			R	I	S	R	I	S			
4-8	R	AABBCCDDEEFfGGHH[#]	22	0	0	22,0	0,0	0,0	0,0000	1*	1,00
5-7	R		30	0	0	30,0	0,0	0,0	0,0000	1*	1,00
23-2	R	AaBbCcDDEEFFGGHH	25	4	0	25,8	3,2	0,0	0,2428	1	0,62
19-9	R	AABBCCDdEeFfGgHH	25	5	0	25,0	5,0	0,0	0,0004	1	0,98
20-1	R	AaBBCCDDEEffggHH	18	6	0	18,0	6,0	0,0	0,0000	1	1,00
18-7	R	AaBbCcDDEEFFggHH	8	4	0	7,9	4,1	0,0	0,0058	1	0,94
19-5	R		20	10	0	19,7	10,3	0,0	0,0144	1	0,90
8-3	R	AABBCCddEeFfGgHH	11	17	0	18,4	9,6	0,0	8,6110	1	0,00
21-6	R		9	18	0	16,0	11,0	0,0	7,5911	1	0,01
5-1	R	AABBCcDdEeFfGgHH	8	16	1	14,2	10,8	0,0	44,2414	2	0,00
8-5	R		12	15	1	15,9	12,1	0,0	36,2789	2	0,00
17-9	R		1	23	2	14,8	11,2	0,0	178,8498	2	0,00
20-7	R		11	17	1	16,5	12,5	0,0	36,7914	2	0,00
23-1	R		1	20	1	12,5	9,5	0,0	66,8435	2	0,00
24-8	R		7	18	2	20,3	6,8	0,0	27,4198	1	0,00
9-6	I	AABBBCcDdEeFfGgHh	16	11	1	12,6	15,4	0,1	13,5511	2	0,00
20-5	I		12	16	1	13,0	15,9	0,1	10,9974	2	0,00
4-4	I	AABBCCddEeFfGgHh	13	17	0	12,9	17,1	0,0	0,0016	1	0,97
5-4	I		12	16	0	12,0	16,0	0,0	0,0001	1	0,99
7-1	I		13	17	0	12,9	17,1	0,0	0,0016	1	0,97
9-2	I		14	13	0	11,6	15,4	0,0	0,8694	1	0,35
9-5	I		17	12	0	12,5	16,5	0,0	2,8991	1	0,09
11-3	I		13	15	0	12,0	16,0	0,0	0,1368	1	0,71
11-5	I		11	16	0	11,6	15,4	0,0	0,0547	1	0,82

continuação TABELA 13. Análise da segregação da resistência parcial à ferrugem da folha na geração F₃ da População 6, para o modelo com 6 locos principais e 2 modificadores, sem superação da resistência parcial. Eldorado do Sul, 2008.

Família F ₃	Fenótipo F ₂	Exemplos de possíveis genótipos F ₂	Nº plantas observado			Nº plantas esperado			χ ²	GL	P
			R	I	S	R	I	S			
15-1	I		15	13	0	12,0	16,0	0,0	1,2845	1	0,26
19-6	I		14	13	0	11,6	15,4	0,0	0,8694	1	0,35
12-7	I	AABBCcDdEeffGGHH	11	19	0	10,3	19,7	0,0	0,0698	1	0,79
21-4	I	AABBCcDdEeffggHH	9	21	0	9,4	20,6	0,0	0,0218	1	0,88
17-6	I	AABBCcDdeeffGGHH	8	22	0	7,5	22,5	0,0	0,0444	1	0,83
12-5	I	AAbbCcDdEeFfGgHH	3	24	2	3,4	23,8	1,8	0,0680	2	0,97
23-4	I		2	16	1	2,2	15,6	1,2	0,0637	2	0,97
15-7	I	AaBbCcDdEeFfGgHh	3	22	3	3,1	20,5	4,4	0,5385	2	0,76
18-3	I	AABBCcDdeeffGgHh	4	26	0	2,3	27,7	0,0	1,2696	1	0,26
18-6	I	aaBbCcDdEeFfGgHh	1	14	2	1,2	13,9	1,9	0,0355	2	0,98
11-2	I	AABBCcDdeeffGGHH	2	25	0	1,7	25,3	0,0	0,0617	1	0,80
12-1	I		1	27	0	1,8	26,3	0,0	0,3429	1	0,56
21-1	I		1	18	0	1,2	17,8	0,0	0,0316	1	0,86
20-8	I	aaBbCcDdEeFfGgHH	1	22	7	1,3	22,0	6,7	0,0877	2	0,96
6-5	I	aabbccDDEEFfGgHH	24	3	0	0,0	25,3	1,7	21,3556	1	0,00
8-6	I		0	28	1	0,0	27,2	1,8	0,3885	1	0,53
19-3	I		0	26	2	0,0	26,3	1,8	0,0381	1	0,85
21-7	I		0	27	1	0,0	26,3	1,8	0,3429	1	0,56
23-6	I		0	28	2	0,0	28,1	1,9	0,0089	1	0,92
19-8	I	AABBCcddeeffGgHh	0	23	6	0,0	24,0	5,0	0,2499	1	0,62
18-5	I	AABBCcddeeffggHH	0	20	6	0,0	19,5	6,5	0,0513	1	0,82
10-2	I	AABbCcdeeffGGHH	0	21	9	0,0	20,6	9,4	0,0218	1	0,88
16-7	I		0	20	9	0,0	19,9	9,1	0,0006	1	0,98

continuação TABELA 13. Análise da segregação da resistência parcial à ferrugem da folha na geração F₃ da População 6, para o modelo com 6 locos principais e 2 modificadores, sem superação da resistência parcial. Eldorado do Sul, 2008.

Família F ₃	Fenótipo F ₂	Exemplos de possíveis genótipos F ₂	Nº plantas observado			Nº plantas esperado			χ ²	GL	P
			R	I	S	R	I	S			
3-1	I	AABbCcddeeffGgHH	0	10	15	0,0	14,8	10,2	3,8907	1	0,05
6-2	I		0	12	10	0,0	13,1	8,9	0,2127	1	0,64
8-4	I		0	5	19	0,0	14,3	9,8	14,7800	1	0,00
21-5	I		0	7	20	0,0	16,0	11,0	12,5238	1	0,00
7-3	I	AABBCcddeeffGgHh	0	29	0	0,0	29,0	0,0	0,0000	1*	1,00
7-4	I		0	25	0	0,0	25,0	0,0	0,0000	1*	1,00
24-5	I		0	24	0	0,0	24,0	0,0	0,0000	1*	1,00
16-2	S	AABbCcddeeffGgHh	0	14	6	0,0	8,6	11,4	5,9634	1	0,01
17-3	S		0	12	8	0,0	8,6	11,4	2,3673	1	0,12
19-1	S		0	11	9	0,0	8,6	11,4	1,1814	1	0,28
22-2	S		0	8	12	0,0	8,6	11,4	0,0719	1	0,79
24-1	S		0	11	8	0,0	8,2	10,8	1,7273	1	0,19
24-2	S	AaBbCcddeeffGGHH	0	6	12	0,0	6,2	11,8	0,0087	1	0,93
10-4	S	AABbCcddeeffggHH	0	6	14	0,0	6,3	13,8	0,0145	1	0,90
6-1	S	AABbccddeeffGgHH	0	3	12	0,0	2,8	12,2	0,0154	1	0,90
22-7	S	aabbccDdEeFfGgHh	0	3	16	0,0	3,5	15,5	0,0778	1	0,78
15-2	S	AaBbCcddeeffgghh	0	1	10	0,0	1,2	9,8	0,0385	1	0,84
8-1	S	aabbccddEeFfGgHH	0	1	17	0,0	0,8	17,2	0,0304	1	0,86
23-3	S	AABbccddeeffGghh	0	0	18	0,0	0,0	18,0	0,0000	1*	1,00
3-7	I	Segregação não esperada	0	0	28	-	-	-	-	-	0,00
22-1	S	pelo modelo	3	14	0	-	-	-	-	-	0,00
24-7	S		9	5	0	-	-	-	-	-	0,00

* Grau de liberdade igual a zero. # Letras maiúsculas: alelos recebidos do genitor resistente; letras minúsculas: alelos recebidos do genitor suscetível; negrito: locos principais; não-negrito: locos modificadores.

Na Tabela 14 está apresentada a análise de segregação para a População 6, considerando-se a superação de um loco principal de resistência parcial à ferrugem da folha, para o modelo de 6 locos principais e 2 modificadores. Com a consideração da superação da resistência, 11 famílias F_3 provenientes de pais F_2 resistentes tiveram segregação dentro do esperado para o modelo, ou seja, um aumento de quatro famílias adequadas ao modelo de segregação que não considera a superação de um loco de resistência parcial. Das famílias derivadas de pais F_2 intermediários, 37 tiveram segregação adequada ao modelo estipulado (Tabela 14), em comparação com as 34 encontradas como adequadas ao modelo anterior. O número de famílias provenientes de pais F_2 suscetíveis continuou igual a 11, após a consideração da superação da resistência em um loco principal (Tabela 14).

As famílias 22-1 e 24-7, derivadas de pais F_2 suscetíveis continuaram com a segregação não esperada por nenhum genótipo considerado para o modelo (Tabela 14).

TABELA 14. Análise da segregação da resistência parcial à ferrugem da folha na geração F₃ da População 6, para o modelo de 6 locos principais e 2 modificadores, considerando a superação de um loco principal de resistência parcial. Eldorado do Sul, 2008.

Família F ₃	Fenótipo F ₂	Exemplos de possíveis genótipos F ₂	Nº plantas observado			Nº plantas esperado			χ ²	GL	P
			Resist.	Interm.	Susc.	Resist.	Interm.	Susc.			
4-8	R	A*A*BBCCDDEEFFGGHH[#]	22	0	0	22,0	0,0	0,0	0,000	1 [§]	1,00
5-7	R		30	0	0	30,0	0,0	0,0	0,000	1 [§]	1,00
19-9	R	A*A*BBCCDDEEFFgGhH	25	5	0	24,8	5,2	0,0	0,006	1	0,94
23-2	R		25	4	0	24,0	5,0	0,0	0,235	1	0,63
20-1	R	A*A*BBCCDDEEFFGGhh	18	6	0	18,0	6,0	0,0	0,000	1	1,00
18-7	R	A*A*BBCCDDEeFfGGHH	8	4	0	8,3	3,8	0,0	0,024	1	0,88
19-5	R		20	10	0	20,6	9,4	0,0	0,061	1	0,81
21-6	R	A*A*BbCcDdEEFFGGHH	9	18	0	9,3	17,7	0,0	0,013	1	0,91
12-7	I		11	19	0	10,3	19,7	0,0	0,070	1	0,79
5-1	R	A*A*BBCCDdEeFfGGHh	8	16	1	7,1	17,8	0,1	8,621	2	0,01
8-5	R		12	15	1	8,0	19,9	0,1	10,481	2	0,01
20-7	R		11	17	1	8,3	20,6	0,1	8,477	2	0,01
24-8	R		7	18	2	7,7	19,2	0,1	34,169	2	0,00
9-6	I		16	11	1	8,0	19,9	0,1	19,284	2	0,00
20-5	I		12	16	1	8,3	20,6	0,1	9,658	2	0,01
17-9	R	A*A*BbCcddEEFFGGHH	1	23	2	1,6	24,4	0,0	0,318	1	0,57
23-1	R		1	20	1	1,4	20,6	0,0	0,121	1	0,73
12-1	I		1	27	0	1,8	26,3	0,0	0,343	1	0,56
21-1	I		1	18	0	1,2	17,8	0,0	0,032	1	0,86
8-3	R	A*A*BbCcDDEEFFGgHh	11	17	0	12,0	16,0	0,0	0,155	1	0,69
4-4	I		13	17	0	12,9	17,1	0,0	0,002	1	0,97
5-4	I		12	16	0	12,0	16,0	0,0	0,000	1	0,99
6-5	I		24	3	0	11,6	15,4	0,0	23,233	1	0,00

continuação TABELA 14. Análise da segregação da resistência parcial à ferrugem da folha na geração F₃ da População 6, para o modelo de 6 locos principais e 2 modificadores, considerando a superação de um loco principal de resistência parcial. Eldorado do Sul, 2008.

Família F ₃	Fenótipo F ₂	Exemplos de possíveis genótipos F ₂	Nº plantas observado			Nº plantas esperado			χ ²	GL	P
			Resist.	Interm.	Susc.	Resist.	Interm.	Susc.			
7-1			13	17	0	12,9	17,1	0,0	0,002	1	0,97
9-2			14	13	0	11,6	15,4	0,0	0,869	1	0,35
9-5			17	12	0	12,5	16,5	0,0	2,899	1	0,09
11-3			13	15	0	12,0	16,0	0,0	0,137	1	0,71
11-5			11	16	0	11,6	15,4	0,0	0,055	1	0,82
15-1			15	13	0	12,0	16,0	0,0	1,284	1	0,26
19-6			14	13	0	11,6	15,4	0,0	0,869	1	0,35
21-4		A*A*BbCcDDEEFFGghh	9	21	0	9,4	20,6	0,0	0,022	1	0,88
17-6		A*A*BBCCDDEeFfGghh	8	22	0	7,5	22,5	0,0	0,044	1	0,83
18-3		A*A*BBCCddEEFfGgHH	4	26	0	5,6	24,4	0,0	0,578	1	0,45
12-5		A*A*BBCCdDdEeFfGgHH	3	24	2	3,4	23,8	1,8	0,068	2	0,97
15-7			3	22	3	3,3	23,0	1,8	0,958	2	0,62
23-4			2	16	1	2,2	15,6	1,2	0,064	2	0,97
11-2		A*A*bbCCDDEEFfGgHh	2	25	0	2,1	24,9	0,0	0,006	1	0,94
7-3		A*A*bbCCDDEEFfGghh	0	29	0	0,0	29,0	0,0	0,000	1 [§]	1,00
7-4			0	25	0	0,0	25,0	0,0	0,000	1 [§]	1,00
24-5			0	24	0	0,0	24,0	0,0	0,000	1 [§]	1,00
18-6		A*A*BBCCdDdEeFfGgHh	1	14	2	1,2	13,9	1,9	0,036	2	0,98
20-8		A*A*bbCCDdEeFfGgHh	1	22	7	0,1	21,7	8,1	5,130	2	0,08
8-6		A*A*BBCCDdEeffGGhh	0	28	1	0,0	27,2	1,8	0,389	1	0,53
19-3			0	26	2	0,0	26,3	1,8	0,038	1	0,85
21-7			0	27	1	0,0	26,3	1,8	0,343	1	0,56
23-6			0	28	2	0,0	28,1	1,9	0,009	1	0,92

4.4 Herdabilidade da resistência parcial à ferrugem da folha

A herdabilidade no sentido restrito do caráter resistência parcial à ferrugem da folha, avaliado através da área sob a curva do progresso da doença, foi estimada através da decomposição da variância da geração F_3 (Tabelas 16 e 18) e da regressão pai-progênie, das gerações F_2 e F_3 (Figuras 13 e 14), para as populações 1 e 6.

Uma vez que as famílias F_3 , avaliadas em 2008, não foram amostradas de acordo com a proporção de suas respectivas classes fenotípicas (resistente, intermediária e suscetível), houve uma maior proporção de famílias descendentes de plantas F_2 resistentes e suscetíveis, em detrimento das famílias oriundas de plantas F_2 intermediárias. Essa distorção foi corrigida através da amostragem das famílias F_3 conforme a proporção de plantas F_2 resistentes, intermediárias e suscetíveis, observadas em 2007. No total foram realizadas dez amostragens para cada população, através de sorteio de famílias amostradas dentro de cada classe fenotípica (resistente, intermediária e suscetível). As estimativas das variâncias entre famílias e dentro de famílias F_3 , para cada amostragem e para o total das famílias F_3 avaliadas em 2008, são apresentadas nas Tabelas 15 e 17, para as populações 1 e 6, respectivamente.

Na decomposição das variâncias das famílias F_3 para a População 1 a maior variação das estimativas das variâncias entre as diferentes amostras foi observada entre as famílias F_3 , que mostraram uma diferença de 30% entre a amostra de maior variância (amostra 9) e a amostra de menor variância (amostra 5). Para a variância dentro de famílias observaram-se menores diferenças entre as amostras, sendo que a diferença entre a amostra de maior variância dentro de famílias (amostra 5) e a de menor variância (amostra 8) foi de 16% (Tabela 15). O número de graus de liberdade dentro de famílias foi bastante elevado em todas as

situações, o que traduziu-se em baixos valores de quadrado médio para esta causa de variação (Tabela 15). Como consequência, os valores das estimativas da variância ambiental foram bastante reduzidos, refletindo-se nas estimativas das herdabilidades (Tabela 16). Assim, as estimativas da herdabilidade, obtidas através deste método foram elevadas, variando de 0,836 a 1,079 entre as amostras, com média igual a 0,991 e com desvio padrão de 0,076 (Tabela 16). A herdabilidade sem amostragem, ou seja, considerando-se todas as famílias F_3 avaliadas em 2008, foi de 1,013 (Tabela 16).

A estimativa da herdabilidade no sentido restrito através da regressão Pai-progênie foi de 0,393 para a População 1, representada pelo coeficiente b da equação de regressão (Figura 13). A Figura 13 demonstra que para a maioria das plantas F_2 classificadas como resistentes, os valores médios de ASCPD das famílias F_3 derivadas continuaram dentro do quadrante que delimita a classe fenotípica resistente em 2008. Duas famílias oriundas de indivíduos F_2 resistentes apresentaram médias dentro do quadrante intermediário, porém permanecendo na porção inferior deste quadrante, e uma família teve média de ASCPD bastante elevada, pertencendo ao quadrante suscetível em 2008. Para as plantas F_2 com resistência intermediária houve uma maior variação das médias de suas famílias entre as três classes fenotípicas, no ano de 2008. As famílias F_3 descendentes de plantas F_2 suscetíveis tiveram um nível de variação intermediário entre as classes fenotípicas, tendo duas médias de famílias ocupando o quadrante da classe resistente em 2008, embora a maioria das famílias F_3 tenham continuado a pertencer a classe suscetível.

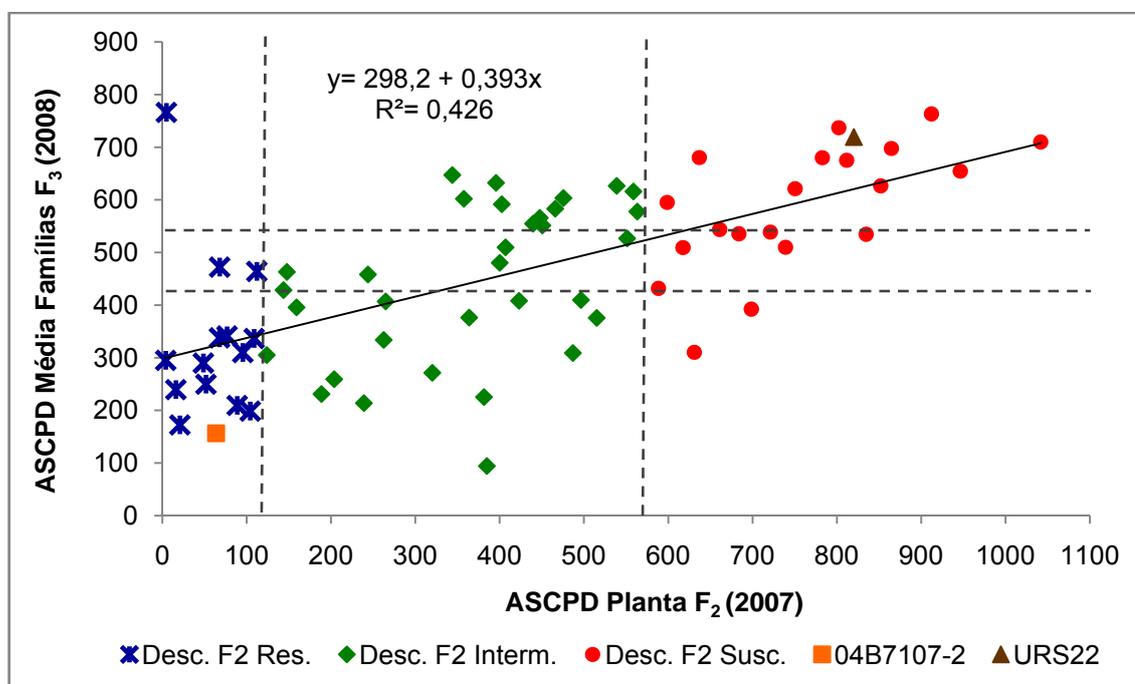
TABELA 15. Análise de variância entre e dentro de famílias F₃ da População 1. Eldorado do Sul, 2008.

Amostra	Causas da Variação	GL	Quadrado Médio
1	Entre famílias (E)	53	552075,25
	Dentro de famílias (D)	502	22762,95
2	E	53	571560,34
	D	568	21764,01
3	E	53	516780,32
	D	569	21011,84
4	E	53	461924,16
	D	572	23325,80
5	E	53	420522,44
	D	562	24193,30
6	E	53	539560,73
	D	594	21897,48
7	E	53	522808,95
	D	596	21683,77
8	E	53	481752,22
	D	591	20280,80
9	E	53	600089,03
	D	589	20753,01
10	E	53	561041,55
	D	550	22340,76
Sem amostragem	E	66	578913,45
	D	747	22040,11

TABELA 16. Estimativas dos componentes de variâncias e da herdabilidade para a População 1. Eldorado do Sul, 2008.

Amostra	r	σ^2_E	σ^2_D	$V_{aditiva}^*$	$V_{ambiental}$	h^2_r
1	10,30	51408,03	22762,95	51408,03	-2941,06	1,061
2	11,52	47731,51	21764,01	47731,51	-2101,75	1,046
3	11,54	42971,91	21011,84	42971,91	-474,11	1,011
4	11,59	37834,36	23325,80	37834,36	4408,62	0,896
5	11,41	34743,14	24193,30	34743,14	6821,73	0,836
6	12,00	43138,60	21897,48	43138,60	328,18	0,992
7	12,04	41631,94	21683,77	41631,94	867,80	0,980
8	11,94	38634,82	20280,80	38634,82	963,39	0,976
9	11,91	48653,41	20753,01	48653,41	-3573,70	1,079
10	11,19	48161,99	22340,76	48161,99	-1740,24	1,037
Média h^2_r						0,991
D.P. h^2_r						0,076
Sem amostragem	12,32	45207,43	22040,11	45207,43	-563,60	1,013

r= número médio de plantas por família; σ^2_E = variância entre famílias; σ^2_D = variância dentro de famílias; $V_{aditiva}$ = variância aditiva; $V_{ambiental}$ = variância ambiental; h^2_r = herdabilidade restrita.

FIGURA 13. Regressão Pai-progênie entre as gerações F₂ e F₃ da População 1. Eldorado do Sul, 2007 e 2008.

As decomposições das variâncias da área sob a curva do progresso da doença ferrugem da folha, nas diferentes amostragens, da geração F_3 da População 6 são apresentadas na Tabela 17. Tanto para variância dentro de famílias como para variância entre famílias F_3 foram observadas diferenças de cerca de 15% a 18% entre a amostra de maior variância e a de menor variância; enquanto que nas amostragens da População 1 houve maior variação para as estimativas das variâncias entre famílias dentre as amostragens realizadas. Na População 6 a maior estimativa da variância entre as famílias F_3 foi observada na amostra 4, enquanto que a amostra 7 apresentou a menor variância entre famílias. A amostra 8 foi a de maior variância dentro de famílias, enquanto a de menor variância dentro de famílias foi a amostra 4 (Tabela 17).

Na decomposição das variâncias da geração F_3 da População 6 é ainda possível observar que os quadrados médios entre famílias foram maiores na População 6 do que na População 1, mostrando a maior variação entre famílias daquela população. Os quadrados médios dentro de famílias da População 6 foram, por sua vez, um pouco superiores aos encontrados na População 1. Considerando-se a média das amostragens, os quadrados médios entre famílias na População 1 foi cerca da metade daqueles observados para a População 6, enquanto que os quadrados médios dentro de famílias foram parecidos entre as duas populações (Tabelas 15 e 17). Apesar disto, as estimativas de herdabilidade, pelo método de decomposição das variâncias, foram bastante semelhantes entre as duas populações, embora um pouco superiores na População 1 (Tabelas 16 e 18). As estimativas similares de herdabilidade entre as duas populações, apesar das diferenças entre os quadrados médios, devem-se ao maior número de graus de liberdade para a causa de variação “dentro de famílias”, que foi cerca de 2,3 vezes maior na População 6, em relação a

População 1 (Tabela 17). Devido a isto, ou seja, ao elevado número de graus de liberdade dentro de famílias e aos reduzidos valores de seus quadrados médios, foram baixas as estimativas da variância dentro de famílias e da variância ambiental (Tabela 18). Como conseqüência, as estimativas de herdabilidade no sentido restrito, através da decomposição de variâncias, para a População 6 foram elevadas, variando de 0,838 a 1,003 entre as amostras, com média igual a 0,891 e desvio padrão de 0,044. A estimativa da herdabilidade sem amostragem foi de 0,906 (Tabela 18).

A estimativa da herdabilidade no sentido restrito para a População 6, através do coeficiente b da regressão pai-progênie, foi igual a 0,539, portanto superior àquela observada para a População 1 (Figura 14).

De forma diferente ao observado na População 1 a maioria das médias das famílias F_3 da População 6, oriundas de plantas F_2 resistentes em 2007, foram pertencentes a classe fenotípica intermediária, embora localizadas na parte inferior deste quadrante na Figura 14. Isto significa que, embora a média das famílias F_3 descendentes de plantas F_2 resistentes não tenham apresentado média dentro da distribuição do genitor resistente, essas famílias F_3 ainda foram bastante resistentes em 2008. Apenas quatro famílias F_3 descendentes de F_2 intermediária passaram para o quadrante suscetível e apenas uma passou para o quadrante resistente em 2008. Quanto às famílias F_3 descendentes de indivíduos F_2 suscetíveis, seis passaram para o quadrante intermediário em 2008 e nenhuma para o quadrante resistente (Figura 14).

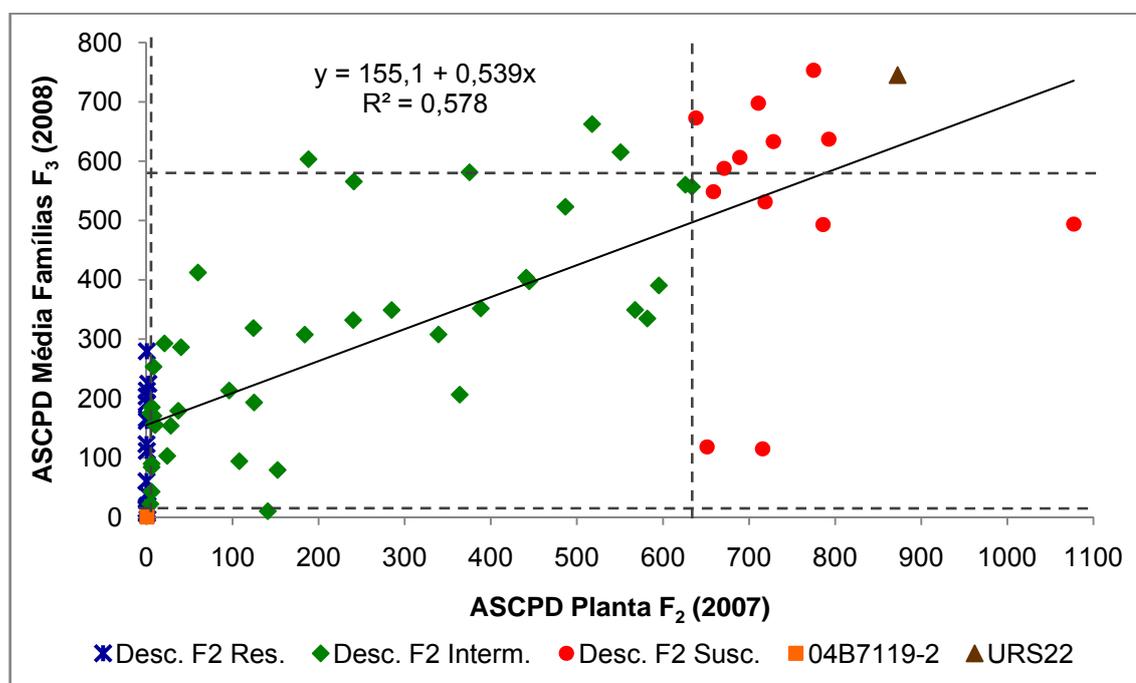
TABELA 17. Análise de variância entre e dentro de famílias F₃ da População 6. Eldorado do Sul, 2008.

Amostra	Causas da Variação	GL	Quadrado Médio
1	Entre famílias (E)	55	1009608,97
	Dentro de famílias (D)	1316	24994,94
2	E	55	998342,80
	D	1328	25138,25
3	E	55	983195,56
	D	1304	24737,23
4	E	55	1126718,90
	D	1327	22216,37
5	E	55	1015897,89
	D	1303	25132,39
6	E	55	1021631,73
	D	1320	24666,88
7	E	55	923719,24
	D	1321	25332,55
8	E	55	984391,81
	D	1329	26283,59
9	E	55	1018111,20
	D	1337	25308,37
10	E	55	1010278,24
	D	1326	25416,59
Sem Amostragem	E	68	1030495,95
	D	1602	25085,99

TABELA 18. Estimativas dos componentes de variâncias e da herdabilidade para a População 6. Eldorado do Sul, 2008.

Amostra	r	σ^2_E	σ^2_D	$V_{aditiva}^*$	$V_{ambiental}$	h^2_r
1	24,50	40188,33	24994,94	40188,33	4900,78	0,891
2	24,71	39378,22	25138,25	39378,22	5449,14	0,878
3	24,29	39465,93	24737,23	39465,93	5004,26	0,887
4	24,70	44723,17	22216,37	44723,17	-145,21	1,003
5	24,27	40826,25	25132,39	40826,25	4719,27	0,896
6	24,57	40574,15	24666,88	40574,15	4379,80	0,903
7	24,59	36535,70	25332,55	36535,70	7064,70	0,838
8	24,73	38739,39	26283,59	38739,39	6913,89	0,849
9	24,88	39911,67	25308,37	39911,67	5352,53	0,882
10	24,68	39907,56	25416,59	39907,56	5462,81	0,880
Média h^2_r						0,891
D.P. h^2_r						0,044
Sem Amostragem	24,22	41516,03	25085,99	41516,03	4327,97	0,906

r= número médio de plantas por família; σ^2_E = variância entre famílias; σ^2_D = variância dentro de famílias; $V_{aditiva}^*$ = variância aditiva; $V_{ambiental}$ = variância ambiental; h^2_r = herdabilidade restrita.

FIGURA 14. Regressão Pai-progênie entre as gerações F_2 e F_3 da População 6. Eldorado do Sul, 2007 e 2008.

4.5 Associação entre a resistência parcial à ferrugem da folha e outras características de importância agrônômica

Para a verificação de associação da resistência parcial à ferrugem da folha com outros caracteres de importância agrônômica, estimaram-se correlações para a geração F_2 das seis populações avaliadas em 2007. Foram avaliadas as correlações de dias da emergência até o florescimento, estatura de plantas e severidade máxima da ferrugem do colmo com a área sob a curva de progresso da doença ferrugem da folha e com a severidade máxima da ferrugem da folha.

As populações apresentaram diferenças quanto as correlações avaliadas, variando desde significativas a 1% de probabilidade para todas as características avaliadas, na População 4 (Tabela 22), até não significativas ou significativas somente a 5% de probabilidade para as características avaliadas na População 6 (Tabela 24). Entretanto, os coeficientes de correlação que foram significativos apresentaram valores baixos para todas as características avaliadas na seis populações, variando de 0,15 a 0,50 (Tabelas 19 a 24). Quando ocorreram, as correlações entre dias da emergência ao florescimento e estatura de plantas com a ASCPD da ferrugem da folha e a severidade máxima da ferrugem da folha foram negativas (Tabelas 19 a 24). As correlações entre a severidade máxima da ferrugem do colmo com a ASCPD da ferrugem da folha e a severidade máxima da ferrugem da folha, quando foram significativas, foram também positivas (Tabelas 18 a 22). Uma exceção foi a População 6, onde se encontrou correlação negativa entre as características severidade máxima da ferrugem do colmo e área sob a curva de progresso da doença para ferrugem da folha.

Na População 1 as correlações para dias da emergência ao florescimento com a ASCPD e a severidade máxima da ferrugem da folha foram significativas a 1% de probabilidade, com coeficientes de correlação negativos (Tabela 19). Os

valores dos coeficientes foram de -0,26 e -0,25 para dias da emergência ao florescimento com a ASCPD e com a severidade máxima da ferrugem da folha, respectivamente, explicando apenas aproximadamente 6% da variação fenotípica (Tabela 19). Correlações negativas e baixas também foram encontradas entre estatura de plantas com a ASCPD e a severidade máxima da ferrugem da folha, iguais a -0,25 e -0,18, respectivamente (Tabela 19). Entre as características severidade máxima da ferrugem do colmo e ASCPD da ferrugem da folha o coeficiente de correlação foi igual a 0,18, ao nível de 5% de probabilidade (Tabela 19). A severidade máxima da ferrugem do colmo não apresentou correlação significativa com a severidade máxima da ferrugem da folha (Tabela 19).

TABELA 19. Coeficiente de correlação da área sob a curva do progresso da doença ferrugem da folha (ASCPD) e severidade máxima da ferrugem da folha (Sev Máx FF) com dias da emergência ao florescimento, estatura de plantas e severidade máxima da ferrugem do colmo para a geração F₂ da População 1. Eldorado do Sul, 2007.

	ASCPD	Sev Máx FF
Dias da emergência ao florescimento	-0,26**	-0,25**
Estatura de plantas	-0,25**	-0,18*
Severidade Máxima Ferrugem do Colmo	0,18*	0,13 ^{ns}

** significativo a 1% de probabilidade; * significativo a 5% de probabilidade; ns: não significativo.

Para a População 2, o número de dias da emergência ao florescimento foi correlacionado negativamente, a 5% de probabilidade, com a área sob a curva de progresso da doença e com a severidade máxima da ferrugem da folha, com coeficientes de -0,15 e -0,19, respectivamente (Tabela 20).

A estatura de plantas também mostrou correlação negativa (-0,16) com a ASCPD e a severidade máxima da ferrugem da folha, na População 2, ao nível de 5% de probabilidade (Tabela 20). Enquanto que a severidade máxima da

ferrugem do colmo foi positivamente correlacionada com a ASCPD e severidade máxima da ferrugem da folha, com coeficientes iguais a 0,31 e 0,25, respectivamente (Tabela 20).

TABELA 20. Coeficiente de correlação da área sob a curva do progresso da doença ferrugem da folha (ASCPD) e severidade máxima da ferrugem da folha (Sev Máx FF) com dias da emergência ao florescimento, estatura de plantas e severidade máxima da ferrugem do colmo para a geração F₂ da População 2. Eldorado do Sul, 2007.

	ASCPD	Sev Máx FF
Dias da emergência ao florescimento	-0,15*	-0,19*
Estatura de plantas	-0,16*	-0,16*
Severidade máxima ferrugem do colmo	0,31**	0,25**

** significativo a 1% de probabilidade; * significativo a 5% de probabilidade.

Não houveram correlações significativas entre dias da emergência ao florescimento com a ASCPD e a severidade máxima da ferrugem da folha na População 3 (Tabela 21). Entretanto, correlações negativas de -0,35 e -0,31 foram encontradas para a estatura de plantas com a ASCPD e severidade máxima da ferrugem da folha, respectivamente. Enquanto que correlações positivas entre a severidade máxima da ferrugem do colmo com a ASCPD e a severidade máxima da ferrugem da folha, 0,20 e 0,18, respectivamente, foram encontradas na População 3 (Tabela 21).

TABELA 21. Coeficiente de correlação da área sob a curva do progresso da doença ferrugem da folha (ASCPD) e severidade máxima da ferrugem da folha (Sev Máx FF) com dias da emergência ao florescimento, estatura de plantas e severidade máxima da ferrugem do colmo para a geração F₂ da População 3. Eldorado do Sul, 2007.

	ASCPD	Sev Max FF
Dias da emergência ao florescimento	-0,12 ^{ns}	-0,12 ^{ns}
Estatura de plantas	-0,35**	-0,31**
Severidade máxima ferrugem do colmo	0,20**	0,18*

** significativo a 1% de probabilidade; * significativo a 5% de probabilidade; ns: não significativo.

Para a População 4 ocorreram correlações significativas a 1% de probabilidade para todas as características avaliadas, tanto com a ASCPD como com a severidade máxima da ferrugem da folha (Tabela 22). Correlações baixas e negativas foram encontradas entre dias da emergência ao florescimento e estatura de plantas com a ASCPD e a severidade máxima da ferrugem da folha, com coeficientes de correlação variando entre -0,21 e -0,32 (Tabela 22). Por outro lado, a severidade máxima da ferrugem do colmo foi positivamente correlacionada com a ASCPD e a severidade máxima da ferrugem da folha, com coeficientes de correlação iguais a 0,41 e 0,30, respectivamente (Tabela 22).

TABELA 22. Coeficiente de correlação da área sob a curva do progresso da doença ferrugem da folha (ASCPD) e severidade máxima da ferrugem da folha (Sev Máx FF) com dias da emergência ao florescimento, estatura de plantas e severidade máxima da ferrugem do colmo para a geração F₂ da População 4. Eldorado do Sul, 2007.

	ASCPD	Sev Máx FF
Dias da emergência ao florescimento	-0,26**	-0,32**
Estatura de plantas	-0,29**	-0,21**
Severidade máxima ferrugem do colmo	0,41**	0,30**

** significativo a 1% de probabilidade.

Na População 5, as correlações do número de dias da emergência ao florescimento com a ASCPD e a severidade máxima da ferrugem da folha foram baixas e negativas, sendo significativas somente ao nível de 5% de probabilidade (Tabela 23). Correlações também negativas foram verificadas entre estatura de plantas com a ASCPD e a severidade máxima de ferrugem da folha, -0,50 e -0,45, respectivamente, sendo as associações mais fortes entre todas as encontradas, em todas as populações (Tabela 23). Para a severidade máxima da ferrugem do colmo não ocorreram correlações significativas tanto para a associação com a ASCPD quanto para a severidade máxima da ferrugem da folha (Tabela 23).

TABELA 23. Coeficiente de correlação da área sob a curva do progresso da doença ferrugem da folha (ASCPD) e severidade máxima da ferrugem da folha (Sev Máx FF) com dias da emergência ao florescimento, estatura de plantas e severidade máxima da ferrugem do colmo para a geração F₂ da População 5. Eldorado do Sul, 2007.

	ASCPD	Sev Máx FF
Dias da emergência ao florescimento	-0,18*	-0,17*
Estatura de plantas	-0,50**	-0,45**
Severidade máxima ferrugem do colmo	-0,02 ^{ns}	0,01 ^{ns}

** significativo a 1% de probabilidade; * significativo a 5% de probabilidade; ns: não significativo.

Na População 6 foram encontradas correlações negativas e baixas entre todas as características analisadas, com exceção da correlação entre as severidades máximas da ferrugem da folha e da ferrugem do colmo. As demais correlações de ASCPD e severidade da ferrugem da folha com dias da emergência ao florescimento, estatura de plantas e severidade máxima da ferrugem do colmo tiveram coeficientes entre -0,17 e -0,20 (Tabela 24).

TABELA 24. Coeficiente de correlação da área sob a curva do progresso da doença ferrugem da folha (ASCPD) e severidade máxima da ferrugem da folha (Sev Máx FF) com dias da emergência ao florescimento, estatura de plantas e severidade máxima da ferrugem do colmo para a geração F₂ da População 6. Eldorado do Sul, 2007.

	ASCPD	Sev Máx FF
Dias da emergência ao florescimento	-0,17*	-0,17*
Estatura de plantas	-0,18*	-0,20*
Severidade máxima ferrugem do colmo	-0,18*	-0,12 ^{ns}

* significativo a 5% de probabilidade; ns: não significativo.

5 DISCUSSÃO

Trabalhos anteriores visando a caracterização genética da resistência parcial à ferrugem da folha em aveia haviam sido feitos pelo Grupo de Pesquisa em Aveia da UFRGS. Entretanto, a maioria destes trabalhos, pioneiros na Universidade, foram feitos com populações oriundas de cruzamentos com a linhagem UFRGS 910906, a qual, apesar de apresentar resistência parcial, possuía alguns caracteres indesejáveis agronomicamente. Assim como apresentava baixos níveis de resistência parcial, sendo sua expressão fortemente influenciada pelo ambiente, variando de um ano para outro de estudo (Thomé, 1999; Barbosa, 2002; Tisian, 2005; Kulcheski, 2007). O presente trabalho estudou as características genéticas da resistência parcial à ferrugem da folha em aveia com populações originadas de linhagens com níveis elevados desta resistência e que apresentam demais caracteres agrônômicos desejáveis, sendo passíveis de uso por programas de melhoramento (Pacheco *et al.*, 2009).

O progresso médio da severidade da ferrugem da folha mostrou comportamento típico de resistência parcial, para os genótipos resistentes nas seis populações avaliadas neste estudo (Figuras 2 a 4). As diferenças no incremento da severidade da doença ao final da epidemia para os genitores resistentes variaram conforme o nível de resistência demonstrado por estes genótipos. As diferenças das linhagens genitoras quanto à resistência estão

demonstradas pela média de suas áreas sob as curvas de progresso da doença da ferrugem da folha, na Tabela 3.

Estas diferenças no nível de resistência entre as linhagens genitoras influenciaram o comportamento do progresso da doença das plantas F_2 resistentes (Figuras 2 e 3). Embora o menor valor de ASCPD da ferrugem da folha em populações F_2 tenha sido encontrado na População 6, a qual teve o genitor de maior nível de resistência parcial (UFRGS 04B7119-2), em outras populações os valores médios da ASCPD na geração F_2 não refletiram o nível de resistência das linhagens genitoras (Tabela 3). Desta forma, a geração F_2 da População 4 apresentou a segunda menor ASCPD da ferrugem da folha, apesar de seu genitor resistente ter mostrado níveis intermediários de resistência parcial apenas, sendo o segundo menos resistente de todos os genitores resistentes. Em comparação à População 5, cujo genitor resistente teve elevados níveis de resistência parcial, sendo o segundo mais resistente, evidenciou a terceira maior ASCPD da ferrugem da folha na sua geração F_2 (Tabela 3). Estes achados podem refletir a segregação diferenciada da resistência parcial nas gerações F_2 das diferentes populações ou níveis diferentes da resistência nas diferentes populações.

Embora seja menos provável que tenham ocorrido diferenças importantes no nível da epidemia nas populações, uma vez que elas foram conduzidas em áreas adjacentes, ocupando espaço restrito, é possível que pequenas diferenças micro-ambientais e na disponibilidade de esporos tenham causado diferenças nos níveis finais de moléstia alcançados em cada população, como pode ser visto na ASCPD média apresentada pelo genitor suscetível, quando conduzido nas diferentes populações. Na População 5, onde a geração F_2 mostrou níveis elevados de ASCPD, apesar do genitor resistente ter ASCPD extremamente

baixa, foi verificado a segunda maior ASCPD da ferrugem da folha para o genitor suscetível, URS 22 (Tabela 3). De modo contrário, na População 4, onde a F_2 mostrou ASCPD relativamente baixa, o genitor URS 22 apresentou a menor ASCPD média deste genitor.

A ASCPD média de cada população F_2 parece ser mais o reflexo das diferenças em segregação dessa geração, entre as populações. Continuando a utilizar as Populações 4 e 5 como exemplos contrastantes, é possível perceber que na geração F_2 da População 4 há maior concentração de plantas com ASCPD de ferrugem da folha na amplitude entre 200 a 400 unidades de ASCPD, com poucos indivíduos (5%) dentro da amplitude de ASCPD do genitor suscetível, (Tabela 3 e Figura 8). Por outro lado, na População 5 há uma distribuição da ASCPD da geração F_2 ao longo de toda a amplitude observada, com maior proporção de indivíduos (23%) dentro da distribuição de ASCPD do genitor URS 22 (Tabela 3 e Figura 9).

Os níveis de resistência à ferrugem da folha dentro da geração F_2 , de cada população, são melhores entendidos quando é analisado o progresso da severidade entre as diferentes classes fenotípicas da F_2 , e não apenas a ASCPD média. Como pode ser evidenciado na População 5, que embora tenha mostrado ASCPD média relativamente elevada, apresentou plantas F_2 da classe fenotípica resistente com progresso da severidade média idêntico ao do seu genitor resistente, que teve severidade média final um pouco acima de zero % (Figura 3-B). Enquanto que na População 4, cuja geração F_2 teve menor ASCPD média que a da População 5, pode ser verificado que as plantas F_2 da classe resistente tem níveis relativamente baixos de resistência parcial, com severidade final média em torno de 25%, enquanto que o seu genitor tem severidade final média em torno de 16% (Figura 3-A).

As respectivas semelhanças no progresso da severidade da doença entre os indivíduos F_2 resistentes com os genitores resistentes e dos F_2 suscetíveis com os genitores suscetíveis, dentro de cada população, refletiu-se no agrupamento desses genótipos em função dos coeficientes de incremento médio da severidade da ferrugem da folha (Tabela 2). O coeficiente da taxa de infecção da regressão logística, entretanto, não possibilitou a diferenciação e agrupamento dos genótipos de acordo com suas classes. Porém, esse parâmetro pode ser uma medida valiosa da durabilidade potencial da resistência parcial, quando avaliada em condições de campo, e com uso conjunto com outras medidas da epidemia. Uma vez que a taxa de infecção representa o grau de inflexão da curva de progresso da severidade, principalmente ao final da epidemia. Contudo, deve-se considerar que a taxa de infecção também será dependente da quantidade de inóculo.

Os genitores resistentes das populações 5 e 6, que apresentaram os mais elevados níveis de resistência parcial (Figura 3 e Tabela 3), também apresentaram os menores valores para os coeficientes de regressão linear e regressão logística (Tabela 2). Os baixos valores do coeficiente de regressão logística são o reflexo da inexistência de inflexão da curva de progresso da doença ao final da epidemia (Figura 3). Por outro lado, as plantas F_2 resistentes da População 6, que apresentavam um coeficiente da regressão linear extremamente baixo, também mostravam a maior taxa de infecção da regressão logística, igual a 0,35, entre todos os genótipos analisados (Tabela 2). Infelizmente, na Figura 3-F não é possível verificar, por razão de escala, que o progresso da severidade da geração F_2 resistente, da População 6, apresenta uma forte inflexão entre a penúltima e a última avaliação da severidade; aumentando de 0,007% para 0,121%, ou seja, um aumento de 17 vezes. Já para

o genitor resistente da População 2, com severidade final acima de 20% (Figura 2), foi observado uma taxa de infecção logística não tão elevada (0,22), em comparação com outros genótipos resistentes, embora tenha mostrado o terceiro maior coeficiente de regressão linear entre os genótipos resistentes, tanto F_2 como genitores (Tabela 2).

Sendo assim, a utilização da taxa de infecção da regressão logística como forma de representar o grau de inflexão da curva de progresso da doença deve ser realizada com cautela, sempre em conjunto com outras medidas do progresso da moléstia, nunca isoladamente. A ocorrência de inflexão da curva de progresso da doença ao final da epidemia pode representar o aumento de raças que estavam inicialmente em menor frequência e que, ao final do ciclo, passaram a causar maiores severidades pela reinfecção na mesma planta ou em plantas próximas.

Os altos níveis de resistência parcial na linhagem 04B7119-2, genitor resistente da População 6, nos dois anos de estudo, sugerem possibilidade de maior estabilidade da expressão da resistência parcial neste genótipo, possivelmente sendo pouco influenciado pelo ambiente, necessitando de mais anos de avaliação para comprovação desta hipótese. Estes resultados contrariam os apresentados por Barbosa-Prestes *et al.* (2008), onde a expressão da resistência parcial à ferrugem da folha na população de aveia avaliada por aqueles autores foi fortemente influenciada pelo ambiente. Entretanto, cabe ressaltar que a população utilizada pelos mesmos era proveniente do cruzamento UFRGS 7 x UFRGS 910906, cuja linhagem parcialmente resistente mostrava baixos níveis de resistência, como já mencionado anteriormente.

As frequências de distribuição das seis populações estudadas confirmam a característica quantitativa da resistência parcial à ferrugem da folha em aveia

branca. Estes resultados estão de acordo com os encontrados por Thomé (1999), Barbosa (2002), Tisian (2005), Wesp (2005) e Kulcheski (2007). Porém, estes autores relataram dificuldades na identificação de genótipos com resistência parcial em anos muito favoráveis à ocorrência da ferrugem da folha, devido aos baixos níveis de resistência do genitor UFRGS 910906, utilizado pelos mesmos, o que não permitia uma clara diferenciação da resistência entre tal genitor e o genitor suscetível daqueles estudos. Tais problemas na identificação de indivíduos com resistência parcial não ocorreram no presente trabalho, uma vez que as seis linhagens genitoras utilizadas neste estudo apresentaram altos níveis de resistência parcial, comparadas com o genitor suscetível, URS 22. Os elevados níveis de resistência observados não foram devidos a condições não adequadas ao desenvolvimento da ferrugem da folha, como pode ser evidenciado através das médias de ASCPD dos genitores, nas seis populações avaliadas em 2007 e nas duas avaliadas em 2008 (Figuras 2 a 4 e Tabela 3), indicando que as condições de ambiente foram favoráveis para a ocorrência da doença ferrugem da folha nos dois anos de estudo. Estes resultados indicam que há uma menor influência do ambiente na expressão da resistência parcial nas linhagens genitoras das populações aqui avaliadas, quando comparadas com o genitor UFRGS 910906, avaliado em condições de ambiente similares.

As seis linhagens com resistência parcial, aqui utilizadas como genitores, apresentam também outras características de interesse agrônômico, como elevados potenciais de rendimento e de qualidade de grãos, o que as torna potencialmente utilizáveis na busca de resistência parcial com níveis adequados pelos programas de melhoramento (Pacheco *et al.*, 2009; e dados não publicados).

Contudo, a instabilidade da resistência parcial também deve ser considerada para as populações avaliadas no presente estudo, já que dois indivíduos da linhagem 04B7111-2, genitor resistente da População 3, apresentaram valores elevados da ASCPD da ferrugem da folha em 2007 (dados não apresentados). É reduzida a possibilidade de que as plantas anômalas observadas sejam mistura, uma vez que as sementes utilizadas foram trilhadas manualmente, a partir de panículas individuais, além da semeadura ter sido realizada também manualmente. Porém, observou-se que um dos indivíduos da linhagem 04B7111-2 com altos valores de ASCPD, apresentou precocidade no florescimento em relação às demais plantas dessa linhagem. Excetuando a precocidade da planta citada acima, ambos os indivíduos com ASCPD alterada não eram possíveis de distinguir fenotipicamente da média da linhagem 04B7111-2, para os demais caracteres agrônômicos. Independente da causa da ASCPD bem mais elevada, esses dois indivíduos foram retirados da análise de resistência parcial, visto que poderiam ser criadas distorções artificiais na distribuição de frequência da geração F_2 da População 3, nas classes fenotípicas resistente e intermediária. A instabilidade da expressão da resistência parcial em indivíduos de algumas das linhagens utilizadas no presente estudo foi observada e também no cultivar de aveia URS 21, parcialmente resistente à ferrugem da folha, por Marcelo T. Pacheco (comunicação pessoal, 2009).

A instabilidade da expressão da resistência parcial deve ser considerada como uma possível explicação para o fato de que uma planta F_2 da População 1 ter sido classificada como de resistência intermediária, em 2007, enquanto sua progênie (família F_3 8-9) apresentou a grande maioria (95%) dos indivíduos pertencentes à classe resistente, enquanto apenas um indivíduo F_3 (5%) foi suscetível em 2008 (Tabela 11). O mesmo pode ter ocorrido para as plantas-mãe

F₂ das famílias F₃ 22-1 e 24-7 da População 6, que foram classificadas como suscetíveis em 2007, porém sua progênie F₃ foi toda classificada como resistente ou intermediária em 2008 (Tabela 13).

Uma das dificuldades na identificação de resistência parcial é a possibilidade de que baixos níveis de severidade ao final da epidemia sejam resultado de baixas freqüências das raças virulentas àquele genótipo hospedeiro, na população do patógeno, conforme demonstrado por Parlevliet (1979). A distinção entre a resistência parcial verdadeira e aquela causada pela interação da freqüência de raças virulentas, em baixa freqüência, com genes de resistência raça-específica, pode ser realizada de três maneiras: a) através da inoculação do genótipo resistente, em ambiente controlado, com raças virulentas do patógeno; b) com a exposição a campo do genótipo resistente em diferentes ambientes, os quais possuam populações diferentes do patógeno; c) condução do genótipo resistente a campo por vários anos, em um ou mais locais. Na opção “a” as raças utilizadas devem ser coletadas previamente sobre o genótipo resistente, porém, pode haver dificuldade na multiplicação de raças pouco agressivas. As opções “b” e “c” somente funcionam se houver o incremento natural da freqüência de raças virulentas entre anos e/ou locais.

Por outro lado, McDonald & Linde (2002) apontam para a possibilidade da resistência parcial erodir, mais ou menos, lentamente, devido a seleção de raças mais adaptadas, ou seja, mais agressivas, a cada ano, com o conseqüente aumento de suas freqüências na população do patógeno.

O genitor resistente da População 1, a linhagem UFRGS 04B7107-2, mostrou um aumento da média da ASCPD no ano de 2008 em relação a 2007 (Figuras 5 e 11), resultado de um progresso mais rápido da doença e maior severidade máxima da ferrugem da folha em 2008, em relação a 2007 (Figuras 2-

A e 4-A). Portanto, a instabilidade da expressão da resistência parcial, onde poucos indivíduos mostram ASCPD mais elevada, enquanto os demais não mostram alteração nos níveis de resistência, não cabe como explicação neste caso, já que houve menor resistência da linhagem UFRGS 04B7107-2 como um todo no ano de 2008. Nos anos de 2006, 2007 e 2008, a ASCPD dessa linhagem também foi avaliada em uma série de experimentos, realizados na Estação Experimental da UFRGS. Também foram verificadas alterações no nível de resistência à ferrugem da folha de um ano para outro. Porém, o comportamento não foi o mesmo encontrado no presente estudo, ocorrendo um aumento acentuado da ASCPD da ferrugem da folha entre 2006 e 2007 e uma redução de 2007 para 2008, atingindo valores de ASCPD em 2008 ligeiramente superiores aos de 2006 (Marcelo T. Pacheco, comunicação pessoal, 2009). Uma vez que os experimentos citados acima, também foram conduzidos em áreas relativamente próximas a dos experimentos do presente trabalho, distâncias inferiores a 100 metros, nos anos 2007 e 2008, pode-se inferir que a variação ambiental seja maior que a esperada. Esse conjunto de resultados indica que a incidência inicial de raças mais virulentas e/ou agressivas deve ser crucial para o progresso da severidade da ferrugem da folha em uma área restrita. No experimento realizado por Pacheco em 2007 severidades finais mais elevadas de ferrugem da folha foram encontradas para as parcelas de UFRGS 04B7107-2 localizadas em blocos adjacentes (cerca de 20% na média das plantas de cada parcela), em relação à outra parcela mais distante (média de 10% de severidade), localizada em bloco não adjacente (Marcelo T. Pacheco, comunicação pessoal, 2009).

Além da mudança na frequência de raças, previamente existentes, de um ano para outro, a alteração no nível da resistência parcial à ferrugem da folha de um ano para outro, pode ser explicada pela superação de genes de resistência

parcial pelo patógeno, através do surgimento de novas raças virulentas. Uma vez que os hospedeiros alternativos da ferrugem da folha (*Rhamnus* spp.) não ocorrem no Brasil, a única possibilidade para o surgimento de novas raças é através de mutações espontâneas, as quais são bastante elevadas em *Puccinia coronata* f.sp. *avenae*, em comparação com outros fungos (Harder & Harber, 1992; Zimmer *et al*, 1963).

A distinção entre aumento da freqüência de raças virulentas, previamente existentes, e o surgimento de novas raças virulentas é extremamente difícil em genótipos com resistência parcial. Em genótipos imunes a uma determinada doença, a detecção de sinais da moléstia pela primeira vez é, geralmente, associada ao surgimento de nova raça virulenta daquele patógeno. Embora, isto nem sempre seja verdadeiro, a sua imunidade poderia ser simplesmente causada pela não exposição à raça virulenta, previamente existente, mas em freqüência muito baixa. Independente da causa, o resultado é o mesmo, superação abrupta da resistência. Em genótipos com resistência parcial ou apenas expostos a raças virulentas em baixas freqüências, a distinção entre o surgimento de novas raças virulentas e aumento da freqüência de raças virulentas, previamente presentes, é complicada pelo fator que o genótipo não era imune, ou seja, algumas raças, ou todas, eram capazes de causar doença sobre aqueles genótipos. Em epidemias longas o suficiente, como o caso da ferrugem da folha no sul do Brasil, é esperado que ao final do ciclo ocorra um aumento da severidade determinado por raças previamente existentes.

Nos genitores resistentes das populações 1, 2 e 4 do presente estudo foi verificado um aumento relativamente rápido da severidade da ferrugem da folha entre a penúltima e a última avaliação deste caráter no ano de 2007 (Figuras 2 e 3). Destes, o maior aumento da severidade ao final da epidemia em 2007 foi

verificado no genitor resistente da População 1 (UFRGS 04B7107-2), a qual foi avaliada no ano seguinte. Em 2008, foram observados níveis de severidade bem superiores aos observados em 2007 para o genitor resistente da População 1, com início da inflexão da curva a partir da sétima avaliação, entre as dez realizadas (Figura 4). Com a epidemia mais longa em 2008 (68 dias), em relação a 2007 (37 dias), foi possível perceber que a superação da resistência observada na População 1, provavelmente, ocorreu devido a um aumento das frequências das raças que atacam essa população, entre os anos de 2007 e 2008.

Quando a resistência observada é o resultado da baixa frequência de raças virulentas, há um confundimento entre resistência genética e a falta de infecção, distorcendo as segregações genéticas esperadas para aquele genótipo. Isto pode explicar porque não foi possível encontrar um modelo de herança genética que se ajustasse a segregação fenotípica observada nas gerações F_2 e F_3 da População 1 (Tabelas 4, 11 e 12). Mesmo prevendo a superação de um loco de resistência no modelo de segregação genética desta população, não foi possível ajustar a segregação genética esperada à segregação observada na geração F_3 (Tabela 12). Isto é mais um indicativo de que a superação da resistência ocorreu devido ao aumento das frequências das raças virulentas a essa população. Essa mudança na população do patógeno não implica, necessariamente, que ocorresse a superação da resistência parcial à ferrugem da folha em outras populações de aveia utilizadas no presente estudo. Uma vez que, a linhagem UFRGS 04B7107-2 apresenta diferenças fenotípicas marcantes em relação às demais linhagens resistentes utilizadas neste estudo, devendo ter sido originada de uma mistura de campo em anos anteriores à sua seleção como linhagem F_7 uniforme, conforme descrito no Material e Métodos. Desta forma, os resultados

observados na População 1, devem ser comparados com cautela com as demais populações.

Outros fatores que podem ter sido responsáveis pela falta de ajuste dos modelos de herança propostos para a População 1 são a estipulação de modelos inadequados e/ou tamanho insuficiente de famílias F_3 avaliadas para esta população. Independente da causa da não adequação dos modelos de herança genética proposto, a linhagem 04B7107-2 não evidenciou níveis elevados de resistência à ferrugem da folha, bem como mostrou que a mesma não é durável, sugerindo-se a não inclusão da mesma nos programas de melhoramento como fonte de resistência parcial.

A rápida superação de genes de resistência qualitativa à ferrugem da folha no Sul do Brasil é descrita em diversos trabalhos (Federizzi & Stuthman, 1998; Martinelli, 2004; Leonard & Martinelli, 2005). A presença de genes *R* no hospedeiro exerce uma forte pressão de seleção no sentido da diversificação dos efetores produzidos por fungos (Ma & Guttman, 2008). A manutenção da virulência conferida pelos efetores é necessária e fundamental para que os patógenos tenham a capacidade de provocar doenças, sendo que em muitos casos mudanças significativas na estrutura dos efetores provocam a perda da adaptabilidade do patógeno (Block *et al.*, 2008). Isto significaria, ao menos em teoria, a diminuição das chances de alterações estruturais dos efetores nos patógenos, sem que fosse afetada a patogenicidade dos mesmos, aumentando o tempo necessário para a seleção de novas formas virulentas. Entretanto, a ocorrência e seleção destas novas formas, geralmente, necessita de pouco tempo para ocorrer na prática. Uma das hipóteses para a maior durabilidade da resistência quantitativa é a menor probabilidade de acúmulo de mutações bem

sucedidas no patógeno, até a completa superação dos genes de resistência do hospedeiro.

No genitor resistente da População 6, linhagem UFRGS 04B7119-2, não foi verificada a superação da resistência parcial entre os anos de 2007 e 2008 (Figuras 3 e 4). Porém não foi possível ajustar exatamente o mesmo modelo de herança genética para as gerações F_2 e F_3 da População 6. A superação de, pelo menos, um loco de resistência parcial torna-se uma hipótese plausível nesta população, mesmo sem ser observada superação da resistência no seu genitor. Isto porque ocorreu o aumento do número de famílias adequadas ao modelo de segregação genética proposto para a População 6, após a consideração da superação da resistência em um loco principal (Tabela 14).

A ação gênica aditiva da resistência parcial parece estar correta, devido a adequação dos modelos propostos às populações na geração F_2 , nas diferentes populações estudadas, e ao modelo de herança que se ajustou às gerações F_2 e F_3 da População 6. Desvios de dominância parecem não ter sido importantes para o caráter resistência parcial à ferrugem da folha em aveia, nas populações estudadas, devido a falta de ajuste de modelos que consideraram esta possibilidade (dados não apresentados). O controle genético com ação gênica predominantemente aditiva também foi encontrado por Skovmand *et al.* (1978), estudando a resistência parcial à ferrugem do colmo em trigo, e por Barbosa-Prestes *et al.* (2008), na resistência parcial à ferrugem da folha de aveia.

O número médio do total de locos controlando a resistência parcial à ferrugem da folha nas populações estudadas em 2007 foi de 6,9, com 5,5 locos principais e 1,4 locos modificadores (Tabela 10). Na População 6, o modelo de melhor ajuste nos dois anos de estudo mostrou a característica resistência parcial à ferrugem da folha sob o controle de oito locos, sendo seis principais e dois

modificadores (Tabela 14). Apesar de a População 1 não ter mostrado adequação concomitante das gerações F_2 e F_3 , os modelos que se adequaram apenas à geração F_2 desta população apresentaram número de locos variando entre três e nove. O mesmo ocorreu para as gerações F_2 das demais populações. Esses resultados estão de acordo com os observados por Portyanko *et al.* (2005) quando estudaram a herança da resistência parcial em linhagens recombinantes de aveia, oriundas do cruzamento entre os genótipos MN 841801-1 e Noble-2. O genitor resistente MN 841801-1 é reconhecidamente um genótipo com resistência potencialmente durável, tendo permanecido resistente em nível experimental, pelo menos, desde 1976 (Leonard, 2002). Portyanko *et al.* (2005) encontraram que a resistência parcial em MN 841801-1 possui controle gênico puramente aditivo com a presença de, pelo menos, quatro locos quantitativos (QTL's) de maior efeito governando o caráter, consistentes nos testes de casa-de-vegetação e de campo, além de três QTL's de menor efeito, com expressão dependente do ambiente.

Os resultados encontrados no presente estudo sugerem que o número total de locos condicionando a resistência parcial à ferrugem da folha em aveia, com níveis elevados de resistência, pode não ser tão elevado quanto geralmente proposto na literatura, uma vez que o controle da resistência por um número reduzido de locos, como três ou quatro, não pode ser completamente descartado (Tabelas 4 a 9). Por outro lado, para a População 6, um número relativamente elevado de locos controlando o caráter (oito), parece ser o mais provável. De modo geral, os resultados neste estudo estão de acordo com diferentes trabalhos realizados em aveia e trigo (Luke *et al.*, 1975; Skovmand, 1978; Das *et al.*, 1992; Das *et al.*, 2004; Khanna *et al.*, 2005; Portyanko *et al.*, 2005).

Estudando o número de genes que conferem a resistência de progresso lento da ferrugem da folha em cinco cultivares de trigo, Das *et al.* (2004), encontraram de três a quatro genes controlando o caráter nos diferentes genótipos estudados. Os autores sugerem, com base nos resultados daquele estudo e de outros previamente realizados, que a seleção para resistência de progresso lento à ferrugem da folha em trigo pode ser realizada com sucesso a partir de gerações precoces (Das *et al.*, 1992; Das *et al.*, 2004).

Evidências que resistências parciais duráveis às ferrugens da folha e amarela em trigo são controladas por poucos genes também foram demonstradas por Khanna *et al.* (2005). A resistência parcial em trigo, nas doenças avaliadas pelos autores, demonstrou ser controlada por dois genes de ação aditiva para cada uma das doenças. Skovmand *et al.* (1978), porém, estimaram que o número de genes de resistência parcial à ferrugem do colmo em sete cultivares de trigo variou de 2 a 12 genes. Luke *et al.* (1975), estudando a resistência parcial à ferrugem da folha em *Avena byzantina*, estimaram em 2,16 o número de genes controlando esta resistência, entretanto, os resultados foram obtidos através da avaliação da severidade da doença somente nas folhas mais severamente atacadas.

O número de locos conferindo a resistência parcial à ferrugem da folha nas seis linhagens genitoras utilizadas neste estudo necessita ser confirmado através da continuação das pesquisas, com o avanço das gerações nas populações e através de análises por técnicas de biologia molecular para a tentativa da identificação de QTL's relacionados à característica.

Diferentemente do encontrado por Barbosa (2002), Tisian (2005) e Wesp (2005), não houve segregação transgressiva em nenhuma das populações avaliadas no presente estudo. Isto se deve, provavelmente, as diferenças entre os

níveis de resistência parcial do genitor utilizado por aqueles autores em comparação com os genitores das populações deste estudo. No presente estudo, os genitores apresentaram níveis elevados de resistência parcial, tendo em alguns casos a média da ASCPD ficado abaixo de um. Isto pode ser consequência de um acúmulo de elevado número de genes de resistência parcial nos genitores resistentes, impossibilitando a ocorrência de genótipos segregantes com valores menores de ASCPD, o que geraria segregação transgressiva. Naqueles genitores resistentes com valores de ASCPD mais elevada, como nas populações 1, 2, 3 e 4, a não observação de indivíduos segregantes transgressivos para maior resistência à ferrugem da folha, provavelmente, indica que o genitor URS 22 não possui genes de resistência efetivo. Desta forma, o cultivar URS 22 representa um genótipo adequado na formação de populações segregantes para estudo da resistência parcial em aveia. Tisian (2005) observou uma alteração tão acentuada na ASCPD da ferrugem da folha nos genitores utilizados no seu estudo, que, de um ano para o outro, o genitor suscetível passou a apresentar menor ASCPD que o genitor resistente, embora a população segregante continuasse com níveis reduzidos de resistência parcial. Até o momento o cultivar URS 22 continua suscetível em todos os ambientes do Brasil em que é testado (Marcelo T. Pacheco, comunicação pessoal, 2009).

Os valores de herdabilidade encontrados através da decomposição dos componentes de variância foram extremamente elevados, não refletindo o esperado para características quantitativas. Embora Barbosa (2002) tenha encontrado valores de herdabilidade para a resistência parcial acima de 0,90 nas populações estudadas pela autora, estes valores foram obtidos para gerações F_5 e F_6 , além de terem sido estimadas no sentido amplo, a qual inclui a variância devida a desvios de dominância, além da aditividade. A herdabilidade no sentido

restrito estimada pela mesma autora para as gerações F_2 e F_3 foi de 0,11, enquanto que para as gerações F_5 e F_6 foram, respectivamente, 0,78 e 0,80. Tisian (2005) também encontrou valores altos para a herdabilidade da resistência parcial no sentido amplo, igual a 0,87 nas mesmas populações avaliadas por Barbosa (2002). Os dois autores, além de Kulcheski (2007), relataram a forte influência do ambiente na expressão da resistência parcial proveniente da linhagem UFRGS 910906, sendo impossível identificar a resistência conferida por tal genótipo em anos extremamente favoráveis à ferrugem da folha. Por outro lado, Portyanko *et al.* (2005), utilizando a decomposição da variância na análise conjunta de experimentos, encontraram valores baixos de herdabilidade no sentido amplo para a resistência parcial à ferrugem da folha em aveia, sendo igual a 0,30 para ensaios a campo e de 0,44 para testes em casa-de-vegetação.

Entre as possíveis causas dos elevados valores de herdabilidade no sentido restrito, encontrados neste estudo, obtidos através da decomposição das variâncias da geração F_3 , o elevado número de graus de liberdade para a causa de variação “dentro de famílias” parece ter sido importante para os resultados encontrados (Tabelas 15 e 17). Esse elevado número de graus de liberdade foi produto do elevado número de famílias e de plantas F_3 analisadas, mesmo tendo sido utilizado menos da metade do número de famílias disponíveis, e de somente 15 a 30 plantas dentro de cada família. Embora tenha resultado em número de graus de liberdade muito elevado para a variância “dentro de famílias”, o tamanho das amostras, dentro de cada família, é ainda muito pequeno, quando considerado que uma característica quantitativa está sendo analisada, a qual pode estar sob controle de um número elevado de locos, como 5 a 8. Em virtude destes resultados, o uso da decomposição das variâncias de famílias F_3 , para a estimativa da herdabilidade no sentido restrito, não se mostrou adequado para

estudo da herança da resistência parcial à ferrugem da folha, nas populações empregadas no presente estudo. O que pode ser ainda reforçado pelo fato que a expectativa genética é que essas herdabilidades sejam uma subestimativa da herdabilidade real.

Por outro lado, a herdabilidade no sentido restrito estimada pela regressão pai-progênie é esperada ser uma superestimativa da herdabilidade real, conforme descrito no Material e Métodos. No entanto, os valores de herdabilidade estimada por esse segundo método foram bastante inferiores aqueles encontrados pelo método de decomposição das variâncias. Maior valor de herdabilidade, calculada através da regressão pai-progênie, foi encontrada para a População 6, igual a 0,54, em relação a População 1, que foi de 0,39 (Figuras 14 e 13, respectivamente).

A menor herdabilidade na População 1, calculada pela regressão pai-progênie, ocorreu em virtude da aparente superação da resistência parcial à ferrugem da folha em 2008. Isto resultou em um aumento da estimativa da ASCPD em 2008 em relação a 2007, o que pode ser evidenciado pela comparação da média da ASCPD do genitor UFRGS 04B7107-2 entre os dois anos, que foi 2,5 vezes maior em 2008 em relação a 2007, na População 1 (Figuras 5 e 11). É esperado, portanto, que este aumento da ASCPD em 2008 também tenha ocorrido nos genótipos segregantes desta população, pois compartilham dos mesmos alelos de seus genitores.

Mesmo assim, as estimativas de herdabilidade no sentido restrito através da regressão pai-progênie mostraram maior concordância aos valores encontrados na literatura para resistência parcial à ferrugem da folha em aveia. Barbosa (2002), trabalhando com a população UFRGS 7 x UFRGS 910906, encontrou estimativas de herdabilidade entre 0,11 a 0,80. Outros autores, como

Luke *et al.* (1975), trabalhando com *Avena byzantina*, Simons (1975), estudando *A. sativa*, e Szejnberg & Wahl (1976), analisando *A. sterilis*, também encontraram herdabilidades para resistência parcial à ferrugem da folha variando de moderada a alta. Em outros cereais de inverno também existem relatos de herdabilidade média a alta para resistências quantitativas, como a resistência de progresso lento à ferrugem da folha em trigo, estudada por Das *et al.* (1992), que variou de 0,45 a 0,92 e a resistência a ferrugem da folha em cevada, relatada por Kicherer *et al.* (2000), onde estimou-se herdabilidade igual a 0,73. A herdabilidade no sentido restrito da resistência parcial à ferrugem do colmo em trigo também foi elevada, em torno de 0,80 (Skovmand *et al.*, 1978).

Deste modo, compreende-se que a seleção para resistência parcial à ferrugem da folha em aveia pode ser realizada de maneira eficiente a partir de gerações precoces, como F_2 e F_3 , devendo-se continuar a seleção para a característica com o avanço das gerações. A possibilidade de seleção em gerações precoces também é confirmada pelo grande número de genótipos F_2 que recuperaram o fenótipo dos seus genitores parcialmente resistentes, como observado principalmente nas populações 3, 5 e 6 (Figuras 7, 9 e 10). Assim como, pela obtenção de progênies F_3 resistentes, a partir de plantas F_2 resistentes ou intermediárias, embora ocorra variações dentro e entre famílias F_3 (Tabelas 11 e 13).

Embora, haja fortes indícios que na População 6 o caráter resistência parcial à ferrugem da folha seja controlado por seis locos principais e dois locos modificadores, um número menor de locos controlando o caráter não pode ser descartado, principalmente para as demais populações, não estudadas em 2008. Por outro lado, o resgate do fenótipo resistente na geração F_2 , em todas as populações é um indício que, mesmo havendo um número elevado de locos

controlando o caráter, o efeito somatório de alelos favoráveis à resistência parcial de diferentes locos resulta em fenótipo resistente, mesmo com a presença de alguns alelos não favoráveis ao caráter (Tabelas 4 a 9). Desta forma, sobretudo nas populações estudadas, a seleção deve ser iniciada em F₂, eliminando indivíduos suscetíveis e com resistência intermediária, e prosseguir nas gerações posteriores, no sentido de continuar acumulando alelos favoráveis à resistência parcial. Em programas de melhoramento onde se está iniciando a busca para resistência parcial, o rigor da seleção em gerações precoces pode ser menor, permitindo o avanço de alguns genótipos com resistência intermediária ou suscetíveis, a fim de observar possíveis alelos de pouco efeito sobre o fenótipo nas gerações avançadas. Seleção precoce também foi sugerida por Skovmand *et al.* (1978), para a resistência parcial à ferrugem do colmo em trigo. Enquanto que Barbosa-Prestes *et al.* (2008), para a seleção da resistência parcial à ferrugem da folha em aveia, preconizaram a seleção em gerações mais avançadas.

Embora exista a possibilidade de que a resistência parcial tenha também pouca durabilidade no ambiente do Sul do Brasil, a busca por este tipo de resistência pelos programas de melhoramento de aveia existentes no país não deve cessar. Um dos motivos para isto é a pouca disponibilidade de genes maiores de resistência ao fungo *Puccinia coronata* f.sp. *avenae* que ainda continuam efetivos contra uma ampla gama de raças do patógeno. Além desta escassez, são pequenos os esforços para a descoberta de novos genes maiores de resistência ao fungo. Desta forma, a resistência parcial pode ser uma alternativa a falta ou escassez de fontes efetivas de resistência completa à ferrugem da folha. Assim como o uso combinado de resistências quantitativas e qualitativas pode favorecer a durabilidade efetiva de ambas, incorporando-se genes maiores de resistência em genótipos que já possuem genes menores de

resistência parcial em sua constituição genética, como sugerido por Palloix *et al.* (2009). A resistência parcial terá maior potencial de uso se seus portadores apresentarem adequação em outros caracteres de interesse agrônomo, uma vez que sua transferência é muito difícil, e ainda mais dificultada quando for realizada concomitantemente com a seleção para a eliminação de caracteres indesejados, transmitidos pelo genitor parcialmente resistente. Portanto a análise da existência de associações genéticas entre a resistência à ferrugem da folha e características de importância agrônoma pode ser um indicativo da facilidade, ou dificuldade, a ser enfrentada na seleção de mais de uma característica ao mesmo tempo.

Quanto às associações entre a resistência parcial e outras características agrônomicas, houve variação entre as populações estudadas em 2007. Variando desde a ausência de correlação significativa e a presença de correlações moderadas, sempre inferiores a 0,50 (Tabelas 19 a 24). Aliado a isto, a falta de repetibilidade das correlações entre as populações é um indicativo que os genes que controlam o florescimento, estatura e resistência à ferrugem do colmo podem ser fracamente ligados, ou mesmo não serem ligados aos genes de resistência parcial à ferrugem da folha.

A avaliação do número de dias da emergência ao florescimento fornece um indicativo da precocidade do material. Nas populações onde houve a correlação entre esta característica e a resistência parcial à ferrugem da folha, os coeficientes foram negativos. Resultado semelhante foi encontrado por Skovmand *et al.* (1978) na associação da resistência parcial à ferrugem do colmo com a maturidade de genótipos de trigo. Ainda de acordo com o autor, a associação entre estas características foi pequena para a maioria dos cruzamentos. Em uma população de aveia derivada do cruzamento entre UFRGS 7 e UFRGS 910906,

Tisian (2005) encontrou correlação significativa e negativa entre a ASCPD da ferrugem da folha e o número de dias da emergência ao florescimento, porém igualmente com coeficientes baixos, com máximo de -0,41. Também em aveia, trabalhando em duas populações de seleção recorrente à resistência parcial à ferrugem da folha, Pacheco (2004) encontrou associações negativas muito baixas ou moderadas entre ciclo até o florescimento e a resistência parcial. Na população onde essa associação foi maior, o atraso no florescimento não teve efeito direto no aumento da resistência parcial, mas efeito indireto na redução da ASCPD, através do atraso no início da inflexão da curva de progresso da severidade. Ao mesmo tempo, o florescimento mais tardio teve um efeito indireto, de menor grau, para o aumento da ASCPD, através no aumento da duração da epidemia. Parlevliet *et al.* (1985) encontraram que a precocidade estava associada a maior suscetibilidade de cevada à ferrugem da folha, que essa maior suscetibilidade era uma característica intrínseca dos genótipos mais precoces, e não o resultado de exposição mais longa ao patógeno.

A estatura de plantas também foi negativamente correlacionada à resistência parcial à ferrugem da folha em aveia, nas populações onde houve a associação. Correlações negativas entre estatura de plantas e ASCPD da ferrugem da folha em cultivares de cevada também foram observadas por Woldeab *et al.* (2007), com coeficientes de correlação igualmente baixos, em torno de -0,18. No estudo realizado por Tisian (2005), sobre a resistência parcial à ferrugem da folha em aveia, resultados similares foram obtidos, com valores significativos de coeficiente para a correlação entre ASCPD e estatura não superiores a -0,47. Pacheco (2004) também encontrou fraca associação entre estatura de planta e resistência parcial à ferrugem da folha, em aveia; quando essas associações existiram foram negativas e baixas, sendo que não foram

detectados efeitos diretos sobre a ASCPD, apenas efeitos indiretos de pequeno efeito através no atraso no início da inflexão da curva de progresso da severidade. O autor sugere que a associação, embora fraca, possa ser devida que plantas mais altas são mais expostas ao vento e secam mais rápido o orvalho, que foi pouco freqüente nas condições do experimento.

Em condições de campo, no estudo realizado por Marcelo T. Pacheco (comunicação pessoal, 2009) entre os anos de 2007 a 2008, envolvendo 34 linhagens de resistência parcial, das quais são originados os genitores utilizados no presente estudo, foi observada uma tendência de que linhagens com maior resistência parcial à ferrugem da folha também apresentavam menor resistência à ferrugem do colmo. Entretanto, essa associação não parece ser devida a ligação genética entre os locos controlando ambos os caracteres, dada a falta de correlação ou correlação positiva, com baixos coeficientes, entre estas características na maioria das populações estudadas. Somente a População 6 apresentou correlação negativa entre severidade máxima da ferrugem do colmo e área sob a curva de progresso da doença ferrugem da folha, ainda assim com coeficiente igual a -0,18 (Tabela 24).

Estes resultados indicam a não existência ou existência em baixos níveis de correlação entre as características avaliadas com a resistência parcial à ferrugem da folha em aveia. Portanto, é possível selecionar concomitantemente para níveis elevados de resistência parcial à ferrugem da folha e para caracteres agrônômicos adequados, em populações segregantes derivadas do cruzamento das linhagens estudadas no presente trabalho com outros genótipos.

Excetuando os genitores das populações 1 e 2, UFRGS 04B7107-2 e 04B7109-2, respectivamente, os demais genitores apresentam potencial para utilização em cruzamentos para desenvolvimento de genótipos com resistência

parcial à ferrugem da folha. Sendo que os genótipos UFRGS 04B7117-2 e UFRGS 04B7119-2, genitores das populações 5 e 6, respectivamente, são aqueles mais promissores como fontes de resistência parcial, pois não evidenciaram inflexão da curva de progresso da severidade da ferrugem da folha ao final da epidemia, podendo indicar que são igualmente resistentes a todas as raças presentes nas condições de estudo.

6 CONCLUSÕES

1. A resistência parcial à ferrugem da folha apresentou progresso lento da moléstia, o qual resultou do atraso no início da epidemia e taxa reduzida da severidade ao longo da mesma, sendo que diferentes níveis de resistência parcial, variando de intermediários a altamente resistentes, foram observados nas populações de aveia estudadas.
2. A resistência parcial à ferrugem da folha em aveia mostrou ser de herança quantitativa, governada por locos de ação aditiva, sendo provável a ocorrência de locos principais e de locos modificadores no controle do caráter.
3. O número de locos que controlam a resistência parcial à ferrugem da folha não pôde ser definido com exatidão, devendo ser entre três e nove locos principais e zero a quatro locos modificadores.
4. As estimativas da herdabilidade no sentido restrito da resistência parcial à ferrugem da folha em aveia foram médias a elevadas, variando de acordo o método de cálculo utilizado. O método da decomposição das variâncias da geração F_3 pareceu ser mais inadequado do que o da regressão pai-progênie, uma vez que gerou estimativas da herdabilidade próximas a um.
5. Os valores intermediários de herdabilidade e a recuperação de genótipos com elevada resistência parcial, tanto na F_2 como na F_3 , indicam que a

seleção para esse caráter deve ser iniciada nas primeiras gerações segregantes.

6. A associação fraca ou ausente da resistência parcial à ferrugem da folha com os caracteres estatura de planta, ciclo entre a semeadura e o florescimento e resistência à ferrugem do colmo indica que a seleção para resistência parcial e maior adaptação agrônômica pode ser realizada de forma concomitante e eficiente.
7. Resistências aparentemente parciais, resultantes da baixa frequência de raças virulentas ao hospedeiro, podem ser reveladas através da condução a campo, em anos consecutivos, das populações supostamente resistentes, expondo-as à população do patógeno, como observado na População 1 do presente estudo.
8. A erosão da resistência parcial à ferrugem da folha pode ocorrer de forma rápida em populações segregantes de aveia, mesmo se derivadas de genitor muito resistente, como na População 6, quando submetidas a populações complexas do patógeno, em ambientes condúctivos ao desenvolvimento da doença, devido a seleção de raças virulentas, capazes de infectar genótipos hospedeiros segregantes que contenham um ou poucos locos de resistência parcial, mas que não conseguem infectar hospedeiros que possuam muitos locos de tal resistência. Desta forma, raças cada vez mais complexas são selecionadas a cada epidemia.
9. Genótipos com resistência parcial e que apresentem aumento evidente da severidade da doença ao final da epidemia devem ser utilizados com cautela em programas de melhoramento genético para essa característica, uma vez que este fenômeno pode ser um indicativo de superação da resistência pelo patógeno ou de aumento de frequência de raças virulentas,

especialmente em ambientes altamente favoráveis ao desenvolvimento da moléstia, como o sul do Brasil. Isto foi evidenciado em um dos genitores que apresentou pouca resistência no primeiro ano de estudo e superação da resistência parcial à ferrugem da folha no ano seguinte.

7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGRIOS, G.N. **Plant pathology**. 4. ed. San Diego: Academic Press, 1997. 635p.

ALLAGUI, M.B.; CHAKROUN, M. Oat crown rust in Tunisia in 2003. In: INTERNATIONAL OAT CONFERENCE, 7., 2004, Helsink – FI. **Proceeding...** Helsink: MTT Agrofood Research Finland, 2004. 180p. (Agrofood Research Reports, 51).

BARBOSA, M.M. **Genética e mapeamento molecular da resistência parcial à ferrugem da folha da aveia (*Avena sativa* L.)**. 2002. 113f. Tese (Doutorado) – Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2002.

BARBOSA, M.M.; FEDERIZZI, L.C.; MILACH, S.C.K. Avaliação do progresso da ferrugem da folha em genótipos parentais e populações segregantes de aveia em três anos. In: REUNIÃO DA COMISSÃO BRASILEIRA DE PESQUISA DE AVEIA, 22., 2002, Passo Fundo. **Resultados Experimentais**. Passo Fundo: UPF, 2002. 742p.

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

BENT, A.F.; MACKEY, D. Elicitors, effectors, and *R* genes: the new paradigm and a lifetime supply of questions. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, v.45, p.399-436, 2007.

BERGAMASCHI, H.; GUADAGNIN, M.R. **Agroclima da estação experimental agrônômica da UFRGS**. Porto Alegre: UFRGS, 1990. 60p.

BJARKO, M.E.; LINE, R.F. Quantitative determination of the gene action of leaf resistance in four cultivars of wheat, *Triticum aestivum*. **Phytopathology**, St. Paul, v.78, p.451-456. 1988.

BLOCK, A.; LI, G.; FU, Z.Q.; ALFANO, J.R. Phytopathogen type III effector weaponry and their plant targets. **Current Opinion in Plant Biology**, The Netherlands, v.11, p.396-403, 2008.

BRAKE, V.M.; IRWIN, J.A.G. Partial resistance of oats to *P. coronata* f. sp. *avenae*. **Australian Journal of Agricultural Research**, Collingwood Victoria, v.43, p.1217-1227, 1992.

BROWNING, J.A. Oats: continental control program. In: NELSON, R.R. (Ed.). **Breeding plant for disease resistance**. Pennsylvania: Pennsylvania State University Press, 1973. p.155-180.

BRIÈRE, S.C.; KUSHALAPPA, A.C. Evaluation of components of resistance in oat breeding lines and cultivars to crown rust (*Puccinia coronata* f. sp. *avenae*) under controlled environmental conditions. **Canadian Journal of Plant Pathology**, Ottawa, v.17, p.319-324, 1995.

CAMPBELL, C.L.; MADDEN, L.V. **Introduction to plant disease epidemiology**. New York: Wiley, 1990.

CHAVES, M.S.; MARTINELLI, J.A. Ferrugem da folha da aveia: aspectos epidemiológicos e perspectivas de controle através da resistência genética no sul do Brasil. **Ciência Agrônômica**, Pelotas, v.11, n.4, p.397-403, 2004.

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

CHAVES, M.S.; MARTINELLI, J.A.; FEDERIZZI, L.C. Resistência quantitativa à ferrugem da folha em genótipos de aveia branca: III – Correlação de componentes de resistência entre si e com a intensidade de doença no campo. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v.29, p.197-200, 2004b.

CHISHOLM, S.T.; COAKER, G.; DAY, B.; STASKAWICZ, B.J. Host-microbe interactions: shaping the evolution of the plant immune response. **Cell**, Cambridge, v.124, p.803-814, 2006.

CHONG, J.; KOLMER, J.A. Virulence dynamics and phenotypic diversity of *Puccinia coronata* f. sp. *avenae* in Canada from 1974 to 1990. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v.71, p.248-255, 1993.

COFFMAN, F.A. **Oats and oat improvement**. Winsconsin: American Society of Agronomy, 1961. 650p.

COMISSÃO BRASILEIRA DE PESQUISA DE AVEIA. **Indicações técnicas para a cultura da aveia** (grãos e forrageira). Passo Fundo: Faculdade de Agronomia e Medicina Veterinária da UPF, 2003. 87p.

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, 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.1127-1137, 2001.

DA SILVA, P.R. **Identificação e conversão de marcadores moleculares associados à resistência à ferrugem da folha em trigo**. 2002. 56f. Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-Graduação em Biologia Celular e Molecular, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2002.

DAS, M.K.; RAJARAM, S.; MUNDT, C.C.; *et al.* Inheritance of slow-rusting resistance to leaf rust in wheat. **Crop Science**, Madison, v.32, p.1452-1456, 1992.

DAS, M.K.; RAJARAM, S.; KRONSTAD, W.E. *et al.* Associations and genetics of three components of slow-rusting in leaf rust of wheat. **Euphytica**, Wageningen, v.68, p.99-09, 1993.

DAS, M.K.; RAJARAM, S.; MUNDT, C.C.; KRONSTAD, W.E. Number of genes controlling slow rusting resistance to leaf rust in five spring wheat cultivars. **Annals of Applied Biology**, Warwick, v.145, p.91-94, 2004.

DOEHLERT, D.C.; McMULLEN, M.S. Genotypic and environmental effects on oat milling characteristics and groat hardness. **Cereal Chemistry**, St. Paul, v.77, p.148-154, 2000.

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

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA (EMBRAPA). Centro Nacional de Pesquisa de Solos (Rio de Janeiro, RJ). **Sistema brasileiro de classificação de solos**. Brasília: EMBRAPA-SPI, 1999. 412p.

ESHED, N.; DINOOR, A. Genetics of pathogenicity in *Puccinia coronata*: the host range among grasses. **Phytopathology**, St. Paul, v.71, p.156-163, 1981.

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

FAO. **Faostat database**, 2007. Disponível em: <<http://faostat.fao.org/site/567/DesktopDefault.aspx?PageID=567#ancor>>. Acesso em: 23 abr. 2009.

FEDERIZZI, L.C. Global and mega – regional breeding perspective: Latin America. In: INTERNATIONAL OATS CONFERENCE, 6., 2000, Lincoln. **Proceeding...** Christchurch: New Zealand Institute for Crop & Food Research Limited, 2000. 177-184.

FEDERIZZI, L.C. Progressos no melhoramento genético de aveia no Brasil, história, principais resultados e perspectivas futuras. In: REUNIÃO DA COMISSÃO BRASILEIRA DE PESQUISA DE AVEIA, 22., 2002, Passo Fundo. **Anais**. Passo Fundo, 2002. p.45-63.

FEDERIZZI, L.C.; STUTHMAN, D. Porque genes maiores para resistência à ferrugem da folha têm pouca durabilidade no Brasil. In: REUNIÃO DA COMISSÃO BRASILEIRA DE PESQUISA DE AVEIA, 18., 1998, Londrina. **Resumos**. Londrina: IAPAR, 1998. p.1-2.

FEDERIZZI, L.C.; MUNDSTOCK, C.M. Fodder oats: an overview for South America. In: SUTTIE, J.M.; REYNOLDS, S.G. (Eds.). **Fodder oats: a world overview**. Roma: FAO, 2004. Cap.4. p.37-51.

FEDERIZZI, L.C.; PACHECO, M.T. Programa de melhoramento genético de aveia da UFRGS: 35 anos de história. In: REUNIÃO DA COMISSÃO BRASILEIRA DE PESQUISA DE AVEIA, 29., 2009, Porto Alegre. **Resultados Experimentais**. Porto Alegre, 2009. p.202-206.

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

FLOSS, E.L. Pesquisa de aveia - do acadêmico ao desenvolvimento. In: REUNIÃO DA COMISSÃO BRASILEIRA DE PESQUISA DE AVEIA, 22., 2002, Passo Fundo. **Resultados experimentais**. Passo Fundo: UPF, 2002. 742p.

FLOSS, E.L. **Uso da aveia na nutrição humana**. 2. ed. rev. e ampl. Passo Fundo: Universidade de Passo Fundo, 2006. 164p.:il.

FLOSS, E.L. Situação e perspectivas da cultura da aveia. In: REUNIÃO DA COMISSÃO BRASILEIRA DE PESQUISA DE AVEIA, 28., 2008, Pelotas. **Palestras**. Pelotas, 2008. p.35-45.

FORCELINI, C.A.; REIS, E.M. Doenças da aveia. In: KIMATI, H.; AMORIM, L.; BERGAMIN FILHO, A.; CAMARGO, L.E.A; REZENDE, J.A.M.. (Eds.) **Manual de Fitopatologia**. 3. ed. São Paulo: Agronômica Ceres, 1997. p.105-111.

FRANCISCO, A. de. Qualidade industrial e nutricional da aveia. In: REUNIÃO DA COMISSÃO BRASILEIRA DE PESQUISA DE AVEIA, 22., 2002, Passo Fundo. **Anais**. Passo Fundo, 2002. p.86-88.

FRY, W.E. Quantification of general resistance of potato cultivars and fungicide effect for integrated control of potato late blight. **Phytopathology**, St. Paul, v.68, p.1650-1655, 1978.

GEIGER, H.H.; HEUN, M. Genetics of quantitative resistance to fungal diseases. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, v.27, p.317-341, 1989.

GRAICHEN, F.A.S.; MARTINELLI, J.A; FEDERIZZI, L.C.; PACHECO; M.T.; CHAVES; M.S.; WESP, C.L. Inheritance of resistance to oat crown rust conferred by the gene Pc68 in recombinant inbred lines derived from the cross UFRGS 8 x Pc68/5*Starter. **Journal of Phytopathology**, Berlin, 2009. Submetido.

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

HEAGLE, A.S.; MOORE, M.B. Some effects of moderate adult resistance to crown rust of oats. **Phytopathology**, St. Paul, v.60, p.461-466, 1970.

IORCZESKI, E.J.; MINELLA, E.; FEDERIZZI, L.C.; NASCIMENTO JUNIOR, A.; DURAN y VEIGA, G.N.A.; BAIER, A.C.; FLOSS, E.L.; CARVALHO, F.I.F.; PACHECO, M.T. Aveia, cevada, triticale e centeio. In: ALBUQUERQUE, A.C.S.; SILVA, A.G. (Eds.). **Agricultura tropical: quatro décadas de inovações tecnológicas, institucionais e políticas**. Brasília: EMBRAPA Informações Técnicas, v.1, 2008. p.185-198.

JOHNSON, R. Practical breeding for durable resistance to rust diseases in self-pollinating cereals. **Euphytica**, Wageningen, v.27, p.529-540, 1978.

JOHNSON, R. Genetic background of durable resistance. In: LAMBERTI, F., WALLER, J.M.; VAN DER GRAAF, N.A. (Eds.). **Durable resistance in crops**. New York : Plenum Press, 1983. p.5-26.

JOHNSON, R. A critical analysis of durable resistance. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, v.22, p.309-330, 1984.

JOHNSON, R.; BOWYER, D.E. A rapid method for measuring production of yellow rust spores on single seedlings to assess differential interactions of wheat cultivars with *Puccinia striiformis*. **Annals of Applied Biology**, Warwick, v.77, p.251-258, 1974.

JOHNSON, R.; TAYLOR, A.J. Isolates of *Puccinia striiformis* collected in England from the wheat varieties Maris Beacon and Joss Cambier. **Nature**, London, v.238, p.105-106, 1972.

JOHNSON, R.; WILCOXSON, R. D. Inheritance of slow rusting of barley infected with *Puccinia hordei* and selection of latent period and number of uredia. **Phytopathology**, St. Paul, v. 69, p. 145-151. 1979.

JØRGENSEN, J.H. Discovery, characterization and exploitation of Mlo powdery mildew resistance in barley. **Euphytica**, Wageningen, v.63, p.141-152, 1992.

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

KHANNA, R.; BANSAL, U.K.; SAINI, R.G. Genetics of durable resistance to leaf rust and stripe rust of an Indian wheat cultivar HD2009. **Journal of Applied Genetics**, Poznan, v.46, n.3, p.259-263, 2005.

KICHERER, S. et al. Localising QTL's for leaf rust resistance and agronomic traits in barley (*Hordeum vulgare* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v.100, n.6, p.881-888, 2000.

KULCHESKI, F.R. **Potencial da resistência genética à ferrugem da folha em aveia para o controle da moléstia no Sul do Brasil**. 2007. 68f. Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2007.

KULCHESKI, F.R.; GRAICHEN, F.A.S.; DELATORRE, C.A.; MARTINELLI, J.A.; PACHECO, M.T. Evolução da resistência parcial à ferrugem da folha na população de aveia branca UFRGS 7 x UFRGS 910906. In: REUNIÃO DA COMISSÃO BRASILEIRA DE PESQUISA DE AVEIA, 26., 2006, Guarapuava. **Resultados experimentais**. Guarapuava, 2006. p.61-64.

LEE, T.S.; SHANER, G. Oligogenic inheritance of length of latent period in six slow leaf-rusting wheat cultivars. **Phytopathology**, St. Paul, v.75, p.636-643, 1985.

LEONARD, K.J. O que sabemos sobre a ferrugem da folha em aveia? In: REUNIÃO DA COMISSÃO BRASILEIRA DE PESQUISA DE AVEIA, 19., 1999, Porto Alegre. **Palestras**. Porto Alegre, 1999.

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

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

LUKE, H.H.; BARNETT, R.D.; PFAHLER, P.L. Inheritance of horizontal resistance to crown rust in oats. **Phytopathology**, St. Paul, v.65, p.631-632, 1975.

MA, W.; GUTTMAN, D.S. Evolution of prokaryotic and eukaryotic virulence effectors. **Current Opinion in Plant Biology**, The Netherlands, v.11, p.412-419, 2008.

MARTIN, C.D.; MILLER, J.D.; BUSH, R.H. Quantitation of slow rusting in seedling and adult spring wheat. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v.57, p.1550-1556, 1979.

MARTINELLI, J.A. Danos no rendimento e na qualidade de grãos de aveia pela ferrugem da folha. In: REUNIÃO DA COMISSÃO BRASILEIRA DE PESQUISA DE AVEIA, 15., 1995, Guarapuava. **Resultados experimentais**. Entre Rios – Guarapuava, 1995. p.175-177.

MARTINELLI, J.A. Major diseases on oats in South America. In: INTERNATIONAL OATS CONFERENCE, 6., 2000, Lincoln. **Proceeding...** Christchurch: New Zealand Institute for Crop & Food Research Limited, 2000. p.276-282.

MARTINELLI, J.A. Oat diseases and their control. In: SUTTIE, J.M.; REYNOLDS, S.G. (Eds.). **Fodder oats: a world overview**. Roma: FAO, 2004. Cap.12. p.197-214.

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**, Jaguariúna, v.40, p.116-118, 1994.

MATTIELO, R.R.; BARBIERI, R.L.; CARVALHO, F.I.F. Resistência das plantas à moléstias fúngicas. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.27, p.161-168, 1997.

McDONALD, B.A.; MUNDT, C.C.; CHEN, R.S. The role for selection on the genetic structure of pathogen populations: evidence from field experiments with *Mycosphaerella graminicola* on wheat. **Euphytica**, Wageningen, v.92, p.73-80, 1996.

McDONALD, B.A.; LINDE, C. Pathogen population genetics, evolutionary potential, and durable resistance. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, v.40, p.349-379, 2002.

McDOWELL, J.M.; WOLFFENDEN, B.J. Plant disease resistance genes: recent insight and potential applications. **Trends in Biotechnology**, London, v.21, p.178-183, 2003.

MILACH, S.C.K.; CRUZ, R.P. Piramidização de genes de resistência às ferrugens em cereais. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.27, n.4, p.685-689, 1997.

MILACH, S.C.K.; FEDERIZZI, L.C.; HANDEL, C.L.; BARBOSA NETO, J.F.; PACHECO, M.T. Hibridação em aveia. In: BOREM, A. (Ed.). **Hibridação artificial de plantas**. Viçosa: UFV, 1999. p.121-137.

MURPHY, J.P.; HOFFMAN, L.A. Origin, history and production of oat. In: MARSHALL, H.G.; SORRELS, M.E. (Co-ed.). **Oat Science and Technology**. Madison: Crop Science Society of American, 1992. p.1-28.

NIKS, R.E.; RUBIALES, D. Potentially durable resistance mechanisms in plants to specialized fungal pathogens. **Euphytica**, Wageningen, v.124, p.201-216, 2002.

OATES, J.D. Disease on oats! What disease on oats? In: INTERNATIONAL OATS CONFERENCE, 6., 2000, Lincoln. **Proceeding...** Christchurch: New Zealand Institute for Crop & Food Research Limited, 2000. p.265-275.

OHM, H.W.; SHANER, G.E. Three components of slow leaf-rusting at different growth stages in wheat. **Phytopathology**, St. Paul, v.66, p.1356-1360, 1976.

OHM, H.W.; SHANER, G.E. Breeding oats for resistance to diseases. In: MARSHALL, H.G.; SORRELS, M.E. (Co-ed.). **Oat Science and Technology**. Madison: Crop Science Society of American, 1992. p.657-690.

PACHECO, M.T. **Selection for partial resistance to oat crown rust in two recurrent selection populations**. 2004. 133f. Thesis (Doctor of Philosophy) - University of Minnesota, Minneapolis, 2004.

PACHECO, M.T. Produção e mercado de aveia: qual o lugar do Brasil no mapa mundial? In: REUNIÃO DA COMISSÃO BRASILEIRA DE PESQUISA DE AVEIA, 28., 2008, Pelotas. **Palestras**. Pelotas, 2008. p.46-57.

PACHECO, M.T.; FEDERIZZI, L.C.; SANTOS, R.S.; SEVERO, M.F. Efeito da época e número de aplicações de fungicida sobre genótipos de aveia branca com resistência parcial à ferrugem da folha, em dois anos de avaliação. In: REUNIÃO DA COMISSÃO BRASILEIRA DE PESQUISA DE AVEIA., 29., 2009, Porto Alegre. **Resultados Experimentais**. Porto Alegre, 2009. p.170-173.

PALLOIX, A.; AIME, V.; MOURY, B. Durability of plant major resistance genes to pathogens depends on the genetic background, experimental evidence and consequences for breeding strategies. **New Phytologist**, Cambridge, 2009. No prelo.

PARLEVIET, J.E. Race-specific aspects of polygenic inheritance of partial resistance of barley to leaf rust, *Puccinia hordei*. **Netherland Journal of Plant Pathology**, The Netherlands, v.84, p.121-126, 1978.

PARLEVLIET, J.E. Components of resistance that reduce the rate of epidemic development. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, v.17, p.203-222, 1979.

PARLEVLIET, J.E. What is durable resistance, a general outline. In: JACOBS, Th.; PARLEVLIET, J.E. (Eds.) **Durability of disease resistance**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1993. p.23-39.

PARLEVLIET, J.E. Present concepts in breeding for diseases resistance private. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE FITOPATOLOGIA, 30., 1997, Poços de Caldas. **Palestras**. Viçosa: UFV, 1997. p.7-15.

PARLEVLIET, J.E. Durability of resistance against fungal, bacterial and viral pathogens, present situation. **Euphytica**, Wageningen, v.124, n.2, p.147-156, 2002.

PARLEVLIET, J.E.; LEIJN, M.; VAN OMMEREN, A. Accumulating polygenes for partial resistance in barley to barley leaf rust, *Puccinia hordei*. II. Field evaluation. **Euphytica**, Wageningen, v.34, p.15-20, 1985.

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, p.5-21, 1977.

PINK, D.A.C. Strategies using genes for non-durable disease resistance. **Euphytica**, Wageningen, v.124, p.227-236, 2002.

POLAND, J.A.; BALINT-KURTI, P.J.; WISSER, R.J.; PRATT, R.C.; NELSON, R.J. Shades of gray: the world of quantitative disease resistance. **Trends in Plant Science**, London, v.14, n.1, p.21-29, 2008.

PORTYANKO, V.A.; CHEN, G.; RINES, H.W.; PHILLIPS, R.L.; LEONARD, K.J.; OCHOCKI, G.E.; STUTHMAN, D.D. Quantitative trait loci for partial resistance to crown rust, *Puccinia coronata*, in cultivated oat, *Avena sativa* L. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v.111, p.313-324, 2005.

PRETORIUS, Z.A.; RIJKENBERG, F.H.J.; WILCOXSON, R.D. Effects of growth stage, leaf position and temperature on adult-plant resistance of wheat infected by *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*. **Plant Pathology**, Oxford, v.37, p.36-44, 1988.

PRIESTLEY, R.H.; BAYLES, R.A. The contribution and value of resistant cultivars to disease control in cereals. In: CLIFFORD, B. C.; LESTER, E. (Eds.) **Control of plant diseases: costs and benefits**. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1988. p.53-65.

REIS, E.M.; CASA, R.T.; MEDEIROS, C.A. **Diagnose, patometria e controle de doenças de cereais de inverno**. Londrina, 2001. 94p.

RIBEIRO DO VALE, F.X.; PARLEVLIET, J.E.; ZAMBOLIM, L. Concepts in plant disease resistance. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v.26, n.3, 577-589, 2001.

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

SAS Institute Inc. 2000. **SAS Software, versão 8.0**. Cary, NC, 2000.

SCHWESSINGER, B.; ZIPFEL, C. News from the frontline: recent insights into PAMP-triggered immunity in plants. **Current Opinion in Plant Biology**, The Netherlands, v.11, p.389-395, 2008.

SIMONS, M.D. Heritability of field resistance to the oat crown rust fungus. **Phytopathology**, St. Paul, v. 65, p.324-328, 1975.

SIMONS, M.D. Crown Rust. In: ROELFS, A.P.; BUSHNELL, W.R. (Eds.). **The cereal rusts: Diseases, distribution, epidemiology and control**. New York: Academic Press, 1985. p.132-172.

SIMONS, M.D.; MURPHY, H.C. Oat diseases. In: COFFMAN, A.A. (Ed.). **Oats and oat improvement**. Madison: American Society of Agronomy, 1961. p.330-390.

SINGH, H.; RAO, M.V. Area under the disease progress curve: Its reliability as a measure of slow-rusting resistance. **Plant Breeding**, Berlin, v.103, p.319-323, 1989.

SINGH, R.P.; HUERTA-ESPINO, J.; WILLIAM, H.M. Genetics and breeding for durable resistance to leaf and stripe rusts in wheat. **Turkish Journal of Agricultural and Forestry**, Ankara, v.29, n.2, p.121-127, 2005.

SKOVMAND, B.; WILCOXSON, R.D.; SHEARER, B.L.; STUCKER, R.E. Inheritance of slow rusting to stem rust in wheat. **Euphytica**, Wageningen, v.27, n.1, p.95-107, 1978.

STEEL, R.G.D.; TORRIE, J.H.; DICKEY, D.A. **Principles and procedures of statistics: a biometrical approach**. 3rd ed. Boston: McGraw-Hill, 1997. 666p.

STEFFENSON, B.J. Analysis of durable resistance to stem rust in barley. **Euphytica**, Wageningen, v.63, p.153-167, 1992.

STEIN, M.; SOMERVILLE, S.C. Mlo, a novel modulator of plant defense and cell death, binds calmodulin. **Trends in Plant Science**, London, v.7, p.379-380, 2002.

SZTEJNBERG, A.; WAHL, I. Mechanisms and stability of slow stem rusting resistance in *Avena sterilis*. **Phytopathology**, St. Paul, v.66, p.74-80, 1976.

THOMAS, H. Cytogenetics of *Avena*. In: MARSHALL, H.G.; SORRELLS, M.E. (Co-ed.). **Oat Science and Technology**. Madison: Crop Science Society of America, 1992. p.473-507.

THOMÉ, G.C.H. **Genética e análise molecular da resistência parcial à ferrugem da folha em aveia**. 1999. 126f. Tese (Doutorado) - Programa de Pós-

graduação em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1999.

THOMÉ, G.C.H.; CABRAL, C.B.; BOTHONA, C.R.A.; FASSINA, P.E.M.; FEDERIZZI, L.C.; MILACH, S.C.K. Efeitos da ferrugem da folha sobre caracteres de importância agrônômica em genótipos de aveia com diferentes tipos de reação à doença. In: REUNIÃO DA COMISSÃO SUL-BRASILEIRA DE PESQUISA DE AVEIA, 16., 1996, Florianópolis. **Resultados experimentais**. Florianópolis: UFSC, 1996. p.54-56.

THOMÉ, G.C.H.; MILACH, S.C.K.; CRUZ, R.P.; FEDERIZZI, L.C. 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. Partial resistance of oat genotypes to crown rust. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.36, n.2, p.393-398, 2001.

TISIAN, L.M. **Variabilidade, herdabilidade e regiões genômicas associadas à expressão da resistência parcial à ferrugem da folha em aveia (*Avena sativa* L.) avaliada em parcelas**. 2005. 87f. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2005.

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

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

VAN GINKEL, M.; RAJARAM, S. Breeding for durable resistance to diseases in wheat: an international perspective. In: JACOBS, Th.; PARLEVLIET, J. E. (Eds.) **Durability of disease resistance**. Dordrecht: Kluwer Academics, 1993. p.259-272.

VIEIRA, E.A.; CARVALHO, F.I.F.; CHAVES, M.S.; OLIVEIRA, A.C.; SILVA, J.A.G.; BERTRAN, I.; SCHMIDT, D.A.M.; RIBEIRO, G.; FINATTO, T.; SILVEIRA, G. 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, 2006a.

VIEIRA, E.A.; CARVALHO, F.I.F.; CHAVES, M.S.; OLIVEIRA, A.C.; MARTINS, A.F.; SILVA, J.A.G.; HARTWIG, I.; SILVA, G.O.; CARVALHO, M.F.; BUSATO, C.C. Diversidade e estrutura genética para virulência de três populações sul brasileiras de *Puccinia coronata*. **Bragantia**, Campinas, v.65, n.1, p.147-155, 2006b.

VIZZOTTO, M. Propriedades funcionais da aveia (*Avena sativa*). In: REUNIÃO DA COMISSÃO BRASILEIRA DE PESQUISA DE AVEIA, 28., 2008, Pelotas. **Palestras**. Pelotas, 2008. p.62-71.

WAGGONER, P.E. Progress curves of foliar diseases: their interpretation and use. In: LEONARD, K.J.; FRY, W.E. (Eds.). **Plant Disease Epidemiology**. Population dynamic and management – v.1. New York: Macmillan, 1986. p.3-37.

WAHL, I.; WILCOXSON, R.D.; ROWELL, J.B. Slow rusting of wheat and stem rust detected in the glasshouse. **Plant Disease**, St. Paul, v.64, p.54-56, 1980.

WANG, G-L.; MACKILL, D.J.; BONMAN, J,M,; Mc-COUCH, S.R.; CHAMPOUX MC, NELSON, R.J. RFLP mapping of genes conferring complete and partial resistance to blast in a durably resistant rice cultivar. **Genetics**, Pittsburgh, v.136, p.1421–1434, 1994.

WESP, C.L. **Componentes da resistência quantitativa à ferrugem da folha em linhagens recombinantes de aveia**. 2005. 84f. Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2005.

WILCOXSON, R.D. Genetics of slow rusting in cereals. **Phytopathology**, St. Paul, v.71, p.989-993, 1981.

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, p.275-281, 1975.

WOLDEAB, G.; FININSA, C.; SINGH, H.; YUEN, J.; CROSSA, J. Variation in partial resistance to barley leaf rust (*Puccinia hordei*) and agronomic characters of Ethiopian landrace lines. **Euphytica**, Wageningen, v.158, p.139-151, 2007.

YOUNG, N.D. QTL mapping and quantitative disease resistance in plants. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, v.34, p. 479-501, 1996.

ZIMMER, D.E.; SCHAFER, J.F.; PATTERSON, F.L. Mutations for virulence in *Puccinia coronata*. **Phytopathology**, St. Paul, v.53, p.171-176, 1963.