

**MELHORAMENTO GENÉTICO DO MAMOEIRO E MAPEAMENTO  
DE LOCUS DE RESISTÊNCIA QUANTITATIVA (QRL) ÀS DOENÇAS  
PINTA-PRETA E MANCHA-DE-PHOMA**

**TATHIANNE PASTANA DE SOUSA POLTRONIERI**

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE  
DARCY RIBEIRO – UENF**

**CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ  
FEVEREIRO – 2018**

MELHORAMENTO GENÉTICO DO MAMOEIRO E MAPEAMENTO  
DE LOCUS DE RESISTÊNCIA QUANTITATIVA (QRL) ÀS DOENÇAS  
PINTA-PRETA E MANCHA-DE-PHOMA

**TATHIANNE PASTANA DE SOUSA POLTRONIERI**

“Tese apresentada ao Centro de Ciências e  
Tecnologias Agropecuárias da Universidade  
Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro,  
como parte das exigências para obtenção do  
título de Doutora em Genética e Melhoramento  
de Plantas”

Orientador: Prof. Silvaldo Felipe da Silveira

CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ  
FEVEREIRO - 2018

## FICHA CATALOGRÁFICA

Preparada pela Biblioteca do CCTA / UENF

029/2018

P779 Poltronieri, Tathianne Pastana de Sousa.

Melhoramento genético do mamoeiro e mapeamento de locus de resistência quantitativa (QRL) as doenças pinta-preta e mancha-de-phoma / Tathianne Pastana de Sousa Poltronieri. – Campos dos Goytacazes, RJ, 2018.

185 f. : il.

Bibliografia: f. 141 – 163.

Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias, 2018.

Orientador: Silvaldo Felipe da Silveira.

1. *Carica papaya*. 2. *Asperisporium caricae*. 3. *Stagonosporopsis caricae*.  
4. Mamoeiro – Resistência a Fungos. I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD – 634.651

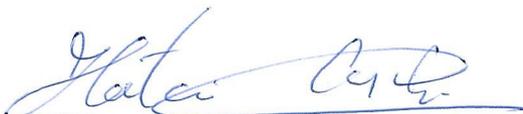
MELHORAMENTO GENÉTICO DO MAMOEIRO E MAPEAMENTO  
DE LOCUS DE RESISTÊNCIA QUANTITATIVA (QRL) AS DOENÇAS  
PINTA-PRETA E MANCHA-DE-PHOMA

**TATHIANNE PASTANA DE SOUSA POLTRONIERI**

“Tese apresentada ao Centro de Ciências e  
Tecnologias Agropecuárias da Universidade  
Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro,  
como parte das exigências para obtenção do  
título de Doutora em Genética e Melhoramento  
de Plantas”

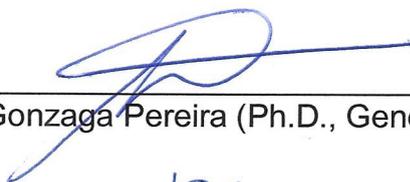
Aprovada em: 06 de fevereiro de 2018

Comissão Examinadora:



---

Hélcio Costa (D.Sc., Fitopatologia) – INCAPER



---

Prof. Messias Gonzaga Pereira (Ph.D., Genética e Melhoramento) – UENF



---

Prof. Helaine Christine Cancela Ramos (D.Sc., Genética e Melhoramento) – UENF



---

Prof. Silvaldo Felipe da Silveira (D.Sc., Fitopatologia) – UENF  
(Orientador)

## **DEDICATÓRIA**

Ao meu filho lindo, Bernardo, por todo carinho paciência e amor;

Aos meus pais, meus pilares, meus exemplos, amo vocês;

Ao meu maridinho Bruno, por toda ajuda, incentivo, força e amor;

A todos que sempre me incentivaram a seguir o que eu acredito.

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço primeiramente a Deus, que esteve sempre ao meu lado, me guiando e ajudando em todos os momentos, permitindo ser o que sou, e colocando em meu caminho anjos que me permitiram realizar meus sonhos;

À Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro e ao programa de Genética e melhoramento de plantas da UENF, pela oportunidade de realizar o curso de doutorado, bem como minha pesquisa, com todo o apoio possível;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa e apoio financeiro ao projeto de Pesquisa.

Ao meu orientador, Silvaldo Felipe da Silveira, por acreditar e confiar em mim, encorajando-me em todos os momentos, pelo cuidado e atenção, por me ajudar sempre que precisei e, claro, pelas xícaras de café durante nossas tardes no laboratório;

Em especial, ao meu filho Bernardo, que esteve sempre ao meu lado me apoiando e que compreendeu minha distância ao longo desse tempo, por todo carinho, amor e palavras doces que me davam força sempre que eu precisava, por entender o quanto isso era importante para mim;

Ao meu maridinho lindo, Bruno, que sempre me apoiou e incentivou, que esteve ao meu lado em todos os momentos, com seu amor incondicional, carinho, atenção e, até mesmo, com seus ouvidos para me escutar reclamar quando as coisas não saíam como eu gostaria;

Aos meus pais, Carmen e Floriano, por me ajudarem a trilhar esse caminho, por me dar força e incentivo, por todos os ensinamentos de vida, meus exemplos de determinação, não sei o que seria de mim sem vocês;

Ao professor Messias Gonzaga Pereira, pela co-orientação, confiança, ajuda e, ensinamentos durante esses anos;

Ao professor Marcelo Vivas, pela co-orientação, por todos os momentos em que me ajudou, e me fez pensar em como fazer a pesquisa da melhor maneira possível;

Ao professor Alexandre Pio Viana, pelas valiosas contribuições no projeto e qualificação;

À professora Helaine Christine Cancela Ramos, pela ajuda, atenção e ensinamentos nessa última fase da pesquisa;

À pesquisadora da Embrapa, Marli Costa, que sempre me auxiliou e incentivou durante a pesquisa;

À Caliman Agrícola S. A, pelo suporte dado à realização dessa pesquisa, em especial ao engenheiro agrônomo, Geraldo Antônio Ferregueti e ao funcionário Ailton Benfica Sincora, pela atenção e disponibilidade;

À Fernanda, Marcela e Pedro, que me auxiliaram nos trabalhos de laboratório e que se tornaram grandes amigos que estavam sempre ao meu lado;

Ao Secretário Daniel, que sempre me ajudou e incentivou com palavras de carinho e ânimo;

Ao Vicente Mussi-Dias, pela amizade, ajuda, carinho e confiança que sempre depositou em mim;

Aos amigos que fiz na UENF: Pedro, Beatriz, Camila, Vicente, Júlio, Renato, Diego, Adriana, Alinne, Thamara, Maria do Socorro, Verônica, Flavia, Caio, Sandra, Paulo, Samuel e Walter, por toda ajuda nos experimentos, por todos os nossos momentos de descontração, risadas, nossos churrascos e jogos que varavam a madrugada;

A todos da minha família, que sempre me apoiaram e, de algum modo, contribuíram para minha formação;

À minha irmã Talitha, pela amizade, companheirismo e por toda confiança que deposita em mim;

E a todos que acreditaram, comigo, que esse sonho se tornaria realidade.

## SUMÁRIO

RESUMO .....	xv
ABSTRACT .....	xviii
1. INTRODUÇÃO .....	1
2. OBJETIVOS .....	4
3. CAPÍTULOS .....	6
3.1. RESISTÊNCIA ÀS DOENÇAS FÚNGICAS PINTA-PRETA E MANCHA-DE-PHOMA EM GENÓTIPOS DE MAMOEIRO PER SE E EM CRUZAMENTOS TOPCROSSES .....	6
3.1.1. INTRODUÇÃO .....	6
3.1.2. REVISÃO .....	8
3.1.2.1. Aspectos gerais da cultura do mamoeiro.....	8
3.1.2.2. Importância econômica.....	11
3.1.2.3. Doenças da cultura do mamoeiro .....	12
3.1.2.3.1. Pinta-preta ( <i>Asperisporium caricae</i> (Speg.) Maubl.).....	13
3.1.2.3.2. Mancha-de-phoma ( <i>Stagonosporopsis caricae</i> (Sydow & P. Sydow)) .. .....	15
3.1.2.4. Melhoramento do mamoeiro .....	16
3.1.2.4.1. Melhoramento do mamoeiro visando resistência a doenças .....	18
3.1.2.5. Uso de testadores e estudo da capacidade combinatória no melhoramento genético.....	19
3.1.2.6. Heterose .....	21

3.1.3. MATERIAL E MÉTODOS.....	23
3.1.3.1. Área experimental.....	23
3.1.3.2. Material genético (híbridos, linhagens e topcrosses).....	23
3.1.3.3. Condições experimentais.....	25
3.1.3.4. Avaliações das doenças .....	27
3.1.3.5. Características avaliadas:.....	27
3.1.3.6. Análises estatísticas .....	29
3.1.3.6.1. Análise de variância e comparação de médias .....	29
3.1.3.6.2. Parâmetros genéticos.....	29
3.1.3.6.3. Heterose e heterobeltiose .....	31
3.1.3.6.4. Capacidade de combinação .....	31
3.1.4. RESULTADOS E DISCUSSÃO .....	32
3.1.4.1. Análise de variância e parâmetros genéticos .....	32
3.1.4.2. Análise de médias .....	37
3.1.4.2.1. Resistência a pinta-preta de genótipos <i>per se</i> e em cruzamento .....	37
3.1.4.2.2. Resistência à mancha-de-phoma <i>per se</i> e em cruzamentos.....	43
3.1.4.3. Capacidade de combinação .....	47
3.1.4.3.1. Capacidade específica de combinação para pinta-preta.....	47
3.1.4.3.2. Capacidade específica de combinação para mancha-de-phoma.....	53
3.1.4.4. Heterose .....	56
3.1.4.4.1. Heterose para resistência à pinta-preta.....	57
3.1.4.4.2. Heterose para resistência à mancha-de-phoma.....	61
3.1.5. CONCLUSÕES .....	65
3.2. SELEÇÃO DE LINHAGENS F <sub>4</sub> DE MAMOEIRO PARA RESISTÊNCIA À MANCHA-DE-PHOMA E PINTA-PRETA VIA MODELOS MISTOS.....	67
3.2.1. INTRODUÇÃO .....	67
3.2.2. REVISÃO .....	69
3.2.2.1. Medidas repetidas no melhoramento de plantas .....	69
3.2.2.2. Seleção de genótipos via modelos mistos .....	71
3.2.2.3. Correlações e análise de trilha entre os caracteres.....	73
3.2.3. MATERIAL E MÉTODOS.....	75
3.2.3.1. Material Vegetal.....	75
3.2.3.2. Área experimental.....	78
3.2.3.3. Delineamento e condições experimentais .....	78

3.2.3.4.	Avaliação da pinta-preta e mancha do phoma.....	78
3.2.3.5.	Análises estatísticas .....	80
3.2.3.5.1.	Componentes de variância (REML individual) e coeficiente de repetibilidade.....	81
3.2.3.5.2.	Componentes de média (BLUP Individual) e seleção genotípica .....	81
3.2.3.5.3.	Correlações simples e análise de trilha das variáveis associadas às doenças pinta-preta e mancha-de-phoma do mamoeiro.....	82
3.2.4.	RESULTADOS E DISCUSSÃO .....	83
3.2.4.1.	Componentes de variância (REML individual) e coeficiente de repetibilidade.....	83
3.2.4.2.	Eficiência no uso de M medidas .....	86
3.2.4.3.	Seleção de genótipos superiores.....	90
3.2.4.4.	Estabilidade de valores genotípicos para seleção .....	96
3.2.4.5.	Correlações .....	99
3.2.4.6.	Análise de trilha .....	102
3.2.5.	CONCLUSÃO .....	104
3.3.	MAPEAMENTO GENÉTICO DE QTL PARA RESISTÊNCIA À PINTA-PRETA E MANCHA DE PHOMA EM MAMOEIRO .....	105
3.3.1.	INTRODUÇÃO .....	105
3.3.2.	REVISÃO .....	108
3.3.2.1.	Utilização de marcadores moleculares no melhoramento .....	108
3.3.2.2.	Mapeamento genético .....	110
3.3.2.3.	QTL.....	113
3.3.3.	MATERIAL E MÉTODOS.....	116
3.3.3.1.	Obtenção de linhagens.....	116
3.3.3.2.	Condução do experimento.....	118
3.3.3.3.	Obtenção dos dados fenotípicos .....	118
3.3.3.3.1.	Avaliação dos sintomas.....	118
3.3.3.3.2.	Mapeamento de QTL.....	120
3.3.4.	RESULTADOS E DISCUSSÃO .....	121
3.3.4.1.	Dados fenotípicos e identificação de QTL .....	121
3.3.4.2.	Identificação de QTL.....	125
3.3.4.3.	Identificação de QTL para SPPFr .....	132
3.3.4.4.	Identificação de QTL para IPPFr .....	134

3.3.4.5. Identificação de QTL para SPPFo .....	135
3.3.4.6. Identificação de QTL para IPPFo.....	135
3.3.4.7. Identificação de QTL para SMPFo.....	138
3.3.4.8. Identificação de QTL para IMPFo .....	138
3.3.5. CONCLUSÃO .....	139
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	141

## LISTA DE TABELAS

### **Capítulo 1 - Resistência às doenças fúngicas pinta-preta e mancha-de-phoma de genótipos de mamoeiro *per se* e em cruzamentos *topcrosses***

<b>Tabela 1</b> - Linhagens de mamoeiro utilizadas na pesquisa para a obtenção dos híbridos <i>topcrosses</i> . Linhares, Espírito Santo, 2014 .....	25
<b>Tabela 2</b> - Representação dos vinte híbridos <i>topcrosses</i> obtidos neste estudo.....	26
<b>Tabela 3</b> - Resumo da análise de variância individual, em blocos ao acaso para as seis características avaliadas em três épocas distintas, Linhares, ES;2015 e 2016.....	33
<b>Tabela 4</b> - Teste de média para pinta-preta ( <i>A. caricae</i> ) avaliadas em agosto e novembro 2015 e março 2016, em Linhares, ES.....	38
<b>Tabela 5</b> - Teste de média para mancha-de-phoma ( <i>S. caricae</i> ) avaliadas em agosto e novembro 2015 e março 2016, em Linhares, ES.....	44
<b>Tabela 6</b> - Estimativas de capacidade específica de combinação (CEC) dos sete híbridos de mamoeiro do grupo Solo, utilizando-se o testador SS-72/12 para as quatro características de resistência à pinta-preta ( <i>A. caricae</i> ), tanto nos frutos como nas folhas, Linhares, ES, 2015.....	48
<b>Tabela 7</b> - Estimativas de capacidade específica de combinação (CEC) dos oito híbridos de mamoeiro do grupo Formosa, utilizando-se o testador Sekati	

para as quatro características de resistência à pinta-preta ( <i>A. caricae</i> ), tanto nos frutos como nas folhas, Linhares, ES, 2015.....	50
<b>Tabela 8</b> - Estimativas de capacidade específica de combinação (CEC) dos cinco híbridos de mamoeiro do grupo Formosa, utilizando-se os testadores 41/7 e JS-12 para as quatro características de resistência à pinta-preta ( <i>A. caricae</i> ), tanto nos frutos como nas folhas, Linhares, ES, 2015.....	52
<b>Tabela 9</b> - Estimativas de capacidade específica de combinação (CEC) dos sete híbridos de mamoeiro do grupo Solo, utilizando-se o testador SS-7212 para as duas características de resistência à mancha-de-phoma ( <i>S. caricae</i> ) nas folhas, Linhares, ES, 2015 e 2016.....	53
<b>Tabela 10</b> - Estimativas de capacidade específica de combinação (CEC) dos oito híbridos de mamoeiro do grupo Formosa, utilizando-se o testador Sekati para as duas características de resistência a mancha-de-phoma ( <i>S. caricae</i> ) nas folhas, Linhares, ES, 2015 e 2016.....	55
<b>Tabela 11</b> - Estimativas de capacidade específica de combinação (CEC) dos cinco híbridos de mamoeiro do grupo Formosa, utilizando-se os testadores 41/7 e JS-12 para as duas características de resistência à mancha-de-phoma ( <i>S. caricae</i> ) nas folhas, Linhares, ES, 2015 e 2016.....	56
<b>Tabela 12</b> - Estimativa de heterose para severidade de pinta-preta em folhas e frutos e para incidência de pinta-preta, avaliadas em híbridos de mamoeiro derivados de cruzamento com testadores do grupo Solo e Formosa, nos anos de 2015 e 2015, Linhares, ES.....	58
<b>Tabela 13</b> - Heterose cultivar padrão para severidade de pinta-preta em folha, fruto e incidência de pinta-preta em híbridos de mamoeiro, derivados de cruzamento com testadores do grupo Solo e Formosa, nos anos de 2015 e 2016 em Linhares, ES.....	60
<b>Tabela 14</b> - Estimativa de heterose para severidade e incidência de mancha-de-phoma em folhas, avaliadas em híbridos de mamoeiro, derivados de cruzamento com testadores do grupo Solo e Formosa, nos anos de 2015 e 2016 em Linhares, ES.....	62
<b>Tabela 15</b> - Heterose cultivar padrão para severidade e incidência de mancha-de-phoma em folha, em híbridos de mamoeiro derivados de	

cruzamento com testadores do grupo Solo e Formosa, nos anos de 2015 e 2016 em Linhares, ES.....	64
---	----

**Capítulo 2 - Seleção de linhagens F4 de mamoeiro para resistência à mancha-de-phoma e pinta-preta via modelos mistos**

<b>Tabela 1</b> - Estimativas dos componentes de variância e coeficientes de determinação, obtidos pelo REML individual para severidade de pinta-preta no fruto (SPPFr), incidência de pinta-preta no fruto (IPPFr), severidade de pinta-preta na folha (SPPFo), incidência de pinta-preta na folha (IPPFo), severidade de mancha-de-phoma na folha (SMPFo) e incidência de mancha-de-phoma (IMPFo) em populações F <sub>4</sub> de mamoeiro, em quatro épocas nos anos de 2015 e 2016, em Linhares-ES.....	84
---	----

<b>Tabela 2</b> - Eficiência das medidas repetidas preditas pelo Blup para severidade de pinta-preta em folha e fruto, incidência de pinta-preta em fruto avaliadas em quatro épocas, nos anos de 2015 e 2016, Linhares-ES.....	88
---	----

<b>Tabela 3</b> - Eficiência das medidas repetidas preditas pelo Blup para incidência de pinta-preta em folha e severidade e incidência de mancha-de-phoma em folha, avaliadas em quatro épocas, nos anos de 2015 e 2016, Linhares-ES.....	89
--	----

<b>Tabela 4</b> – Ordenamento dos valores fenotípicos e ganhos preditos para severidade e incidência de pinta-preta em frutos (SPP Fr e IPP Fr) e severidade de pinta-preta em folhas (SPP Fo) em população F <sub>4</sub> de mamoeiro, avaliadas em quatro épocas nos anos de 2015 e 2016, em Linhares-ES.....	92
---	----

<b>Tabela 5</b> - Ordenamento dos valores fenotípicos e ganhos preditos para incidência de pinta-preta em frutos (IPP Fo) e severidade e incidência de mancha-de-phoma (SMP Fo e IMP Fo) população F <sub>4</sub> de mamoeiro, avaliadas em quatro épocas nos anos de 2015 e 2016, em Linhares-ES.....	94
--	----

<b>Tabela 6</b> - Estabilidade de valores genéticos (MHVG), quanto à resistência de mamoeiro à pinta-preta e mancha-de-phoma em folhas e frutos preditos pela análise BLUP, no ano de 2015 e 2016, no município de Linhares ES.....	97
---	----

<b>Tabela 7</b> - Estimativas dos coeficientes de correlação fenotípica ( $r_f$ ), genotípica ( $r_g$ ) e ambiental ( $r_e$ ) entre as variáveis de resistência e	
---	--

produtividade do mamoeiro em quatro épocas de avaliação, nos anos de 2015 e 2016, no município de Linhares-ES..... 100

**Tabela 8** – Estimativas dos efeitos diretos e indiretos dos componentes primários severidade e incidência de pinta-preta no fruto, severidade e incidência de pinta-preta na folha e severidade e incidência de mancha-de-phoma na folha sobre a característica principal produção por planta em mamoeiro..... 103

### **Capítulo 3 - Mapeamento genético de QTL para resistência à pinta-preta e mancha de phoma em mamoeiro**

**Tabela 1** - Médias de plantas F<sub>4</sub> (População de JS-12 X Sekati), parentais e F<sub>1</sub>..... 123

**Tabela 2** - Localização dos efeitos dos QTL e ação gênica, para cada característica quantitativa em uma população F<sub>4</sub> de mamão derivada do cruzamento entre genótipos do grupo Formosa, 2017..... 126

## LISTA DE FIGURAS

### **Capítulo 1 - Resistência às doenças fúngicas pinta-preta e mancha-de-phoma de genótipos de mamoeiro per se e em cruzamentos topcrosses**

**Figura 1-** Fluxograma das etapas do programa de melhoramento genético de mamoeiro da UENF via sucessivos retrocruzamentos para obtenção de linhagens e híbridos dos grupos solo e formosa..... 24

### **Capítulo 2 - Seleção de linhagens F4 de mamoeiro para resistência à mancha-de-phoma e pinta-preta via modelos mistos**

**Figura 1** - Fluxograma das etapas do programa de melhoramento genético de mamoeiro da UENF e obtenção das progênies F4..... 77

### **Capítulo 3 - Mapeamento genético de QTL para resistência à pinta-preta e mancha de phoma em mamoeiro**

**Figura 1** - Fluxograma das etapas de melhoramento genético e de cruzamentos para o mapeamento genético do mamoeiro e identificação de QTL..... 117

**Figura 2** - Histograma da severidade e incidência de pinta-preta no fruto, severidade e incidência de pinta-preta na folha, severidade e incidência de mancha-de-phoma na folha de uma população F<sub>4</sub> com 186 plantas obtidas

pelo cruzamento entre Sekati e JS-12. Os dados apresentados indicam as médias fenotípicas dos respectivos genótipos..... 124

**Figura 3** - Análise dos picos nos grupos de ligação de mapa genético do mamoeiro (cruzamento Sekati x JS-12), indicando: a – Sete QTLs de resistência para severidade de pinta-preta nos frutos(SPPFr); b - Oito QTL para incidência de pinta-preta nos frutos (IPPFr); c - Dois QTL para severidade de pinta-preta nas folhas. O eixo vertical representa o valor de LOD score. A linha pontilhada horizontal marca o limiar (T), acima da qual (LOD score superior a 2.0) define QTL. Os números e os marcadores no eixo horizontal representam o grupo de ligação em que cada QTL foi identificado..... 129

**Figura 4** - Análise dos picos nos grupos de ligação indicando: a - Dezesete QTL de resistência para incidência de pinta-preta nas folhas (IPPFo); b - Cinco QTL para severidade de mancha-de-phoma nas folhas (SMPFo); c -. Doze QTL para incidência de mancha-de-phoma nas folhas (IMPFo). O eixo vertical representa o valor de LOD score. A linha pontilhada horizontal marca o limiar (T), acima da qual (LOD score superior a 2.0) define QTL. Os números e os marcadores no eixo horizontal representam o grupo de ligação em que cada QTL foi identificado..... 130

**Figura 5** - Localização no mapa genético de mamoeiro das regiões onde se encontrou: a - Sete QTL de resistência associados à severidade de pinta-preta nos frutos (SPPFr); b - Oito QTL associados à incidência de pinta-preta nos frutos (IPPFr); c - Dois QTL associados à severidade de pinta-preta nas folhas (SPPFo). A linha vertical indica a localização em centiMorgans (cM) do referido QTL. A linha horizontal indica a que grupo de ligação o QTL pertence. A linha vermelha indica a posição do QTL ligado..... 133

**Figura 6** - Localização no mapa genético de mamoeiro de regiões com: a - Dezesete QTL de resistência associados à incidência de pinta-preta nas folhas. (IPPFo); b - Cinco QTL associados à severidade de mancha-de-phoma nas folhas (SMPFo); c - Doze QTL associados à incidência de mancha-de-phoma nas folhas. (IMPFo). A linha vertical indica a localização em centiMorgans (cM) do referido QTL. A linha horizontal indica a que grupo de ligação o QTL pertence. A linha vermelha indica a posição do QTL ligado... 137

## RESUMO

POLTRONIERI, Tathianne Pastana de Sousa; DSc.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro; Fevereiro, 2018; Melhoramento Genético do mamoeiro e mapeamento de locus de herança quantitativa (QTL) as doenças pinta-preta e mancha-de-phoma Orientador: Silvaldo Felipe da Silveira; Conselheiros: Messias Gonzaga Pereira, Marcelo Vivas e Alexandre Pio Viana

No Brasil e no mundo, a cultura do mamoeiro (*Carica papaya*) tem a produção limitada pela ocorrência de doenças virais e fúngicas e devido à falta de cultivares comerciais mais resistentes à doenças. Nesta tese, como parte dos trabalhos desenvolvidos pelo programa de melhoramento genético do mamoeiro, desenvolvido na UENF em parceria com a empresa Caliman Agrícola S/A, objetivou-se o desenvolvimento e a identificação de genótipos de mamoeiro resistentes à duas doenças fúngicas de importância que depreciam as folhas e os frutos do mamoeiro: pinta-preta (*Asperisporium caricae* (Speg.) Maubl.), a mancha-de-phoma (*Stagonosporopsis caricae* (Sydow & P. Sydow)). Foram avaliadas linhagens, híbridos *topcrosses* e uma população F<sub>4</sub>, derivada do cruzamento entre os genótipos Sekati e JS-12. O primeiro capítulo contempla o desenvolvimento e seleção de genótipos resistentes à pinta-preta e mancha-de-phoma em mamoeiro com características morfo-agronômicas superiores a partir de cruzamento *topcross*, no qual estimaram-se a capacidade específica de combinação das linhagens com respectivos testadores (SS-72/12, Sekati, JS-12 e 41/7) e o efeito heterótico dos híbridos obtidos. Os resultados indicam variabilidade entre os genótipos para

resistência à pinta-preta e mancha-de-phoma. Os genótipos 4, 9, 20 e os híbridos SS-72/12 X 1, SS-72/12 X 4, Sekati X 1, Sekati X 20 foram alocados no grupo de menor intensidade de doença para pinta-preta em folhas e frutos. Para mancha-de-phoma os genótipos 1, 4, 20 e os híbridos SS-72/12 X 2, SS-72/12 X 4, SS-72/12 X 9, Sekati X 1, Sekati X 2, Sekati X 4, Sekati X 20 apresentaram menores valores de intensidade. Os híbridos do grupo Solo (SS-72/12 X 1, SS-72/12 X 9) e os híbridos dos grupo Formosa (Sekati X 1, Sekati X 2, Sekati X 9, JS-12X 1, JS-12 X 17) destacaram-se com estimativas de capacidade específica de combinação negativa. Pela heterose cultivar-padrão, identificaram-se 6 híbridos como superiores as testemunhas para resistência a pinta-preta e 5 híbridos superiores como mais resistentes a mancha-de-phoma. No segundo capítulo, foi avaliada, via metodologia REML/BLUP, a repetibilidade, a seleção e a correlação fenotípica, genotípica e ambiental entre as variáveis incidência e severidade das doenças pinta-preta e mancha-de-phoma em frutos e em folhas em relação a produtividade, bem como o desdobramento em efeitos diretos e indiretos por análise de trilha. Para tanto, foram utilizados 130 genótipos F<sub>4</sub>, provenientes do cruzamento entre os genótipos Sekati e JS-12, com seis repetições, avaliados em quatro épocas distintas. Foram obtidas elevadas magnitudes de repetibilidade para as características avaliadas e foram selecionados 30 genótipos quanto a resistência a ambas doenças foliares. Considerando a estabilidade dos indivíduos observou-se que para ambas as doenças os genótipos 24, 29, 46, 51, 80 e 126 se comportaram como mais resistentes, tanto em folha quanto em fruto. Observou-se, no entanto, baixa correlação entre características (variáveis de doença), demonstrando a necessidade de serem avaliadas várias características nos trabalhos de melhoramento visando resistência a estas doenças. No terceiro capítulo objetivou-se identificar locos relacionados a características quantitativas (QTL) para resistência às doenças fúngicas foliares pinta-preta e mancha-de-phoma em mamoeiro, por meio de marcadores SNP's (single nucleotide polymorphisms). A análise de QTL foi realizada pela associação dos dados do mapa de ligação com os conjuntos de dados fenotípicos de severidade e incidência, obtidos na população F<sub>4</sub>. Foram identificados ao todo 52 QTLs, sendo a incidência de pinta-preta na folha a detentora de mais QTLs, com 17 QTLs nos grupos de ligação 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 e 8. A severidade da pinta-preta na folha foi a detentora de menos QTLs, com apenas 2 QTLs, presentes no grupo de ligação 1 e 9. A variação fenotípica total explicada

pelos QTLs foi de 63,24% para SPPFr, de 59,13% para IPPFr, de 48,61% para SPPFo, 99,07% para IPPFo, 61,95% para SMPFo e de 79,55% para IMPFo. Considerando a variação explicada por cada QTL foi possível perceber uma variação de 49,87% a 1,03%, ou seja, foram identificados QTLs de grande, médio e pequeno efeito. O grupo de ligação que mais apresentou QTLs foi o grupo de ligação 1 com 11QTLs. Os QTL de maior efeito são candidatos para o desenvolvimento de ferramentas de seleção assistida em programas de melhoramento visando incorporar a resistência às doenças em linhagens-elite de mamoeiro.

Palavras chave: *Carica papaya*, *Asperisporium caricae*, *Stagonosporopsis caricae*, resistência, seleção assistida, QTLs.

## ABSTRACT

POLTRONIERI, Tathianne Pastana de Sousa; DSc.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro; February, 2018; Breeding of papaya and mapping of quantitative trait loci (QTL) as a black-spot and phoma-spot disease Advisor: Silvaldo Felipe da Silveira; Counselors: Messias Gonzaga Pereira, Marcelo Vivas and Alexandre Pio Viana

In Brazil and around tropics the papaya crop (*Carica papaya* L.) has its production threatened by viral and fungal epidemics and due to the lack of commercial cultivars more resistant to disease. As part of the papaya breeding program carried out at UENF in partnership with the company Caliman Agrícola S/A, this thesis aimed at the development and identification of papaya genotypes resistant to two important fungal diseases that reduce the leaf area and jeopardize the papaya fruits for market: black-spot (*Asperisporium caricae* Speg.) and phoma-spot (*Stagonosporopsis caricae* (Sydow & P. Sydow)). Lineages, topcross hybrids and an F4 population, derived from the crossing between the Sekati and JS-12 genotypes were evaluated. The first chapter contemplates the development and selection of resistant genotypes to black-spot and phoma-spot in papaya with superior morpho-agronomic characteristics. By a topcross design, the specific capacity of combining the lineages with respective testers (SS -72/12, Sekati, JS-12 and 41/7) and the heterocyclic effect of the obtained hybrids were determined. Significant genetic variability among genotypes for resistance to black-spot and phoma-spot were observed. The genotypes 4, 9, 20 and the hybrids SS-72/12 X 1,

SS-72/12 X 4, Sekati X 1, Sekati X 20 were allocated to the lower disease intensity group for black-spot severity and incidence on leaves and fruits. For phoma-spot, the genotypes 1, 4, 20 and the hybrids SS-72/12 X 2, SS-72/12 X 4, SS-72/12 X 9, Sekati X 1, Sekati X 2, Sekati X (SS-72/12 X 1, SS-72/12 X 9) and the hybrids of the Formosa group (Sekati X 1, Sekati X 2, Sekati X 9, JS-12X1, JS-12X17) stood out with estimates of specific negative combining ability. Standard-cultivar heterosis identified 6 hybrids as superior for black-spot resistance and 5 higher hybrids as more resistant to phoma-spot. In the second chapter, the repeatability, selection and correlation between the variables incidence and severity of the diseases black-spot and phoma-spot on fruits and leaves were evaluated using REML / BLUP methodology, in relation to the fruit productivity, as well as the direct and indirect effects were determined (unfolded) by path-analysis. For this experiment, 130 F4 individuals from the crossing between the Sekati and JS-12 genotypes were used, with six replicates, evaluated at four different periods of year. High magnitudes of repeatability were obtained for the evaluated characteristics and 30 genotypes were selected for resistance to both foliar diseases. Considering the stability of the individuals, it was observed that the individuals 24, 29, 46, 51, 80 and 126 behaved as resistant to the both diseases, in the leaves and fruits. However, it was observed a low correlation between characteristics (disease variables), demonstrating the need to evaluate several characteristics aiming the selection for resistance to both diseases. In the third chapter of this thesis, we aimed to identify quantitative traits loci (QTL) to resistance for black-spot and phoma-spot diseases in papaya crop using single nucleotide polymorphisms (SNP) markers. The QTL analysis was performed by associating the mapping data with the phenotypic data sets of severity and incidence obtained in the F4 population. A total of 52 QTLs were identified, with the incidence of black-spot on the leaf being the holder of more QTLs, with 17 QTLs in the binding groups 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 and 8. The leaf severity of black spot being less QTL, with 2 QTLs in binding groups 1 and 9. The total phenotypic variation explained by QTLs was of 63.24% for SPPFr, 59.13% for IPPFr, 48.61% for SPPFo, 99.07% for IPPFo, 61.95% for SMPFo and 79.55% for IMPFo. Considering the variations explained by each QTL ranging from 1,03 to 49,9%, the identified QTLs were classified as having smaller, medium and of larger effects. The binding group with greater number of QTL was the binding group 1 with 11 QTLs. The QTLs presenting the major effects are considered here as candidates for assisted

selection in the breeding program aiming to incorporate foliar disease resistance into elite papaya lineages.

Key words: *Carica papaya*, *Asperisporium caricae*, *Stagonosporopsis caricae* resistance, assisted selection, QTLs.

## 1. INTRODUÇÃO

Dentre as fruteiras tropicais do globo, a importância econômica e social do mamoeiro (*Carica papaya L.*) é inquestionável. Detentor de uma área cultivada de 32 mil ha, com uma produção média de 1.500.000 toneladas (Lucena, 2016; Carvalho et al., 2017), a cultura do mamoeiro se expande em quase todos os países da América Tropical (Serrano e Cattaneo, 2010). No Brasil, o mamoeiro é cultivado em todas regiões e em todos os estados, sendo a maior produção concentrada nos estados da Bahia e do Espírito Santo, sendo a Bahia a maior produtora e o Espírito Santo o maior exportador (IBGE, 2017). O principal mercado importador da fruta é o europeu, seguido pelos Estados Unidos (Carvalho et al., 2017).

O mamoeiro é conhecido pela sua suscetibilidade a uma gama de pragas e doenças que diminuem sua produtividade e a qualidade dos frutos (Zhu e Jia, 2016). Este fato tem chamado cada vez mais a atenção dos programas de melhoramento, objetivando o desenvolvimento de variedades e/ou híbridos, mais produtivos e adaptados, bem como resistentes a doenças.

As principais doenças do mamoeiro são de etiologia fúngica e viral, que atacam a cultura em diversas fases de desenvolvimento. Destacam-se dentre as doenças de etiologia fúngica: a pinta-preta (*Asperisporium caricae* (Speg.) Maubl.), a mancha-de-phoma (*Stagonosporopsis caricae* (Sydow & P. Sydow)), a antracnose (*Colletotrichum gloeosporioides*), o oídio (*Oidium caricae*), e a podridão-do-colo ou podridão-do-pé (*Phytophthora palmivora*).

A pinta-preta, ou varíola do mamoeiro, causada pelo fungo *A. caricae*, pode ocasionar perdas severas de produção, por reduzir a área fotossintética das folhas e, principalmente, por depreciar comercialmente os frutos, predispondo-os a podridões em pós-colheita (Liberato e Zambolim, 2002; Ventura et al., 2003). Plantas muito afetadas podem perder de 50 a 60% de suas folhas maduras em um período de dois a três meses (Liberato e Zambolim, 2002) e a incidência de frutos doentes em ponto de colheita pode atingir 100%.

A mancha-de-phoma é considerada a segunda doença mais importante em pós-colheita no Brasil (Rezende e Fancelli, 1997). O fungo é bastante disseminado em regiões tropicais e mostra sintomatologia variada, afetando frutos, folhas e o tronco do mamoeiro (Mattos et al., 1974). Nesta região do Espírito Santo, a doença tem ocorrido nas folhas, o que aumenta o inóculo em campo. É sabido que o controle da doença nas folhas reduz a incidência de podridão peduncular nos frutos em pós-colheita. Suzuki et al. (2007) observaram ganhos de até 24% na redução de podridão-peduncular, quando foi efetuada a sanitização, com remoção das folhas senescentes e doentes. Considera-se que folhas senescentes servem de fonte de inóculo de *S.caricae* para os frutos. Assim, o controle dos patógenos nas folhas pode refletir positivamente na qualidade dos frutos colhidos (Vivas et al., 2013b).

A seleção de genótipos resistentes se constitui em uma das alternativas mais eficientes de controle de doenças de plantas (Vivas et al., 2014b, 2015; Poltronieri et al., 2017). Todavia, em mamoeiro, a resistência total (resistência qualitativa, ocasionada por genes maiores) à pinta-preta e podridão-do-pé não são observadas em genótipos comerciais e/ou genótipos que já tenham passado por ciclos de seleção (Tavares, 2009; Vivas, 2009).

O uso de cultivares resistentes a doenças reduz os custos de produção e não causa impacto ambiental, sendo compatível com as demais estratégias de manejo. Uma das formas para que as estratégias modernas de seleção assistida sejam empregadas no desenvolvimento de cultivares é a identificação de marcadores flanqueando os locos ou QTLs de resistência aos diferentes patógenos (Jardim et al., 2008).

Visando incrementar as informações sobre genótipos quanto à resistência a doenças, o presente trabalho foi dividido em três capítulos. O primeiro teve por objetivo avaliar em cruzamento *topcross* 36 genótipos (10 linhagens, 20 híbridos, 4

testadores e 2 testemunhas), quanto à resistência à pinta-preta e mancha-de-phoma, quanto à capacidade específica de combinação dos híbridos, bem como o efeito heterótico (heterose). No segundo capítulo foram avaliados 130 indivíduos de uma população  $F_4$ , proveniente do cruzamento entre os genitores Sekati e JS-12 quanto à resistência à pinta-preta e mancha-de-phoma, com o objetivo de selecionar indivíduos como potenciais genitores contendo alelos de resistência na população. O terceiro capítulo teve como objetivo inserir os dados fenotípicos da população  $F_4$  quanto a resistência às doenças em estudo, em um mapa genético de mamoeiro, buscando-se identificar QTLs de resistência à doenças pinta-preta e mancha-de-phoma, bem como determinar a ação gênica predominante desses locos, visando o desenvolvimento de ferramentas que possibilitem, no futuro, a aplicação da seleção assistida por marcadores (SAM) nos programas de melhoramento genético do mamoeiro.

## 2. OBJETIVOS

### 1.1. Objetivo geral

Desenvolver e identificar genótipos de mamoeiro resistentes à pinta-preta e mancha-de-phoma em linhagens, híbridos *topcrosses* e população F<sub>4</sub>. Identificar QTLs de resistência à pinta-preta e mancha-de-phoma na população F<sub>4</sub>, através de associação entre os dados fenotípicos e o mapa genético, e identificar a ação gênica predominante nos locos.

### 1.2. Objetivos Específicos

- Avaliar linhagens advindas de retrocruzamento e híbridos *topcrosses*, obtidos a partir do cruzamento entre dez linhagens e quatro testadores elite de base genética estreita, quantificando a severidade e incidência de doenças de origem fúngica;
- Estimar a capacidade específica de combinação das linhagens com seus respectivos testadores quanto à resistência;
- Avaliar o efeito da heterose nas combinações híbridas quando consideradas características de resistência;

- Estimar os coeficientes de repetibilidade e selecionar indivíduos superiores quanto à resistência à pinta-preta e mancha-de-phoma em uma população  $F_4$ , utilizando modelagem mista;
- Estimar parâmetros genéticos e obter valores genéticos para as características relacionadas à resistência em progênies  $F_4$  por meio do procedimento REML/BLUP;
- Avaliar a correlação entre as variáveis incidência e severidade de pinta-preta e mancha-de-phoma com a produção de frutos no mamoeiro, bem como analisar a relação entre essas características e seus desdobramentos em efeitos diretos e indiretos dos componentes primários sobre a produção por planta;
- Identificar quantas e quais regiões controlam a resistência à pinta-preta e mancha-de-phoma na população  $F_4$ , por meio de dados fenotípicos e de mapeamento genético.
- Identificar a ação gênica presente em cada QTL, bem como determinar qual parental que influencia na redução da incidência e da severidade de pinta-preta e de mancha-de-phoma.
- Definir em qual cromossomo estão localizados os *loci* de resistência identificados no mapa genético do mamoeiro.

### **3. CAPÍTULOS**

#### **3.1. RESISTÊNCIA ÀS DOENÇAS FÚNGICAS PINTA-PRETA E MANCHA-DE-PHOMA EM GENÓTIPOS DE MAMOEIRO PER SE E EM CRUZAMENTOS TOPCROSSES**

##### **3.1.1. INTRODUÇÃO**

O mamoeiro (*Carica papaya* L.) é uma fruteira tropical de grande importância para o agronegócio. No Brasil, seu cultivo ocorre principalmente nos estados da Bahia, Espírito Santo, Ceará, Minas Gerais e Rio Grande do Norte, sendo o país, atualmente, o maior exportador e o segundo maior produtor da fruta, destacando-se os estados da Bahia como maior produtor e Espírito Santo como maior exportador (Treichel Michelle, 2016; IBGE, 2017).

Mesmo com toda importância da cultura do mamoeiro, os plantios comerciais abrangem número reduzido de cultivares, o que resulta em uma variabilidade genética restrita, tornando a cultura vulnerável ao ataque de pragas e doenças.

Dentre os desafios a serem superados para o desenvolvimento e a expansão brasileira da cultura do mamoeiro, o desenvolvimento de variedades e/ou híbridos comerciais resistentes às doenças, agregando a estes, características

agronômicas desejáveis, é de grande importância (Ishii e Holtzmann, 1963; Gabrovska et al., 1967; Harkness, 1967).

O mamoeiro é suscetível a diversas doenças que limitam a sua produtividade e restringem a expansão da cultura no Brasil e no mundo (Holliday, 1980; Nishijima et al., 1994; Vivas et al., 2013b). Os principais problemas encontrados são de etiologia viral, tais como: mancha anelar ou mosaico do mamoeiro, meleira e o amarelecimento letal. Entretanto, doenças fúngicas como pinta-preta [*Asperisporium caricae* (Speg.) Maubl.], mancha-de-phoma [*Stagonosporopsis caricae* (Sydow & P. Sydow) Aveskamp, Gruyter & Verkley], mancha-de-corynespora [*Corynespora cassiicola* (Berk. & Curt.) Wei]; oídio [Ovulariopsis caricicola U. Braun, (syn. Streptopodium caricae Liberato & R.W. Barreto)], e a podridão do colo ou podridão do pé [*Phytophthora palmivora* (Butler) Butler, vêm exigindo cada vez mais atenção dos melhoristas e fitopatologistas. O controle destas doenças é exigido para se obter produção rentável, o que requer aplicações frequentes de fungicidas. Embora existam cerca de trinta fungicidas comerciais registrados para o controle de doenças na cultura do mamoeiro, o controle químico ainda é ineficaz, sob condições favoráveis às doenças (Santos et al., 2017). Este fato alia-se às crescentes exigências do mercado quanto à qualidade da fruta, que deve apresentar-se livre de resíduos químicos e as limitações técnicas do controle químico, onde, o uso contínuo de fungicidas sistêmicos condiciona a prevalência de biótipos resistentes nas populações patogênicas (Ghini, 2001). Assim, a resistência genética desponta como alternativa de controle promissora e mais sustentável (Dianese et al., 2007; Vivas et al., 2012d, 2015).

A cultura do mamoeiro apresenta ciclo reprodutivo longo, havendo necessidade de se caracterizar melhor os genótipos cultivados quanto ao desempenho agrônomo e, principalmente, no tocante à resistência as doenças e pragas, sendo necessárias, para isso, avaliações repetidas no tempo e em diferentes condições ambientais (Cortes, 2017).

Programas de melhoramento visando resistência às principais doenças da cultura do mamoeiro já selecionaram genótipos promissores (Vivas et al., 2010a, 2017, 2011, 2012a, b, 2013b, c, d, 2014a, 2015; Oliveira, 2015). Contudo, a constante busca por novas fontes de resistência é de suma importância para ampliação da base genética. Técnicas de retrocruzamento são amplamente

utilizadas para incorporação de genes, incluindo os de resistência, em variedades comerciais com características agronômicas desejáveis (Allard, 1971). Silva et al. (2007); Ramos et al. (2011, 2014) e Barros et al. (2017), ao conduzirem o programa de retrocruzamento visando introgressão do hermafroditismo em genótipo dioico, obtiveram resultados promissores para características morfo-agronômicas, porém, ainda não se tem conhecimento de programas de melhoramento utilizando retrocruzamento para se desenvolver genótipos de mamoeiro resistentes a doenças fúngicas.

No presente estudo, buscou-se identificar materiais (genótipos) de mamoeiro com resistência genética à pinta-preta e a mancha-de-phoma, por meio da avaliação de linhagens oriundas de retrocruzamento e seus híbridos *topcrosses*. Para isso, o estudo envolveu genótipos de mamoeiro de ambos os grupos heteróticos, Solo e Formosa, separados com base no tipo de fruto.

### 3.1.2. REVISÃO

#### 3.1.2.1. Aspectos gerais da cultura do mamoeiro

O mamoeiro tropical pertence à família Caricaceae, que compreende 35 espécies classificadas em seis gêneros: *Vasconcellea*, *Jacaratia*, *Jarilla*, *Cyrtocomorpha*, *Horovitzia* e *Carica*, sendo o gênero *Carica* o de maior importância (Badillo, 1971, 2000, Carvalho e Renner, 2012, 2014; Gschwend et al., 2013).

O mamoeiro *Carica papaya* L. é uma espécie diploide com  $2n=2x=18$  cromossomos (Damasceno Junior et al., 2009a, 2010). A espécie é originária, segundo Badillo (1993), do Sul do México e Norte da América Central, onde é possível ser encontrado de forma dioica. Por meio de um estudo filogenético realizado por Carvalho e Renner em 2012, foi possível observar a formação de um pequeno clado no México e Guatemala, com três espécies herbáceas (*Jarilla chocola* Standl, *J. heterophylla* (Cerv. ex Llave) Rusby e *J. nana* (Benth.) McVaugh) e uma espécie arbustiva (*Horovitzia cnidoscoloides* (Lorence & R. Torres) V.M. Badillo), que se apresentam mais próximas ao gênero *Carica*.

A planta possui uma morfologia bastante peculiar, atingindo alturas entre 3 e 8 m. O caule se apresenta com diâmetro entre 0,1 e 0,3m com coloração verde clara, é cilíndrico, ereto, indiviso, herbáceo e fistuloso, que termina em um conjunto de folhas na região apical, dispostas de forma espiralada com grandes limbos foliares de 7 a 11 nervuras. Possui pecíolos fistulosos, cilíndricos que variam de 0,5 a 0,7m, podendo atingir 1,0 metro. O sistema radicular presente é pivotante, com algumas ramificações radiais e raiz principal napiforme, distribuídas principalmente nos primeiros 30 cm do Solo.

Raramente ramificado, o mamoeiro possui uma fase juvenil curta, que varia de 3 a 8 meses e é considerada uma planta semi-lenhosa, pois apresenta genes envolvidos na síntese de lignina em um número intermediário entre o Poplar (*Populus sp.*) e a *Arabidopsis thaliana* (Ming et al., 2007).

Tipicamente tropical, o mamoeiro possui crescimento vegetativo em regiões com temperaturas variando de 21 a 33°C, com regime pluviométrico de 1.500 e 1.800mm anuais, com suplementação por irrigação, se necessário (Oliveira et al., 2011a).

Os tipos florais do mamoeiro que ocorrem com maior frequência, de acordo com citações de Dantas e Castro Neto, (2000) e Marin (2001) são: flor masculina, caracterizada por longos pedúnculos, inseridos nas axilas das folhas da parte superior do mamoeiro, distantes da junção do pecíolo com o caule. No interior das flores, observam-se órgãos femininos e masculinos. O masculino possui estames funcionais, soldados às pétalas. O feminino possui ovário rudimentar e, geralmente, estéril. Os mamoeiros-machos produzem somente flores estaminadas (com ausência de estigma) durante todo o ano, porém, elas podem, em determinadas épocas, produzir flores hermafroditas férteis - geralmente alongadas - possibilitando o desenvolvimento de frutos, denominados de “mamões-de-corda” ou “mamões-macho”. A flor feminina, também conhecida como flor *pistilada* ou unissexual feminina é grande, formada por pedúnculos curtos nas axilas das folhas. Internamente só apresenta órgão feminino, constituído de um ovário grande e arredondado, afunilando-se no ápice, onde se inserem estigmas em forma de leque. As flores não possuem estames, nem mesmo rudimentares. Formam frutos arredondados, com grande cavidade interna e pequena espessura da polpa. Já as flores hermafroditas, ocorrem normalmente, em pedicelos ou pedúnculos curtos, nas axilas foliares de mamoeiros hermafroditas, ou ocasionalmente em pedúnculos

longos originários das axilas de mamoeiros masculinos. Em seu interior existe a presença dos órgãos femininos e masculinos. O órgão feminino é constituído do ovário, geralmente alongado, sendo possível encontrar diversas variações, possuindo estigmas em forma de leque no ápice. O órgão masculino apresenta estames funcionais com anteras de coloração amarela.

Sob altas temperaturas observa-se um alto índice de reversão floral, ou seja, reversão das flores hermafroditas em masculinas por meio da atrofia do ovário, também conhecida como esterilidade de verão, influenciando negativamente na produção de frutos. Ademais, Dantas e Castro Neto (2000), confirmam que o desenvolvimento dos frutos pode ser influenciado devido às temperaturas elevadas.

O mamoeiro apresenta três tipos de flores características: feminina, masculina e hermafrodita. Antigamente, acreditava-se que a herança de sexo na espécie era monogênica, com três alelos designados pelos símbolos  $m$ ,  $M1$  e  $M2$ , onde, os indivíduos  $mm$ ,  $M1m$ ,  $M2m$  eram, respectivamente, femininos, masculinos e hermafroditas, e as formas  $M1M1$  e  $M2M2$  sendo responsáveis pela letalidade (Hofmeyr, 1938; Storey, 1953). Estudos de sequenciamento de DNA, no entanto, revelaram que a determinação do sexo é, de certa forma, comparável aos cromossomos sexuais XY de humanos, mas, no mamoeiro, a masculinidade e o hermafroditismo são controlados por regiões específicas do cromossomo Y. As combinações  $XX$ ,  $XY$  e  $XY^h$  determinam plantas femininas, masculinas e hermafroditas, respectivamente (Ming et al., 2007).

Segundo Horovitz (1954), o mamoeiro apresenta plantas unissexuais femininas, masculinas e hermafroditas, de modo que as populações oriundas destes diferentes tipos de indivíduos distinguem-se em: a) Dioicas – constituídas por plantas com flores femininas (ginoicas) e plantas com flores masculinas (androicas); b) Ginoicas-andromonoicas – constituídas por plantas com flores femininas (ginoicas) e plantas com flores hermafroditas (andromonoicas); e, c) Andromonoicas-trioicas – constituídas por indivíduos ginoicos, androicos e andromonoicos.

Marin (2001) considera que, basicamente, pode-se classificar as plantações de mamoeiros quanto ao sexo em dois tipos: dioicos e ginoicos-andromonoicos.

O mamoeiro hermafrodita reproduz-se preferencialmente por autogamia facultativa com cleistogamia (Damasceno Junior et al., 2009b). Como o mamoeiro pode ser autofecundado sem perdas por endogamia, no melhoramento do mamoeiro é possível desenvolver linhagens e híbridos (Dantas e Lima, 2001).

### **3.1.2.2. Importância econômica**

O mamoeiro (*Carica papaya L.*) é uma frutífera com capacidade de produção durante todo o ano, representando uma das atividades de maior expressão econômica, ressaltando inclusive sua função social, geradora de empregos e absorvente de mão-de-obra de forma continuada.

É interessante frisar que a cultura do mamoeiro apresenta dois produtos principais: o fruto e o látex, rico em papaína. Além do aspecto alimentar, comumente conhecido pela apreciação dos frutos, são extraídos dos frutos, das folhas e das sementes da planta, produtos de amplo uso em diversas áreas de interesse medicinal e das indústrias alimentícia, têxtil e cosmética. Como exemplo, cita-se a papaína, uma enzima proteolítica e a carpaína, um alcaloide empregado como ativador do músculo cardíaco. A papaína, encontrada sempre em grande quantidade, principalmente em frutos imaturos, é produzida nos laticíferos distribuídos na planta (Koehler, 2004).

Independentemente de como é consumido, o mamão é um alimento nutricionalmente rico. Apresenta-se como uma das principais fontes de vitamina A e do complexo B (folato, tiamina, niacina, riboflavina), fósforo, potássio, ferro, cálcio e fibra, além de ácido ascórbico (Vitamina C), cujo teor aumenta com a maturação do fruto (Ming et al., 2007).

A cultura do mamoeiro possui grande importância na fruticultura nacional, sendo o Brasil o segundo maior produtor mundial e maior exportador da fruta, com uma área de cultivo de aproximadamente 32 mil hectares (Lucena, 2016). Atualmente, os principais estados brasileiros produtores de mamão são Bahia e Espírito Santo, com aproximadamente 800 e 400 mil toneladas, respectivamente, ou seja 71% da produção nacional da fruta, seguidos pelos estados do Ceará, Minas Gerais e Rio Grande do Norte que participam com 20% da produção (Lucena, 2016; Treichel Michelle, 2016) .

Em 2015 observou-se uma redução da produtividade média dos principais estados brasileiros, quando comparado aos anos anteriores, isso pode estar relacionado ao aumento da incidência de doenças na cultura, às intempéries climáticas e à crise econômica mundial (CNA, 2017).

O estado do Espírito Santo é o principal exportador de mamão do Brasil, com o volume de, aproximadamente, 12,1 mil toneladas exportadas, equivalente a uma receita de, aproximadamente, US\$ 15.400.000, seguido pelo Rio Grande do Norte, Bahia e Ceará (CNA, 2017).

O maior mercado importador do mamão brasileiro é o europeu, representado principalmente pelos países baixos, Portugal, Espanha, Reino Unido e Alemanha, seguido dos Estados Unidos, país com o qual o Brasil recentemente firmou acordo para facilitar as exportações (Carvalho et al., 2017).

As variedades de mamoeiro são divididas em dois grandes grupos: Solo e Formosa. Os mamões pertencentes ao grupo Solo, conhecidos comercialmente como Papaya ou Havaí, englobam as variedades mais plantadas, *Golden*, *Golden THB* e *Sunrise Solo*. Apresentam frutos pesando de 350 a 600 gramas, com grande aceitação no mercado, tanto interno como externo. O segundo tipo mais cultivado, inclui os híbridos do grupo do Formosa, Tainung 01 e Calimosa, sendo o Calimosa, desenvolvido pelo programa de Genética e Melhoramento da Universidade do Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, em parceria com a empresa Caliman Agrícola LTDA. Os híbridos do tipo Formosa apresentam grande aceitação no mercado brasileiro e apresentam maiores rendimentos, quando comparados as variedades do grupo Solo, com peso médio dos frutos variando entre 800 a 1.100g (Serrano e Cattaneo, 2010; Costa et al., 2013; Luz et al., 2015).

### **3.1.2.3. Doenças da cultura do mamoeiro**

*Carica papaya* é uma espécie conhecida por ser suscetível a uma grande gama de pragas e doenças que diminuem a produtividade e qualidade dos frutos (Zhu e Jia, 2016). As principais doenças encontradas na cultura são de origem viral e fúngica.

Dentre as doenças de etiologia viral, destacam-se: a mancha anelar do mamoeiro, causada pelo *Papaya ringspot virus* (PRSV-P), também conhecida como mosaico do mamoeiro. A meleira do mamoeiro, causada pelo *Papaya meleira*

vírus (PMeV) e o amarelecimento letal do mamoeiro causado pelo *Papaya lethal yellowing vírus* (PLYV), que constituem o principal grupo de doenças virais que vêm ocasionando grandes perdas na produção, podendo chegar à destruição total das plantações afetadas. Antes da prática do *rouging* em pomares comerciais, a cultura do mamoeiro era nômade, ou seja, o cultivo ocorria apenas uma vez em cada local. Hoje, o *rouging* sistemático viabiliza o controle econômico das viroses e a produção em áreas fixas. Porém, o cultivo do mamoeiro em áreas fixas favorece a permanência de inóculo fúngico de uma safra a outra, condicionando a ocorrência de epidemias de etiologia fúngica, tais como pinta-preta, mancha-de-phoma, mancha de corynespora, e antracnose, nos quais o inóculo permanece em restos culturais à espera da nova safra.

Além das viroses, diversas doenças causadas por fungos podem provocar grandes perdas na produção, podendo ocorrer em diversas fases de desenvolvimento da cultura. Nishijima e Zhu (2004) relataram 171 espécies de fungos que atacam o mamoeiro no mundo, sendo 12 considerados de importância econômica para a cultura, dentre esses, o agente causal da doença varíola ou pinta-preta, *Asperisporium caricae* ataca especificamente espécies do gênero *Carica*. Este fungo é um dos mais severos causadores de doenças foliares e ataca somente o mamoeiro em áreas cultivadas no Brasil, EUA, Norte da África e Ásia (Nishijima et al., 1994; Santos Filho et al., 2007; Thiribhuvanamala et al., 2016).

Outra doença importante causada por fungos em partes aéreas do mamoeiro é a mancha-de-phoma, causada pelo fungo *Stagonosporopsis caricae* (Sydow & P. Sydow), já encontrado em vários países produtores no mundo, como Índia, EUA (Havaí) e Brasil (Oliveira et al., 2000). Sob condições climáticas favoráveis e na ausência de controle a doença pode provocar perda de todas as folhas (Vivas et al., 2014a).

#### **3.1.2.3.1. Pinta-preta (*Asperisporium caricae* (Speg.) Maubl.)**

A pinta preta, causada pelo fungo *Asperisporium caricae*, incide em mamoeiros de plantios comerciais e quintais domésticos, podendo ser detectada em diversas partes do mundo, especialmente nos trópicos onde o mamoeiro é cultivado (Liberato et al., 2007).

O fungo é um hifomiceto cercosporoide com conidióforos curtos, de cor olivácea, não ramificados, densamente agrupados em esporodóquio compacto. Os conídios são formados no topo dos conidióforos, de coloração marrom-escuro, com ou sem septos, ovóides a elipsoides, com cicatrizes na base e parede celular levemente espinosa (Ellis, 1971; Menezes e Oliveira, 1993).

Os sintomas nas folhas apresentam-se como manchas necróticas arredondadas, pardo-claras e circundadas por um estreito halo amarelo, com 3 a 4 mm de diâmetro. Na face inferior é possível observar nas áreas correspondentes às manchas uma massa escura e pulverulenta, denominado estroma, que é subepidérmico, ou seja, projeta-se através da epiderme na forma de conidióforos, cujos ápices formam conídios escuros, rugosos com duas células que vão contaminar as folhas superiores e os frutos mais próximos dela. Este fungo não tem fase de sobrevivência aparentemente, dissociada da planta, pois o mamoeiro apresenta folhas suscetíveis e com lesões durante todo o ano (Ventura et al., 2003; Santos Filho et al., 2007).

Os sintomas foliares, quando severos, reduzem a capacidade fotossintética comprometendo o metabolismo e diminuindo a produção. A queda prematura das folhas reduz a vitalidade das plantas, resulta em sintomas de escaldadura dos frutos, devido à incidência direta da radiação solar nestes órgãos (Rezende e Fancelli, 1997; Oliveira et al., 2000; Ventura et al., 2003).

As lesões nos frutos aparecem quando estes ainda estão imaturos, não resultam em danos internos, porém, causam grande desvalorização comercial, além de possibilitar a entrada de outros patógenos, a exemplo do *Stagonosporopsis caricae*, *Colletotrichum* spp., *Phomopsis* sp. e outros (Oliveira, 2005; Liberato et al., 2007).

Segundo Rezende e Martins (2005), quando as lesões acometem os frutos, estes se tornam inadequados à comercialização. Santos e Barreto (2003) observaram perdas de 30% na comercialização dos frutos devido à pinta-preta em São Paulo. Plantas muito afetadas podem perder de 50 a 60% de suas folhas em um período de dois a três meses e a incidência nas plantas pode chegar a quase 100% (Liberato e Zambolim, 2002).

Em plantios comerciais, diversas medidas de controle são utilizadas, sendo o tratamento com fungicidas o de maior utilização (Ventura et al., 2003). Porém o controle químico esbarra em limitações técnicas, tais como ineficácia sob condições

muito favoráveis às doenças; seleção de isolados resistentes a fungicidas na população patogênica; redução na qualidade dos frutos pela presença de resíduos de agrotóxicos, com agravos comerciais, ambientais e relacionados à saúde dos aplicadores. Com intuito de suprir maior sustentabilidade a cultura do mamoeiro, o melhoramento genético visando resistência à pinta-preta deve ser priorizado, o que se busca neste trabalho.

### **3.1.2.3.2. Mancha-de-phoma (*Stagonosporopsis caricae* (Sydow & P. Sydow))**

Considerada a segunda doença foliar fúngica de maior importância nas lavouras de mamão, a mancha-de-phoma induz na planta sintomas necróticos foliares característicos, porém as perdas significativas ocorrem nos frutos em pós-colheita, sendo característica a podridão peduncular (Rezende e Martins, 2005). O controle das doenças de pós-colheita deve ser iniciado ainda no campo, na fase de desenvolvimento dos frutos, evitando, deste modo, a sua contaminação e posterior aparecimento de podridões nos frutos (Ritzinger et al., 2000).

O agente causal da mancha de phoma é o fungo *Stagonosporopsis caricae* (Sydow & P. Sydow) Aveskamp, Gruyter & Verkley [= *Phoma caricae-papayae* (Tar) Punith]. O patógeno coloniza principalmente folhas completamente desenvolvidas, nas quais surgem inicialmente manchas claras na superfície inferior que, posteriormente, tornam-se aparentes também na face superior. Normalmente são mais numerosas próximas à margem. As manchas tornam-se lesões necróticas e marrom-escuras que crescem e coalescem, atingindo 3 a 5 centímetros de diâmetro, comprometendo grande porção da área foliar. Folhas senescentes e pecíolos atacados produzem abundantes estruturas de frutificação, que são os picnídios do patógeno, frequentemente dispostos em anéis concêntricos, servindo como fonte de inóculo primário no campo (Oliveira et al., 2000; Michereff e Barros, 2001; Liberato e Zambolim, 2002; Rezende e Martins, 2005).

Durante as chuvas, os conídios são depositados na superfície do fruto e onde permanecem até a ocorrência de alguma injúria, que normalmente ocorre durante a colheita e manuseio pós-colheita. Uma vez infectado, pequenas dobras na superfície do fruto são perceptíveis, lesões com margens translúcidas marrons que se desenvolvem mais tarde para uma podridão escura, seca e firme,

estendendo desde o pedúnculo ao fruto. Podem ocorrer pequenas manchas encharcadas em qualquer parte do fruto que, posteriormente tornam-se escuras, deprimidas e irregulares (Rezende e Fancelli, 1997; Michereff e Barros, 2001).

O inóculo é constituído por conídios, produzidos em picnídios nas lesões, no tronco, nas folhas e nos frutos (Liberato e Zambolim, 2002). *S. caricae* produz conídios uni ou bicelulares e ascósporos hialinos, retos ou ligeiramente curvos e septados (Rezende e Martins, 2005).

Pesquisas realizadas por Vivas et al. (2010a, 2014c) mostram a dificuldade de obtenção de materiais resistentes, tornando o controle mais “amigável”, bem como a redução da aplicação de fungicidas para o controle de *S. caricae* em áreas comerciais do município de Linhares, Espírito Santo. Nesta região a doença tem ocorrido com alta severidade nas folhas, aumentando o inóculo no campo. O controle da epidemia nas folhas reduz a incidência de podridão peduncular nos frutos em pós-colheita. Foi observado por Suzuki et al. (2007) uma redução de até 24% na incidência de podridão-peduncular, quando realizada a remoção das folhas senescentes e doentes durante a frutificação.

#### **3.1.2.4. Melhoramento do mamoeiro**

A cultura do mamoeiro sustenta-se em uma base genética estreita, o que acarreta no uso restrito de cultivares nas áreas produtoras, limitando a expansão da cultura e tornando-a vulnerável ao ataque de pragas e doenças (Oliveira et al., 2010).

Nos plantios comerciais de mamão do Brasil predominam apenas duas cultivares do grupo Solo: cv. *Golden THB* e *Sunrise Solo cv 72/12'*. O programa de melhoramento de mamoeiro da UENF-Caliman cadastrou em 2018 oito novos híbridos de mamoeiro no Registro Nacional de Cultivares (RNC), pertencentes ao grupo Solo, com peso médio de frutos de até 400 g. Este tamanho de fruto atende principalmente a demanda de frutos para exportação aos principais mercados europeu e americano.

O crescimento da cultura depende, dentre outros fatores, da disponibilidade de novos materiais produtivos, resistentes a doenças, com ocorrência mínima de anomalias florais, frutificação precoce e capazes de suprir as necessidades do mercado, tanto interno quanto externo. Trabalhos que identificam potenciais

híbridos de ambos os grupos heteróticos vêm sendo realizados em algumas instituições de pesquisa nacionais, contando com parcerias público-privadas, visando reduzir a dependência com relação à importação de sementes do exterior, com destaque a três programas no Brasil: (1) Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro –UENF em Campos dos Goytacazes, no estado do Rio de Janeiro, em parceria com a empresa Caliman Agrícola S/A; (2) Instituto Capixaba de Pesquisa e Extensão Rural – Incaper, no estado do Espírito Santo; (3) Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – Embrapa (Centro Nacional de Mandioca e Fruticultura), em Cruz das Almas, no estado da Bahia (Barros, 2015).

Em parceria com a Empresa Caliman Agrícola, a UENF estabeleceu, desde 1996, um programa de melhoramento com objetivo de obtenção de novos híbridos e variedades de mamão, buscando tornar o país independente da importação de sementes e produtor de frutos com maior e melhor qualidade, tanto para o mercado interno, quanto para o externo (Pereira, 2009b). A parceria de mais de 20 anos entre ambas as instituições vem sendo sustentada por pilares como melhoramento clássico, as ferramentas da citogenética, a genética molecular, a fisiologia pós-colheita, a resistência a doenças, bioinformática e, mais recentemente, a fenômica (Pereira et al., 2015).

O programa de melhoramento genético do mamoeiro da UENF-Caliman S/A contribuiu com a formação profissional e com o desenvolvimento científico no país, além do registro de nove híbridos de mamoeiro, sendo um deles o primeiro híbrido de mamão brasileiro recomendado aos produtores, denominado de ‘UENF/CALIMAN-01’, popularmente conhecido como Calimosa (Pereira et al., 2015). Este híbrido vem mostrando superioridade quando comparado ao híbrido ‘Tainung 01’ do grupo Formosa, sendo uma alternativa para o cultivo do mamoeiro no país. O híbrido é cultivado pelos agricultores de diferentes regiões do país e por agricultores de outros países, pela exportação de suas sementes (Jornal da Ciência, 2003). Em 2015, foram registrados no Ministério da Agricultura Pecuária e Abastecimento – MAPA, quatro híbridos ‘UC-10’, ‘UC-12’, ‘UC-14’ e ‘UC-16’ (Luz, 2014; Luz et al., 2015). Em 2018, com dados obtidos na presente pesquisa e em estudos de Santa-Catarina (2016), oito novos híbridos foram registrados no MAPA (‘UC-20’, ‘UC-21’, ‘UC-22’, ‘UC-23’, ‘UC-24’, ‘UC-25’, ‘UC-26’, ‘UC-27’), desenvolvidos no mesmo programa UENF-Caliman. Diversos trabalhos como estudo do comportamento floral, modo de reprodução, retrocruzamento, heterose,

capacidade combinatória, topcross, dialelo e resistência a doenças, utilizando tanto características morfo-agronômicas como ferramentas moleculares tem sido fruto da mesma parceria (Pereira et al., 2015).

#### **3.1.2.4.1. Melhoramento do mamoeiro visando resistência a doenças**

O melhoramento genético do mamoeiro para características morfo-agronômicas apresentam pesquisas em fases avançadas. Contudo, na área de resistência a doenças, os trabalhos são ainda incipientes (Vivas et al., 2013d, 2014c; Santos et al., 2017).

Estudos baseados na avaliação de acessos através de ensaio de competição, topcross, dialelos entre outros, permitem a identificação de genótipos superiores e fornecem material básico para os programas de melhoramento genético. Santos e Barreto (2003) apontaram a cultivar 'Cariflora' como a mais resistente à pinta-preta, dentre seis cultivares de mamão avaliados em condições de campo (Baixinho de Santa Amália, Cariflora, Formosa, Santa Bárbara e *Sunrise Solo*, *Sunrise Solo 72/12*). Dianese et al. (2007) avaliaram nove genótipos (cinco do grupo Formosa e quatro do grupo Solo), e dentre estes, 'Sekati' apresentou menor valor médio de severidade de pinta-preta nas folhas. Nos frutos, o genótipo Tailândia Roxão (grupo Formosa) apresentou a média mais baixa de doença, porém não diferiu estatisticamente dos demais genótipos. Avaliando progênies crioulas de mamoeiro, com ensaio desenvolvido em campo, no município de Mimoso do Sul, sob inoculação natural da doença, Vivas et al. (2012) apontaram as progênies 'STA-02', 'STA-04', 'STA-08', 'STA-13', 'STA-15' e 'STA-16' como promissoras para composição de uma população de mamoeiro com objetivo de se obter genótipos com menores valores de pinta-preta. Os autores afirmaram que algumas progênies apresentaram severidade de pinta-preta abaixo do encontrado para o genótipo 'Maradol', testemunha de resistência.

Quanto à mancha-de-phoma, o número de trabalhos de melhoramento visando resistência do mamoeiro a esta doença é ainda mais restrito. Sanchez et al. (1991) avaliaram a reação à mancha-de-phoma em frutos de *Carica goudotiana*, *Carica cauliflora* (atualmente reclassificados no gênero *Vasconcellea*) e em duas cultivares de *Carica papaya* (*Sunrise Solo 72/12* e Formosa) e mais quatro linhagens (DCG-434(4pa), DCG-422, DCG-435-5 e SS2).

Os autores observaram resistência à mancha-de-phoma apenas na espécie *C. goudotiana* em condições de campo e em pós-colheita. Vivas et al. (2010a) observaram que os genótipos 'Maradol', 'Maradol GL, e 'Tailândia' apresentaram menores valores de incidência e severidade de manchas foliares, demonstrando a possibilidade de seleção de materiais resistentes à mancha-de-phoma em folhas.

Entretanto, mesmo havendo variabilidade genética quanto à resistência a doenças foliares, ainda não existem variedades comerciais de mamoeiro apresentando resistência total ou completa, o que sugere componentes ou genes com efeitos aditivos para esta característica em mamoeiro. Nestes casos, uma opção válida são os cruzamentos, que podem gerar híbridos que ofereçam maiores níveis de resistência com efeitos de complementação gênica e com efeito heterótico quanto à resistência a doenças na cultura.

#### **3.1.2.5. Uso de testadores e estudo da capacidade combinatória no melhoramento genético**

Quando se trabalha com um número reduzido de genótipos, é possível identificá-los usando o delineamento experimental conhecido como dialelo, utilizado para expressar um conjunto de híbridos resultante do acasalamento entre um grupo ou até mesmo dois grupos distintos de genitores (linhagens, variedades, clones, etc.) visando observar o máximo de combinações possíveis, e sua análise permite a realização de inferências sobre heterose, capacidade específica de combinação e o estudo do controle genético dos caracteres (Hayman, 1954a, b; Griffing, 1956; Gardner e Eberhart, 1966). Contudo, quando o número de genótipos em teste é grande, este delineamento fica inviável, sendo recomendável o uso de testadores para a obtenção das medidas de capacidade combinatória (Hallauer e Lopez-Perez, 1979).

Para avaliação de um maior número de linhagens com um testador comum, existe a metodologia de *topcross*, desenvolvida por Davis (1927), que tem por objetivo avaliar linhagens em cruzamentos com testadores, eliminando-se aqueles de desempenho inferior. No melhoramento, o *topcross* é comparável a um dialelo parcial. O genótipo testador deve ser rigorosamente escolhido pelo pesquisador-melhorista para cruzá-lo com todos os demais genótipos a serem avaliados e, desta forma, estimar a capacidade combinatória destes. Um bom testador deve, além de

ser facilmente multiplicado e utilizado em cruzamentos, ser capaz de gerar informações que classifique corretamente o potencial das linhagens em cruzamento e maximizar o ganho genético (Duarte et al., 2003). Portanto, o genótipo testador deve apresentar qualidades agronômicas superiores e complementares para a maioria das características desejáveis ao melhoramento genético da cultura, podendo ser um genótipo-elite, uma cultivar comercial ou mesmo linhagem superior. Para o sucesso nas pesquisas com testadores, é fundamental a identificação das melhores linhagens.

A capacidade de uma linhagem de transmitir uma performance desejada para uma progênie híbrida é chamada de capacidade de combinação. Paralelamente ao processo de autofecundação, as linhagens devem ser testadas quanto à sua capacidade de combinação (Santa-Catarina, 2016). A capacidade combinatória pode ser de dois tipos: capacidade geral de combinação (CGC) e capacidade específica de combinação (CEC).

As estimativas da CGC informam sobre a concentração de genes com capacidade de proporcionar efeitos aditivos sobre a característica de interesse, tendo sido muito utilizado como indicativo em programas de melhoramento intra-populacional (Cruz et al., 2012). A CGC indica os melhores pais em um programa de melhoramento que visa o desenvolvimento de novas variedades.

A combinação híbrida mais favorável é aquela que apresenta maior estimativa de CEC, e que seja resultante de um cruzamento em que pelo menos um dos parentais apresente elevada CGC, conforme a característica de interesse em estudo (Cruz et al., 2012). No caso da resistência a doenças em plantas, híbridos com menores quantidades de doença são desejados, nesse caso, os parentais apresentam genes que se complementam permitindo uma maior resistência, visto que até o presente momento inexistem materiais completamente resistentes a *A. caricae* e *S. caricae*.

Estudando a capacidade combinatória entre genótipos de mamoeiro, Marin (2001) observou que o genótipo dioico 'Cariflora' apresentava excelente capacidade combinatória para várias características agronômicas. Porém, era um genótipo dioico, o que o impossibilitava de realizar a produção de novas linhagens e híbridos. Buscando resolver esse impasse, o grupo de melhoramento da UENF iniciou um programa de retrocruzamento com o objetivo de promover a conversão sexual do genótipo dioico 'Cariflora' para ginoico-andromonoico, ou seja,

incorporação da região responsável pelo hermafroditismo (Silva et al., 2007). Os autores obtiveram três gerações de retrocruzamento, ao longo das quais foram selecionados genótipos agronomicamente superiores, com diferentes proporções genômicas do genitor recorrente. Tais genótipos têm sido submetidos a várias gerações de seleção e autofecundação e deram origem a novas linhagens superiores, com diferentes níveis de endogamia (Ramos et al., 2014). Barros et al. (2017), avaliando 22 linhagens de mamoeiro cruzadas com o Testador 1 (JS 12 - T1) e com o testador 2 (SS-72/12) identificaram as combinações L3xT1, L8xT1, L10 x T1, L11xT1, L16xT1, L17xT1, L20xT1, L12xT2, L13xT2, L17xT2, L21xT2 e L22xT2, com melhores estimativas de capacidade combinatória para produção e qualidade de frutos.

A avaliação quanto à resistência à pinta-preta, mancha-de-phoma e mancha-chocolate foi realizada nestas populações originalmente por Vivas et al. (2011), através do uso de testadores, para estimação de capacidade combinatória e seleção de híbridos com resistência. Os estudos apontaram os híbridos 'JS 12' x '*Sunrise Solo*', 'JS 12 x Kapoho Solo PV', 'Americano x Caliman M5', 'Americano x *Sunrise Solo*', 'Americano x Baixinho de Santa Amália', 'Americano x Waimanalo', 'Maradol x Caliman G', 'Maradol x Caliman AM', 'Maradol x *Sunrise Solo* PT', com valores negativos de capacidade combinatória para todas as características avaliadas.

#### **3.1.2.6. Heterose**

A heterose é um fenômeno natural pelo qual descendentes híbridos de indivíduos geneticamente distintos mostram maior vigor em relação aos seus pais. (Fu et al., 2014). Do ponto de vista prático, Borém e Miranda (2013) afirmam que o híbrido expressa heterose quando apresenta médias superiores à média dos genitores para a característica desejada. Do ponto de vista comercial, quando o híbrido é superior ao melhor genitor, o termo utilizado para expressar essa superioridade do híbrido é heterobeltiose.

Até pouco tempo, a heterose no mamoeiro não era explorada. Mas, nas últimas décadas o interesse em híbridos de mamoeiro vem crescendo, devido à sua maior capacidade de produção e qualidade, unindo características favoráveis em duas linhagens, além da necessidade constante de compra das sementes, para

a obtenção de frutos de alta qualidade, sendo utilizada para características morfo-agronômicas, qualidade fisiológica das sementes e resistência. Marin et al. (2006), estudando os efeitos heteróticos entre oito genitores do grupo Solo e oito do grupo Formosa, por meio de dialelo parcial, destacaram a prevalência de heterobeltiose nas nove características morfo-agronômicas, concluindo que heterose é um efeito comum em híbridos de mamoeiro. Martins et al. (2009) observaram a manifestação precoce da heterose em híbridos  $F_1$  para atributos fisiológicos das sementes de mamão.

Vivas et al. (2010a) apontaram os híbridos 'Americano x Waimanalo', 'Sekati x JS 12', 'Maradol x Taiwan et' e 'Maradol x Caliman G' com menores médias de incidência de mancha-phoma, enquanto que as menores severidades foram observadas em 'Calimosa x Tailândia', 'Calimosa x Maradol', 'Sekati x Caliman AM' e 'Sekati x JS 12'. Vivas (2009) relata que o híbrido 'Americano x Waimanalo' apresentou-se como o mais resistente para a pinta-preta, oídio e mancha-de-phoma, evidenciando, assim, a possibilidade de ocorrência de heterose.

Estudos realizados buscando resistência à pinta-preta em folhas e frutos apresentaram estimativas negativas de heterose para incidência e severidade nos híbridos 'Maradol x Waimanalo', 'Sekati x Waimanalo', 'Sekati x São Mateus', 'Waimanalo x Golden'; 'Waimanalo x Sunrise Solo 72-12', 'Waimanalo x São Mateus', 'Golden x Waimanalo', 'Golden x Sunrise Solo 72-12', 'Golden x São Mateus', 'Sunrise Solo 72-12 x Maradol', 'Sunrise Solo 72-12 x Waimanalo', 'Sunrise Solo 72-12 x São Mateus', 'São Mateus x Maradol', 'São Mateus x Sekati', 'São Mateus x Waimanalo' e 'São Mateus x Golden'. (Vivas et al., 2012a). Marin et al. (2006) apontam os genótipos 'Maradol' e 'Waimanalo' com tendência para aumento do peso do fruto, 'Sunrise Solo 72/12' para diminuição do peso e o genótipo 'São Mateus' para a redução na altura da planta. Para mancha-de-phoma os híbridos 'Waimanalo x Golden', 'Golden x Maradol', 'Golden x Waimanalo', 'Golden x Sunrise Solo 72/12', 'Golden x São Mateus', 'Sunrise Solo 72/12 x Waimanalo', 'Sunrise Solo 72/12 x Golden' foram os que mais se destacaram, apresentando heterose e heterobeltiose negativas, vislumbrando-se futuras seleções quanto à resistência (Vivas et al., 2014c). Os resultados apresentados nos mostram que a exploração da heterose na cultura do mamoeiro para resistência, possibilita ganhos genéticos significativos, pois permitem identificar a ação de resistência dos híbridos em função dos parentais, além de permitir o aumento da variabilidade genética.

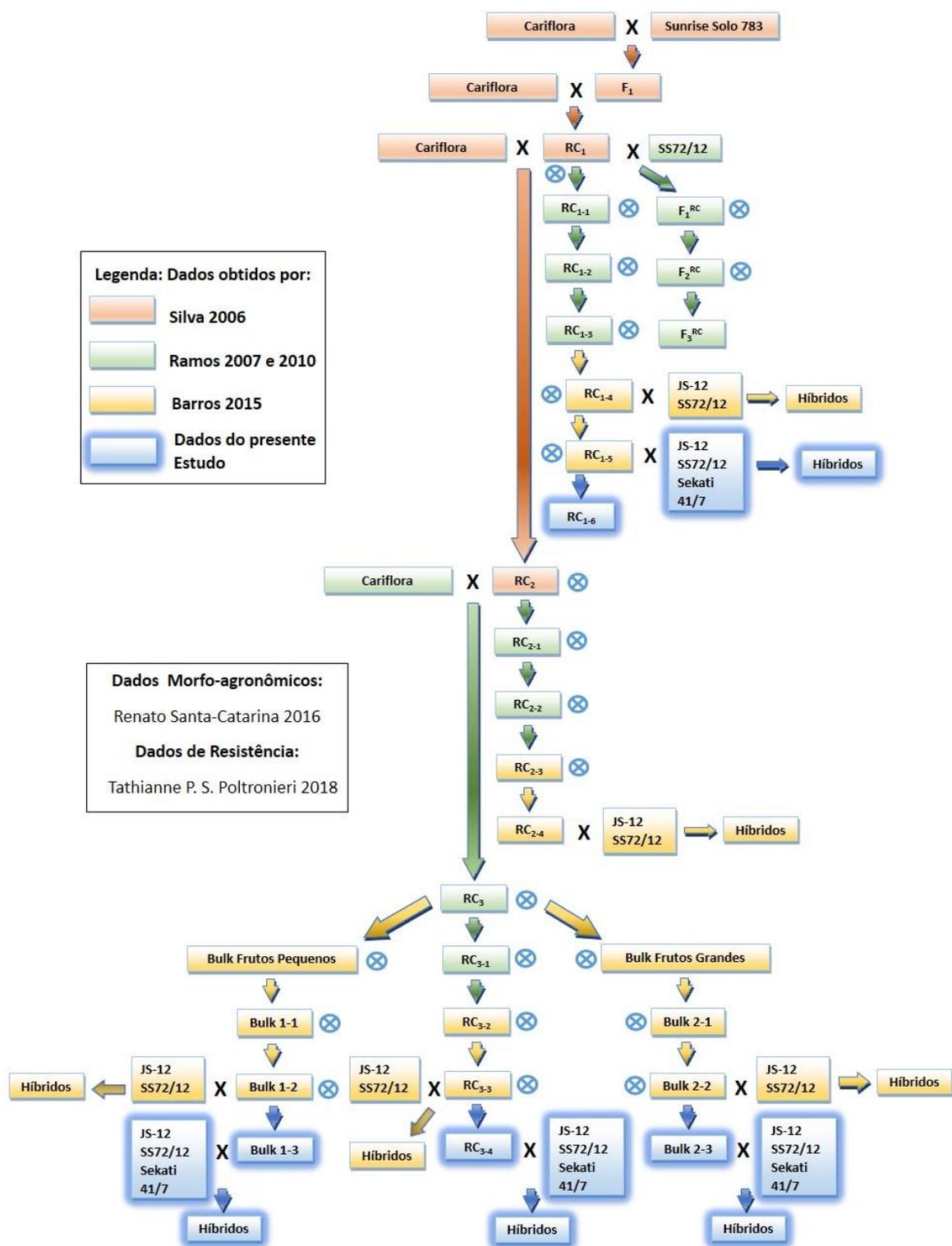
### 3.1.3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1.3.1. Área experimental

Os plantios dos experimentos foram conduzidos em áreas comerciais da empresa Caliman Agrícola S.A, localizada no município de Linhares, no estado do Espírito Santo, entre os paralelos geográficos de 19°06' – 19°18' de latitude sul e entre os meridianos 39°45' – 40°19' a oeste, sendo conduzido nos anos de 2014 a 2016. Segundo a classificação climática proposta por Köppen a região é de clima tropical úmido (Aw), com inverno seco e chuvas máximas no verão (Alvares et al., 2014).

#### 3.1.3.2. Material genético (híbridos, linhagens e topcrosses)

Foram utilizadas 10 linhagens superiores provenientes do retrocruzamento entre o genótipo dioico 'Cariflora' e a variedade elite '*Sunrise Solo 783*' (SS 783), selecionadas a partir de trabalhos de Silva et al. (2007); Ramos et al. (2011, 2014) e Barros et al. (2017), em diferentes níveis de endogamia e gerações de retrocruzamento (Figura 1). Essas linhagens foram selecionadas com base nas características agrônômicas: altura de inserção do primeiro fruto, número de frutos comerciais, peso médio dos frutos, produção por planta, firmeza do fruto, firmeza da polpa e teor de sólidos solúveis. Cinco linhagens são provenientes da primeira geração de retrocruzamento (RC1); uma linhagem derivou da terceira geração de retrocruzamento (RC3); três linhagens foram constituídas em Bulk da RC3 (duas provenientes do bulk 1 – formados por frutos pequenos; e uma do Bulk 2 – formados por frutos grandes) e um material segregante (Tabela 1).



**Figura 1-** Fluxograma das etapas do programa de melhoramento genético de mamoeiro da UENF-Caliman S/A, via sucessivos retrocruzamentos para obtenção de linhagens e híbridos dos grupos solo e formosa.

**Tabela 1-** Linhagens de mamoeiro utilizadas na pesquisa para a obtenção dos híbridos topcrosses. Linhares, Espírito Santo, 2014.

Identificação	Trat	Rep	Planta	Origem das linhagens\ grau de endogamia
01	6	I	4	1ª geração de retrocruzamento, 6ª autofecundação
02	6	IV	10	1ª geração de retrocruzamento, 6ª autofecundação
04	11	II	3	1ª geração de retrocruzamento, 6ª autofecundação
06	14	II	4	1ª geração de retrocruzamento, 6ª autofecundação
09	21	III	5	1ª geração de retrocruzamento, 6ª autofecundação
10	22	I	4	Segregante
17	32	IV	3	3ª geração de retrocruzamento, 4ª autofecundação
19	37	II	6	B1/RC <sub>3</sub> , 3ª autofecundação
20	39	II	5	B1/RC <sub>3</sub> , 3ª autofecundação
21	38	II	9	B2/RC <sub>3</sub> , 3ª autofecundação

A coluna 1 são identificações de Barros (2015) e as colunas 2, 3, 4 e 5 são identificações de Ramos (2010).

No período de março a novembro de 2014 foram obtidos híbridos topcrosses em área de produção de sementes da empresa Caliman Agrícola S/A, por meio do cruzamento das 10 linhagens acima citadas com os quatro genitores-elite, parentais de híbridos já registrados junto ao Ministério da Agricultura: SS-72/12, JS-12, Sekati e 41/7. Para tanto, as plantas hermafroditas das linhagens foram utilizadas como doadoras de pólen. Progênies de linhas puras foram também obtidas por autofecundação das linhagens selecionadas, via proteção floral das plantas hermafroditas, a partir dos noventa dias após plantio.

### 3.1.3.3. Condições experimentais

A ocorrência de problemas durante a produção dos híbridos (ex. viroses e ataques de animais) impossibilitou a obtenção de todas as combinações híbridas

pré-programadas. Assim, o ensaio de competição foi composto por 36 tratamentos (genótipos): 10 linhagens superiores, utilizadas como genitoras; os quatro genitores dos híbridos comerciais, sendo três do grupo Formosa (JS-12, Sekati e 41/7) e um do grupo Solo (SS-72/12); 20 híbridos *topcrosses* F<sub>1</sub> (sete híbridos com o testador SS72/12, oito híbridos com o testador Sekati, quatro híbridos com o testador JS-12 e um híbrido com o testador 41/7) (Tabela 2); além de duas testemunhas, representadas pelos cultivares comerciais 'Golden' e 'Tainung 01'.

**Tabela 2** - Representação dos vinte híbridos *topcrosses* obtidos neste estudo.

<b>Genótipos</b>	<b>SS-72/12</b>	<b>JS-12</b>	<b>Sekati</b>	<b>41/7</b>
<b>01</b>	X	X	X	
<b>02</b>	X	X	X	
<b>04</b>	X		X	
<b>06</b>	X		X	
<b>09</b>	X		X	
<b>10</b>			X	X
<b>17</b>	X	X	X	
<b>19</b>	X			
<b>20</b>			X	
<b>21</b>		X		

O semeio dos 36 tratamentos foi realizado no dia 18 de dezembro de 2014 e o transplântio no campo foi no dia 23 de janeiro de 2015. O delineamento experimental utilizado foi blocos casualizados com seis repetições compostas por três plantas por parcela, totalizando 648 plantas, distribuídas em um espaçamento de 3.6 m entre fileiras e 1.5 m entre plantas na fileira. O plantio foi realizado com

três mudas por cova e após sexagem feita aos três meses após o plantio, manteve-se apenas uma planta hermafrodita por cova.

Os tratos culturais foram conforme práticas adotadas em plantios comerciais da empresa Caliman Agrícola S.A, com irrigação por gotejamento, na base da planta. Efetuou-se o controle fitossanitário mediante controle químico de plantas daninhas, pragas e patógenos, com aplicações dos seguintes grupos químicos: herbicidas (glicina substituída, bipiridílio, acetanilida); acaricidas e inseticidas (ésteres de ácidos graxos, avermectinas e piretroides); e fungicidas (estrobilurinas, benzimidazóis, triazóis e ditiocarbamatos).

#### **3.1.3.4. Avaliações das doenças**

Todas as plantas foram fenotipadas no campo e identificadas com etiqueta fixada no solo, constando na mesma as informações sobre: número da repetição ou bloco, tratamento e número da planta. Avaliaram-se para doenças todas as plantas da parcela nos seis blocos, obtendo-se dessa forma, uma média por parcela e por bloco. Realizaram-se três avaliações de campo, nos meses de agosto e novembro de 2015 e em março de 2016, com o intuito de observar a ação do patógeno nas diferentes condições ambientais.

#### **3.1.3.5. Características avaliadas:**

- Severidade de pinta-preta na folha (SPPFo): observada na folha cujo pecíolo detinha a primeira inflorescência recém-aberta.
- Severidade de mancha-de-phoma na folha (SMPFo): observada na folha posterior à folha cujo pecíolo detinha a primeira inflorescência recém-aberta.
- Severidade de pinta-preta no fruto (SPPFr): observada nos frutos de estágio 0 (ponto de colheita).
- Número de folhas total (NFoT): determinado pela contagem total de folhas presentes em cada planta.
- Número de folhas com pinta-preta (NFoPP): determinado pela contagem de folhas com pinta-preta presentes em cada planta.
- Número de folhas com mancha-de-phoma (NFoMP): determinado pela contagem de folhas com mancha-de-phoma presentes em cada planta.

- Número de frutos total (NFrT): determinado pela soma da contagem de frutos comerciais, carpeloides e pentândricos presentes em cada planta.

- Número de frutos com pinta-preta (NFrPP): determinado pela soma da contagem de frutos comerciais, carpeloides e pentândricos com pinta-preta presentes em cada planta.

- Incidência de pinta-preta na folha (IPPFo): calculada pela relação do número de folhas com sintomas de pinta-preta e do número de folhas totais da planta, segundo a fórmula:

$$IPPFo = \left( \frac{n^{\circ} \text{ de folhas com pinta - preta}}{n^{\circ} \text{ folhas totais}} \right) \times 100$$

- Incidência de pinta-preta no fruto (IPPFr): calculada pela relação do número de frutos com sintomas de pinta-preta e do número de frutos totais da planta, segundo a fórmula:

$$IPPFr = \left( \frac{n^{\circ} \text{ de frutos com pinta - preta}}{n^{\circ} \text{ frutos totais}} \right) \times 100$$

- Incidência de mancha-de-phoma na folha (IMPFo): calculada pela relação do número de folhas com sintomas de mancha e do número de folhas totais da planta, segundo a fórmula:

$$IMPFo = \left( \frac{n^{\circ} \text{ de folhas com mancha de phoma}}{n^{\circ} \text{ folhas totais}} \right) \times 100$$

Os valores de severidade de pinta-preta na folha foram estimados com auxílio de escala diagramática adotada por Vivas et al. (2011) com os valores de área lesionada de 0,2; 1,6; 3,5; 5,4; 7,6 e 12,8%. A severidade de pinta-preta no fruto foi estimada com os frutos no estágio 0 de maturação, com o auxílio de escala diagramática descrita por Vivas et al. (2010b), com percentagens de área superficial lesionada de 0,1; 0,3; 0,6; 1,2; 2,5; 5,0; 10,0 e 20,0%.

Os valores de severidade de mancha-de-phoma foram estimados com auxílio de escala diagramática descrita por Terra et al. (2008), com os valores de área lesionada de 1; 2; 4; 8; 16 e 32%.

### **3.1.3.6. Análises estatísticas**

As análises estatísticas das características de doença avaliadas foram realizadas com o auxílio dos programas GENES (Cruz, 2013).

#### **3.1.3.6.1. Análise de variância e comparação de médias**

Foram realizadas as análises de variância para todas as características avaliadas, obedecendo ao seguinte modelo estatístico em blocos casualizados:

$$Y_{ijk} = \mu + t_i + b_j + \epsilon_{ij}$$

Onde,

$Y_{ijk}$  é o valor observado, referente a  $k$ -ésima planta do  $i$ -ésimo genótipo na  $j$ -ésima repetição;

$\mu$  é a constante geral;

$t_i$  é o efeito fixo do  $i$ -ésimo genótipo;

$b_j$  é o efeito da  $j$ -ésima repetição;

$\epsilon_{ij}$  é o erro experimental associado à observação  $\sim (NID 0, \sigma^2)$ .

Anteriormente à análise de variância, foram verificadas as pressuposições básicas do modelo matemático (normalidade e independência dos erros). Inicialmente todas as características não atenderam as pressuposições, sendo, portanto, os dados submetidos à transformação  $[\sqrt{(n + 0,5)}]$ . As médias foram agrupadas pelo teste de Scott-Knott, ao nível de 5% de probabilidade.

#### **3.1.3.6.2. Parâmetros genéticos**

Com as esperanças dos quadrados médios, obtidas através da análise de variância, foi possível estimar os componentes de variância:

Variabilidade genotípica:

$$\theta_g^2 = \left( \frac{QM_g - QMR}{b} \right)$$

Variância fenotípica:

$$\sigma_f^2 = \left( \frac{QM_g}{b} \right)$$

Além dos componentes de variância, foram estimados os parâmetros genéticos para cada uma das características:

Coeficiente de determinação genotípico:

$$H^2 = \left( \frac{QMG - QMR}{QMG} \right)$$

Coeficiente de variação genético:

$$CV_{g\%} = \left( \frac{100\sqrt{\theta_g^2}}{X} \right)$$

Coeficiente de variação experimental:

$$CV_{e\%} = \left( \frac{100\sqrt{\sigma^2}}{X} \right)$$

Índice de variação:

$$Iv_{(\%)} = \left( \frac{CV_g}{CV_e} \right) \times 100$$

### 3.1.3.6.3. Heterose e heterobeltiose

Com a média de cada tratamento estimou-se a heterose média ou padrão para cada característica avaliada, obtida através da expressão apresentada por (Falconer, 1987):

$$H_{\%} = \left( \frac{F_1 - MP}{MP} \right) \times 100$$

Onde:

H é a heterose padrão;

F<sub>1</sub> é a média do híbrido;

MP é a média dos pais.

A heterobeltiose foi calculada conforme expressão de Falconer (1987):

$$Hps_{\%} = \left( \frac{F_1 - PS}{PS} \right) \times 100$$

Onde:

Hps é a heterose com relação ao melhor pai (heterobeltiose);

F<sub>1</sub> é a média do híbrido;

PS é a média do melhor pai.

### 3.1.3.6.4. Capacidade de combinação

A estimativa da capacidade específica de combinação (CEC) foi obtida pelo cálculo das diferenças entre a média de cada um dos híbridos obtidos de um testador (X<sub>e</sub>) e a média geral dos cruzamentos com aquele testador (X<sub>g</sub>), de acordo com a expressão abaixo descrita por (Hallauer et al., 2010):

$$CEC_{gTi} = X_{e.Ti} - X_{g.Ti}$$

### 3.1.4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

#### 3.1.4.1. Análise de variância e parâmetros genéticos

Para todas as variáveis analisadas, observou-se efeito significativo de todas as fontes de variação testadas: genótipo, época de avaliação e interação genótipo x época. Como foi observado efeito significativo da interação genótipo x época, realizou-se análise por época de avaliação em separado. Segundo Cruz e Regazzi (1997), as análises individuais de épocas ou ambientes, separadamente, são de grande valia, pois permitem avaliar a magnitude da variabilidade genética e das discrepâncias entre as variâncias residuais em cada ambiente.

Verificou-se efeito significativo de genótipo para incidência e severidade de pinta-preta no fruto, nas três épocas de avaliação (Tabela 3). Para a variável incidência de pinta-preta na folha, constatou-se efeito significativo de genótipo apenas na terceira época. A severidade de pinta-preta na folha apresentou efeito significativo de genótipos tanto na primeira quanto na terceira época (Tabela 3). Em relação à mancha-de-phoma nas folhas, houve efeito significativo de genótipos para incidência e severidade na segunda e terceira épocas de avaliação.

**Tabela 3** – Resumo da análise de variância individual, em blocos ao acaso para as seis características avaliadas em três épocas distintas, Linhares, ES;2015 e 2016.

FV	GL	Quadrado médio					
		IPPFr 1	IPPFr 2	IPPFr 3	SPPFr 1	SPPFr 2	SPPFr 3
<b>Blocos</b>	5	5,5882	12,4295	15,0613	0,5194	2,5687	0,1979
<b>Tratamentos</b>	35	5,1844**	5,2307**	7,2421**	0,6679**	1,8214**	0,261**
<b>Resíduo</b>	175	2,0149	1,3153	1,9598	0,201	0,479	0,1076
<b>Média</b>		2,01	4,51	2,97	0,78	1,66	0,85
$\sigma^2_f$		0,864066	0,871786	1,20702	0,111318	0,303571	0,043496
$\sigma^2_e$		0,335814	0,219212	0,326633	0,033496	0,079834	0,017937
$\sigma^2_g$		0,528252	0,652574	0,880387	0,077822	0,223737	0,025558
<b>CVe(%)</b>		70,73	25,44	47,14	57,34	41,57	38,64
<b>CVg(%)</b>		36,22	17,92	31,59	35,68	28,41	18,83
<b>lv</b>		0,51	0,7	0,67	0,62	0,68	0,49
<b>H<sup>2</sup> (%)</b>		61,14	74,85	72,94	69,91	73,7	58,76

IPPFr: Incidência de pinta-preta nos frutos; SPPFr: Severidade de pinta-preta nos frutos; \*\* e \*: Significativo a 1% e 5% de probabilidade respectivamente, pelo teste F.; ns: não significativo;  $\sigma^2_f$ : Variância fenotípica;  $\sigma^2_e$ : Variância ambiental;  $\sigma^2_g$ : Variância genotípica; CVe: coeficiente de variação experimental; CVg: coeficiente de variação genético; H<sup>2</sup>: coeficiente de determinação genotípico; lv: Índice de variação.

Tabela 3 – Cont.

FV	GL	Quadrado médio					
		IPPFo 1	IPPFo 2	IPPFo 3	IMPFo 1	IMPFo 2	IMPFo 3
<b>Blocos</b>	5	2,2571	9,1448	3,0892	5,4392	5,694	62,9091
<b>Tratamentos</b>	35	0,5745 ns	1,8641 ns	3,6294**	1,7075 ns	8,1996**	3,9443**
<b>Resíduo</b>	175	0,5328	1,3273	1,0406	2,0167	2,2263	1,3714
<b>Média</b>		7,48	7,53	7,37	2,37	3,56	4,39
$\sigma^2_f$		0,095757	0,310682	0,604906	0,284587	1,366592	0,657391
$\sigma^2_e$		0,088793	0,221213	0,17343	0,33612	0,371055	0,228569
$\sigma^2_g$		0,006964	0,089469	0,431476	0,00	0,995537	0,428822
<b>CVe(%)</b>		9,76	15,3	13,84	59,84	41,96	26,69
<b>CVg(%)</b>		1,12	3,97	8,91	-99	28,06	14,93
<b>Iv</b>		0,11	0,26	0,64	-99	0,67	0,56
<b>H<sup>2</sup> (%)</b>		7,27	28,8	71,33	0,00	72,85	65,23

IPPFo: Incidência de pinta-preta nas folhas; IMPFo: Incidência de mancha-de-phoma nas folhas; \*\* e \*: Significativo a 1% e 5% de probabilidade respectivamente, pelo teste F.; ns: não significativo;  $\sigma^2_f$ : Variância fenotípica;  $\sigma^2_e$ : Variância ambiental;  $\sigma^2_g$ : Variância genotípica; CVe: coeficiente de variação experimental; CVg: coeficiente de variação genético; H<sup>2</sup>: coeficiente de determinação genotípico; Iv: Índice de variação.

Tabela 3 – Cont.

FV	GL	Quadrado médio					
		SPPFo 1	SPPFo 2	SPPFo 3	SMPFo 1	SMPFo 2	SMPFo 3
<b>Blocos</b>	5	0,847	0,048	0,4337	0,2768	0,3077	0,1925
<b>Tratamentos</b>	35	0,2482**	0,0573**	0,0476ns	0,1771ns	0,663**	0,2476**
<b>Resíduo</b>	175	0,1072	0,0248	0,0352	0,1712	0,2071	0,0979
<b>Média</b>		0,96	0,83	0,8	0,88	1,13	0,72
$\sigma^2_f$		0,041361	0,009551	0,007927	0,029524	0,110498	0,041265
$\sigma^2_e$		0,017873	0,004132	0,005861	0,028532	0,034515	0,016322
$\sigma^2_g$		0,023488	0,005418	0,002066	0,000992	0,075983	0,024943
<b>CVe(%)</b>		34,01	18,95	23,4	47,03	40,34	43,23
<b>CVg(%)</b>		15,92	8,86	5,67	3,58	24,44	21,81
<b>Iv</b>		0,47	0,47	0,24	0,08	0,61	0,5
<b>H<sup>2</sup> (%)</b>		56,79	56,73	26,06	3,36	68,76	60,45

IPPFo: Incidência de pinta-preta nas folhas; IMPFo: Incidência de mancha-de-phoma nas folhas; \*\* e \*: Significativo a 1% e 5% de probabilidade respectivamente, pelo teste F.; ns: não significativo;  $\sigma^2_f$ : Variância fenotípica;  $\sigma^2_e$ : Variância ambiental;  $\sigma^2_g$ : Variância genotípica; CVe: coeficiente de variação experimental; CVg: coeficiente de variação genético; H<sup>2</sup>: coeficiente de determinação genotípico; Iv: Índice de variação.

O coeficiente de determinação genotípica ( $H^2$ ) apresentou valores que variaram entre 56,73% a 73,70% para severidade, enquanto os valores de incidência variaram de 61,14% a 74,85% para pinta-preta na folha e no fruto (Tabela 3). Para severidade de mancha-de-phoma, a herdabilidade oscilou entre 60,45% a 78,76%, e para incidência sua variação foi de 65,23% a 72,85 (Tabela 3). Em estudo similar, Vivas et al. (2012b, 2014c) avaliaram a resistência de mamoeiros à pinta-preta, mancha-de-phoma e oídio e perceberam que, embora a herdabilidade não tenha sido tão alta em todas as características, há possibilidade de sucesso no melhoramento para a resistência à doença. Isso pode ser explicado, pois todas as diferenças encontradas nas estimativas de herdabilidade devem ser interpretadas como específicas para os genótipos e ambientes estudados, e não como um atributo fixo do caráter fenotípico avaliado (Allard, 1971).

As características que apresentaram significância pelo teste “F”, IPPFr, SPPFr, IPPFo e IMPFo, apresentaram valores de variabilidade superiores aos de variância ambiental. Esses resultados beneficiam o melhoramento genético, uma vez que valores elevados de variância ambiental reduzem o ganho por seleção (Cruz, 2005). Estas mesmas características apresentaram maiores valores de variância genética, herdabilidade e índice de variação, este último, com valores superiores a 0,6 (Tabela 3). O índice de variação (IV) abaixo da unidade indica a necessidade de métodos de avaliação e seleção com maior poder discriminatório. Contudo, estudo realizado por Resende e Duarte (2007) indicou que é possível alcançar uma boa acurácia quando se possui índice de variação superior a 0,5, se em conjunto houver maior número de repetições. O IV é mais adequado que o coeficiente de variação experimental (CVe), pois considera também o número de repetições usados e a variação residual (Resende e Duarte, 2007).

Segundo Cruz e Carneiro (2003), o melhoramento de plantas permite que se utilizem parâmetros genéticos para a identificação da variabilidade genética e análise da eficiência das estratégias de melhoramento, utilizadas para maximizar os ganhos e, ao mesmo tempo, manter a base genética da população. Os dados deste trabalho indicam que o método de dialelo parcial é uma ferramenta de grande importância e podem ser utilizados visando à obtenção de ganhos genéticos quanto à resistência às doenças em estudo. Os dados apresentados corroboram com estudos apresentados por Vivas (2009) quanto à resistência à pinta-preta e a mancha-de-phoma.

### 3.1.4.2. Análise de médias

#### 3.1.4.2.1. Resistência a pinta-preta de genótipos *per se* e em cruzamento

O período com os maiores valores de incidência e severidade de pinta-preta nas folhas foi em agosto de 2015 (Tabela 4), época de temperaturas amenas, favoráveis à epidemia. Já o período de maior severidade de pinta-preta em frutos foi em novembro do mesmo ano. O provável escape de frutos a infecções em agosto se deve ao fato deste ser o período de florescimento e início da frutificação da maioria dos genótipos. Nesta época, a quantidade de frutos maiores é menor e a maioria dos frutos, ainda pequenos, não apresentaram lesões. Já, as épocas subsequentes apresentaram valores cumulativos de severidade em frutos mais desenvolvidos.

Neste estudo, a segunda época de avaliação, correspondente ao período de novembro, foi a que apresentou maiores valores de incidência e severidade de pinta-preta em frutos de mamoeiro no Espírito Santo. Os dados observados entram em consonância com os dados de Lucena (2016) que afirma que o período de maior incidência da pinta-preta em frutos de mamoeiro no estado do Espírito Santo ocorre de novembro a fevereiro, dados estes que corroboram com os apresentados nesta pesquisa. O mesmo autor afirma que os outros dois períodos de avaliação ocorreram no momento em que a doença aparece de forma moderada, devido a temperaturas elevadas ou menor umidade do ar.

Na comparação dos genótipos, quanto à severidade da pinta-preta nas folhas, observou-se a formação de três grupos, na primeira e na terceira épocas, e de dois grupos, na segunda época de avaliação, pelo teste de agrupamento de médias Scott Knott (Tabela 4). Menores médias de severidade da pinta-preta nas folhas foram observadas em todas as épocas de avaliação para as linhagens 4, 9, 20 e 21; os genitores 41/7, Sekati, SS72/12 e a testemunha *Golden* (Tabela 4). Estes resultados convergem com os encontrados por Dianese et al. (2007) para Sekati, o que nos possibilita apontar este genótipo, como potencial genitor para a obtenção de cultivares com maior resistência a pinta-preta. Contudo, além do potencial *per se*, avaliou-se o potencial desses genitores em combinações híbridas.

**Tabela 4** - Teste de média para pinta-preta (*A. caricae*) avaliadas em agosto e novembro 2015 e março 2016, em Linhares, ES.

Cruzamentos e genitores	Severidade em folha (%)						Incidência na folha		Severidade em fruto (%)		Incidência no fruto							
	ago/15		nov/15		mar/16		mar/16		ago/15		nov/15		ago/15		nov/15		mar/16	
L – 1	0,65	c*	0,20	a	0,20	c	42,96	B	0,01	b	0,18	b	1,42	b	15,78	c	5,75	b
L – 2	0,34	c	0,40	a	0,11	c	42,03	B	0,00	b	1,24	b	0,71	b	9,30	c	4,72	b
L – 4	0,18	c	0,09	b	0,06	c	40,75	B	0,02	b	0,60	b	3,04	b	12,76	c	25,80	a
L – 06	1,81	a	0,24	a	0,33	b	44,42	B	0,28	b	4,28	a	6,84	b	11,52	c	19,80	a
L – 09	0,33	c	0,05	b	0,08	c	33,39	C	0,01	b	0,35	b	0,43	b	13,24	c	1,85	b
L – 10	1,18	b	0,11	b	0,23	c	51,12	A	0,08	b	0,48	b	5,80	b	8,24	c	21,77	a
L – 17	0,85	b	0,09	b	0,18	c	49,25	A	0,01	b	0,71	b	1,19	b	16,30	c	13,17	a
L – 19	0,44	c	0,06	b	0,31	b	28,05	C	0,01	b	0,24	b	0,00	b	12,23	c	4,01	b
L – 20	0,31	c	0,11	b	0,06	c	40,72	B	0,13	b	2,41	b	5,15	b	15,40	c	10,24	b
L – 21	0,23	c	0,07	b	0,03	c	24,54	C	0,44	b	5,45	a	14,59	a	30,82	a	9,57	b
SS <sup>4</sup> X L – 1	0,30	c	0,09	b	0,11	c	53,80	A	0,07	b	0,90	b	4,09	b	9,90	c	3,73	b
SS X L – 2	0,28	c	0,11	b	0,13	c	41,91	B	0,10	b	1,37	b	5,14	b	12,33	c	5,35	b
SS X L – 4	0,10	c	0,05	b	0,08	c	50,52	A	0,04	b	0,94	b	1,85	b	8,05	c	8,03	b

\*Agrupamento de médias pelo teste de Scott-Knott ao nível de 5% de probabilidade, em cada época de avaliação e em cada local de avaliação<sup>1</sup> SS = SS72/12

Tabela 4 – Cont.

Cruzamentos e genitores	Severidade em folha (%)						Incidência na folha		Severidade em fruto (%)				Incidência no fruto					
	ago/15		nov/15		mar/16		mar/16		ago/15		nov/15		ago/15		nov/15		mar/16	
<b>SS X L – 6</b>	0,15	c	0,12	b	0,16	c	47,63	B	0,02	b	1,43	b	3,38	b	15,64	c	5,04	b
<b>SS X L – 9</b>	0,04	c	0,13	b	0,07	c	43,40	B	0,07	b	0,30	b	3,15	b	14,41	c	3,43	b
<b>SS X L – 17</b>	0,48	c	0,18	a	0,33	b	39,94	B	0,05	b	1,46	b	5,45	b	18,65	c	9,42	b
<b>SS X L – 19</b>	0,12	c	0,16	b	0,08	c	46,33	B	0,25	b	1,81	b	4,13	b	15,35	c	0,51	b
<b>Sekati X L – 1</b>	0,12	c	0,21	a	0,10	c	60,73	A	0,01	b	0,88	b	0,86	b	11,84	c	8,96	b
<b>Sekati X L – 2</b>	0,43	c	0,29	a	0,07	c	52,74	A	0,00	b	1,24	b	0,65	b	11,96	c	6,03	b
<b>Sekati X L – 4</b>	0,40	c	0,11	b	0,04	c	59,57	A	0,04	b	1,32	b	1,99	b	16,50	c	13,39	a
<b>Sekati X L – 6</b>	0,08	c	0,16	b	0,09	c	54,48	A	0,04	b	4,46	a	1,38	b	18,59	c	6,67	b
<b>Sekati X L – 9</b>	0,36	c	0,09	b	0,08	c	45,95	B	0,04	b	0,45	b	1,37	b	14,65	c	2,20	b
<b>Sekati X L – 10</b>	0,25	c	0,10	b	0,08	c	53,63	A	0,29	b	3,32	a	8,73	b	19,63	c	10,02	b
<b>Sekati X L – 17</b>	0,09	c	0,30	a	0,08	c	67,10	A	0,22	b	1,54	b	6,93	b	31,95	a	6,98	b
<b>Sekati X L – 20</b>	0,22	c	0,10	b	0,09	c	55,96	A	0,07	b	0,89	b	5,59	b	18,33	c	8,91	b
<b>41/7 X 10</b>	0,12	c	0,15	b	0,10	c	55,92	A	0,02	b	3,48	a	2,67	b	21,53	b	17,19	a

\*Agrupamento de médias pelo teste de Scott-Knott ao nível de 5% de probabilidade, em cada época de avaliação e em cada local de avaliação<sup>1</sup> SS = SS72/12

Tabela 4 – Cont.

Cruzamentos e genitores	Severidade em folha (%)						Incidência na folha		Severidade em fruto (%)				Incidência no fruto					
	ago/15	nov/15	mar/16	ago/15	nov/15	mar/16	mar/16	ago/15	nov/15	ago/15	nov/15	mar/16	ago/15	nov/15	mar/16			
<b>JS-12 X 1</b>	0,46	c	0,12	b	0,17	c	49,06	A	0,63	b	4,30	a	7,55	b	22,54	b	13,64	a
<b>JS-12 X 2</b>	0,59	c	0,18	a	0,15	c	58,26	A	5,71	a	4,85	a	19,42	a	24,49	b	18,46	a
<b>JS-12 X 17</b>	0,36	c	0,22	a	0,10	c	53,85	A	1,16	b	7,11	a	6,14	b	39,08	a	8,40	b
<b>JS-12 X 21</b>	0,29	c	0,09	b	0,19	c	51,64	A	1,18	b	6,04	a	13,81	a	34,18	a	10,65	b
<b>41/7</b>	0,08	c	0,15	b	0,13	c	71,31	A	1,30	b	1,32	b	9,25	b	26,48	b	19,01	a
<b>Sekati</b>	0,13	c	0,04	b	0,12	c	45,71	B	0,07	b	0,55	b	4,47	b	16,67	c	4,29	b
<b>JS-12</b>	0,20	c	0,19	a	0,18	c	54,90	A	0,13	b	0,65	b	7,99	b	22,87	b	10,68	b
<b>SS-72/12</b>	0,54	c	0,09	b	0,05	c	40,95	B	0,09	b	1,38	b	1,73	b	7,24	c	1,56	b
<b>TAINUNG</b>	0,28	c	0,06	b	0,43	b	55,54	A	0,44	b	6,06	a	7,22	b	28,96	a	10,41	b
<b>GOLDEN</b>	0,22	c	0,11	b	0,11	c	46,85	B	0,03	b	1,63	b	1,40	b	30,14	a	1,95	b
<b>Média</b>	0,35		0,14		0,15		48,75		0,36		2,10		5,02		18,19		9,31	
<b>Amplitude</b>	1,77		0,37		0,67		46,76		5,71		6,93		18,99		31,85		25,28	

\*Agrupamento de médias pelo teste de Scott-Knott ao nível de 5% de probabilidade, em cada época de avaliação e em cada local de avaliação<sup>1</sup> SS = SS72/12

Os híbridos que se destacaram nas três épocas de avaliação para severidade em folhas foram: SS-72/12 X 1, SS-72/12 X 2, SS-72/12 X 4, SS-72/12 X 6, SS-72/12 X 9, SS-72/12 X 19, Sekati X 4, Sekati X 6, Sekati X 9, Sekati X 10, Sekati X 20, 41/7 X 10, JS-12 X 1 (Tabela 4). Todos os híbridos apresentaram pelo menos um dos genitores destacados como promissor, o que evidencia que tais genitores, além de apresentarem baixa severidade, podem também, contribuir para a redução da doença em cruzamentos.

Vivas et al. (2011) selecionaram híbridos promissores à resistência à pinta-preta em cruzamentos com Sekati e *Sunrise Solo* (SS-72/12), o que corrobora com os resultados encontrados no presente trabalho. Observou-se que L-6 e L-9, linhagens derivadas do genótipo Cariflora também apresentam potencial para o melhoramento visando resistência a doença, visto que os cruzamentos em que estão envolvidos exibiram menores médias (Tabela 4). Esta foi a primeira vez que linhagens hermafroditas derivadas de genótipos dioicos são avaliadas para resistência a doença.

Os valores de severidade em frutos permitiram a formação de dois grupos, nas primeira e segunda épocas (Tabela 4), sendo os genitores mais resistentes às linhagens 1, 2, 4, 9, 10, 17, 19, 20 e os genitores elite Sekati e JS-12, com valores de média mais baixos. Destes, os genótipos 4, 9, 20 e Sekati também apresentaram médias baixas de severidade em folha, o que em termos epidemiológicos é relevante, pois a resistência na folha pode correlacionar-se à resistência em fruto ou suprir escape a novas infecções nos frutos, pela redução do inóculo. Isso permite apontá-los como potenciais genitores para obtenção de cultivares com maior resistência à pinta-preta. As menores médias de severidade em frutos foram observadas nas combinações híbridas SS-72/12 X 1, SS-72/12 X 4, SS-72/12 X 9, Sekati X 1, Sekati X 9, Sekati X 20 (Tabela 4). Com exceção dos híbridos SS-72/12 X 1 e Sekati X 9, os demais se encontram no grupo mais resistente e com médias menores de severidade em folha, demonstrando que na presença de genitores “promissores” a contribuição para a redução de doença ocorre também em frutos.

Os dados de incidência na folha apresentam a formação de três grupos na terceira época de avaliação, a única que apresentou significância para esta característica (Tabela 4). As linhagens que melhor responderam a incidência foram a 9, 19, 21, coincidentemente, a menores valores observados nas mesmas

linhagens para severidade em folhas e em frutos, o que confere maior confiabilidade na resistência verificada nessas linhagens.

A análise de incidência de pinta-preta nos frutos resultou na formação de dois grupos nas primeira e terceira épocas e três grupos de genótipos na segunda época (Tabela 4). Quanto à incidência de frutos doentes, as linhagens que melhor responderam “*per se*” foram a 1, 2, 9, 19, 20 e os genótipos Sekati e SS-72/12. Para estes genótipos, os dados apresentados de incidência assemelham-se com a severidade, confirmando que Sekati apresenta-se como possível portador de alelos que tendem a contribuir para a redução de doenças em híbridos de mamoeiro. Os híbridos que apresentaram melhores médias de incidência de frutos doentes foram SS-72/12 X 1, SS-72/12 X 2, SS-72/12 X 4, SS-72/12 X 6, SS-72/12 X 9, SS-72/12 X 17, SS-72/12 X 19, Sekati X 1, Sekati X 2, Sekati X 6, Sekati X 9, Sekati X 10 e Sekati X 20, nos quais é possível observar uma média inferior em relação aos genótipos “*per se*” (Tabela 4). Vivas et al. (2012a) apresentaram o genótipo Sekati como possível fonte de resistência à pinta-preta, resultados estes que confirmam os encontrados nesta pesquisa. Outro ponto a ser mencionado, refere-se ao fato do genótipo Cariflora ser capaz de gerar progênies hermafroditas com potencial para resistência à pinta-preta, produzindo linhagens, tanto com potencial “*per se*” quanto em combinação. Neste último caso, acredita-se que a heterose possa ser ainda explorada.

Estudo realizado por Santa-Catarina em 2016, com os mesmos materiais apresentados nesta pesquisa, identificaram as linhagens 2 e 9 como promissoras, tanto para a produção quanto para qualidade dos frutos, fato este que integra a resistência a doenças, pois as médias de incidência em frutos em ambas as linhagens foram mais baixas. Quando se avaliou a severidade tanto em folha quanto em fruto, a linhagem 9 destacou-se como promissora.

Santa-Catarina (2016), ao avaliar características agronômicas para o grupo Solo, apresentou os híbridos: SS-72/12x1, SS-72/12 x 2, SS-72/12 x 6 e SS-72/12 x 9 como promissores, tanto para produção quanto para qualidade de frutos. Quanto à resistência este trabalho mostra que os híbridos SS-72/12 x 1 e SS-72/12 x 9 apresentaram médias baixas para severidade em frutos e em cruzamentos com a linhagem 9, severidade de folha e incidência nos frutos. Os híbridos Formosa Sekati x 2, Sekati x 4, Sekati x 6 e Sekati x 10 foram superiores quanto às características agronômicas e de qualidade de frutos, sendo Sekati x 2, detentor de

menores médias de severidade e incidência de pinta-preta no fruto, Sekati x 4, menores médias de severidade de pinta-preta em folhas e frutos, e os cruzamentos Sekati x 6 e Sekati x 10 menores médias para severidade em folha e incidência no fruto.

Os híbridos SS-72/12 x 1 e SS-72/12 x 9 do grupo Solo e Sekati x2, Sekati x4, Sekati x6 e Sekati x10 do grupo Formosa demonstraram maior resistência à pinta-preta. Segundo pesquisa realizada por Santa-Catarina (2016), os híbridos apresentaram excelentes características agronômicas e de qualidade de fruto, o que sugere a seleção destes para um novo ensaio de competição, em diferentes ambientes, visando o lançamento e registro futuro destes materiais do grupo Solo, superiores agronomicamente e mais resistentes à pinta-preta.

#### **3.1.4.2.2. Resistência à mancha-de-phoma *per se* e em cruzamentos**

O período com maior intensidade de incidência e severidade de mancha-de-phoma nas folhas foi março de 2016 (Tabela 5). Segundo Lucena (2016), este é o período em que a doença ocorre de forma moderada. Possivelmente isto não ocorreu em agosto, devido ao baixo índice pluviométrico neste período, visto que o inóculo é melhor propagado via respingos de chuva.

Pelo teste de agrupamento de Scott-Knott (1974) para incidência de mancha-de-phoma nas folhas, foi possível observar a formação de dois grupos, na segunda e três grupos na terceira época. Devido à primeira época não ter apresentado diferença estatisticamente significativa, esta não foi considerada nesta análise (Tabela 5).

Os genótipos detentores das menores médias de incidência de mancha-de-phoma em folhas nas duas épocas de avaliação foram as linhagens 4, 6, 13, 16, 18 e 20 (Tabela 5). Dentre os genitores, é possível perceber os valores de média inferiores em Sekati e JS-12, na segunda época, tendendo a apresentar valores de severidade absolutos menores que 30%. Estudos realizados por Vivas et al. (2010a e 2014b), demonstraram menores médias de doença no genótipo JS-12, dado este, que confirma o encontrado no presente estudo. Além do potencial "*per se*", foi observado também o potencial desses genitores em combinações híbridas.

**Tabela 5-** Teste de média para mancha-de-phoma (*S. caricae*) avaliadas em agosto e novembro 2015 e março 2016, em Linhares, ES.

Cruzamentos e Genitores	Incidência na folha				Severidade em folha (%)			
	nov/15		mar/16		nov/15		mar/16	
L – 1	22.92	a	21.17	b	0,87	c	0,00	c
L – 2	13.77	a	10.09	c	2,00	a	0,00	c
L – 4	8.14	b	12.12	c	0,73	c	0,07	c
L – 06	8.84	b	12.50	c	0,58	c	0,06	c
L – 09	36.94	a	24.37	b	0,30	c	0,29	b
L – 10	6.52	b	18.86	b	0,81	c	0,53	b
L – 17	10.91	b	18.42	b	0,97	b	0,06	c
L – 19	0.68	b	30.86	a	0,00	c	1,00	a
L – 20	7,54	b	7.78	c	0,58	c	0,14	c
L – 21	15,05	a	18.88	b	0,61	c	0,00	c
SS <sup>1</sup> X L – 1	15.91	a	17.15	c	1,20	b	0,00	c
SS X L – 2	21.40	a	17.18	c	0,83	c	0,08	c
SS X L – 4	15.40	a	16.31	c	0,00	c	0,00	c
SS X L – 6	14.09	a	20.87	b	0,97	b	0,10	c
SS X L – 9	18.51	a	14.82	c	0,83	c	0,21	c
SS X L – 17	23.36	a	19.84	b	1,47	a	0,20	c
SS X L – 19	22.93	a	20.28	b	0,83	c	0,33	b
Sekati X L – 1	0.41	b	12.38	c	0,06	c	0,00	c
Sekati X L – 2	8.53	b	21.11	b	0,60	c	0,00	c
Sekati X L – 4	10.43	b	14.50	c	0,22	c	0,00	c
Sekati X L – 6	5.32	b	27.27	a	0,06	c	0,08	c
Sekati X L – 9	7.14	b	16.97	c	0,36	c	0,31	b

\*Agrupamento de médias pelo teste de Scott-Knott ao nível de 5% de probabilidade, em cada época de avaliação e em cada local de avaliação.

<sup>1</sup> SS – SS72/12

Tabela 5 – Cont.

Cruzamentos e Genitores	Incidência na folha				Severidade em folha (%)			
	nov/15		mar/16		nov/15		mar/16	
<b>Sekati X L – 10</b>	6.90	b	17.91	c	0,25	c	0,14	c
<b>Sekati X L – 17</b>	11.15	b	21.79	b	0,70	c	0,23	c
<b>Sekati X L – 20</b>	7.77	b	11.81	c	0,72	c	0,25	c
<b>41/7 X 10</b>	5.02	b	16.41	c	0,31	c	0,22	c
<b>JS-12 X 1</b>	18.93	a	16.95	c	1,17	b	0,25	c
<b>JS-12 X 2</b>	17.61	a	10.49	c	1,25	b	0,14	c
<b>JS-12 X 17</b>	8.30	b	8.82	c	1,56	a	0,13	c
<b>JS-12 X 21</b>	7.13	b	17.34	c	0,53	c	0,06	c
<b>41/7</b>	3.76	b	27.35	a	0,25	c	0,17	c
<b>Sekati</b>	4.39	b	24.24	b	0,22	c	0,14	c
<b>JS-12</b>	10.87	b	18.80	b	0,95	b	0,45	b
<b>SS-72/12</b>	22.81	a	19.71	b	0,58	c	0,07	c
<b>TAINUNG</b>	19.84	a	21.18	b	0,42	c	0,06	c
<b>GOLDEN</b>	14.58	a	32.95	a	0,61	c	0,50	b
<b>Média</b>	11.91		17.70		0,68		0,17	
<b>Amplitude</b>	36.53		25.17		2,00		1,00	

\*Agrupamento de médias pelo teste de Scott-Knott ao nível de 5% de probabilidade, em cada época de avaliação e em cada local de avaliação.

<sup>1</sup>SS – SS72/12

Os cruzamentos que se destacaram nas épocas de avaliação para incidência de phoma nas folhas foram: Sekati X 1, Sekati X 4, Sekati X 9, Sekati X 10, Sekati X 20, 41/7 X 10, JS-12 X 17 e JS-12 X 21 (Tabela 5). Observou-se que, com exceção dos híbridos Sekati X 1, JS-12 X 17 e JS-12 X 21 os demais apresentaram valores de média inferiores também para pinta-preta. Vivas et al. (2015) observaram que os cruzamentos com JS-12 possuíam menores valores de média para mancha-de-phoma, corroborando deste modo, com os resultados encontrados neste trabalho.

A linhagem 9, derivada do genótipo Cariflora é potencialmente resistente, tendo as menores médias em todos os cruzamentos com ele realizados, tanto para mancha-de-phoma (Tabela 5) como para pinta-preta (Tabela 4). Isso mostra que as linhagens derivadas de genótipos dioicos possuem relevância quanto à resistência a doenças.

Os valores de severidade na folha permitiram a formação de três grupos, tanto na segunda como na terceira épocas (Tabela 5), sendo os genótipos mais resistentes às linhagens 1, 4, 6, 20 e 21; os genitores elites 41/7, Sekati, SS-72/12; e à testemunha Tainung. Destes, os genótipos 4, 6, 20 apresentaram médias mais baixas também para incidência, permitindo sua seleção como potenciais genitores para obtenção de cultivares resistentes à mancha-de-phoma. Dados apresentados por Vivas et al. (2015) apontam o genótipo SS-72/12 como potencialmente detentor de resistência possuindo valores inferiores de média, sendo esse resultado também observado neste trabalho para severidade.

Avaliou-se a severidade de mancha-de-phoma nas folhas, nos cruzamentos dos referidos genótipos, na qual se observaram menores médias para os híbridos: SS-72/12 X 2, SS-72/12 X 4, SS-72/12 X 9, Sekati X 1, Sekati X 2, Sekati X 4, Sekati X 6, Sekati X 10, Sekati X 17 e Sekati X 20, 41/7 X 10 e JS-12 X 21.

Quando observados separadamente os materiais de frutos pequenos, do grupo Solo, identificaram-se os materiais SS-72/12 x 2, SS-72/12 x 4 e SS-72/12 x 9 com valores inferiores de severidade de mancha-de-phoma e, ainda, com valores de produção superiores (Santa-Catarina, 2016). Já, os híbridos do grupo Formosa, Sekati x 1, Sekati x 4, Sekati x 10 e Sekati x 20, apresentaram menores médias conjuntas de severidade e incidência de mancha-de-phoma, assim como as maiores médias para as características morfo-agronômicas. Os dados apresentados sugerem novos estudos, visando o lançamento destes genótipos híbridos, tanto do grupo Solo quanto do grupo Formosa, com capacidades superiores agronomicamente e com maiores níveis de resistência à mancha-de-phoma. A capacidade de obtenção de materiais promissores quanto à resistência dentro dos grupos e entre os grupos, foi também observada por Vivas et al. (2014b) em avaliação de germoplasma e híbridos de mamoeiro resistentes à mancha-de-phoma em condições de campo.

Observou-se que nenhum dos genótipos apresentou imunidade, ou seja, estava “livre de doença”, contudo, existiram genótipos que, em pelo menos uma época, não foram observados sintomas na folha abaixo da primeira flor aberta, foram eles: as linhagens 1, 2, 19 e 21 e os híbridos SS 72/12 x 1, SS 72/12 x 4, Sekati x 1, Sekati x 2 e Sekati x 4.

Nota-se que os genótipos (linhagens e híbridos) apresentaram para severidade uma redução de até 100%, enquanto para incidência, observou-se uma redução de 80% em alguns genótipos.

### **3.1.4.3. Capacidade de combinação**

A capacidade específica de combinação (CEC) relaciona-se com interações não aditivas resultantes de complementações gênicas entre parentais, o que possibilita prever respostas com ganho genético com efeito heterótico (Bastos et al., 2003). Para o estudo de resistência, a combinação híbrida mais favorável deve ser, portanto, aquela que apresentar estimativas negativas de capacidade específica de combinação, ou seja, com menores quantidades de folhas e frutos doentes.

Para todas as características avaliadas, constatou-se valores positivos e negativos de CEC, indicando existência de desvios de dominância, o que culmina em genes que aumentam a expressão do caráter e outros, igualmente dominantes, que reduzem esta expressão (Cruz e Vencovsky, 1989).

#### **3.1.4.3.1. Capacidade específica de combinação para pinta-preta**

Para severidade de pinta-preta no fruto os menores valores de CEC foram para os híbridos: SS 72/12 X 1, SS 72/12 X 4, SS 72/12 X 9 (Tabela 6). Para incidência de pinta-preta no fruto, as estimativas oscilaram entre -1,57 e 3,69, sendo os mais promissores: SS 72/12 X 1, SS 72/12 X 4, SS 72/12 X 9 e SS 72/12 X 19. Em relação à severidade da pinta-preta na folha, estimativas negativas de CEC foram obtidas para os híbridos SS 72/12 X 4, SS 72/12 X 6, SS 72/12 X 9 e SS 72/12 X 19. Quanto à incidência de pinta-preta na folha, observou-se uma variação de -3,61 a 4,86, sendo os genótipos mais promissores, com valores negativos ou menores, SS 72/12 X 1, SS 72/12 X 4, SS 72/12 X 9 e SS 72/12 X 19 (Tabela 6).

**Tabela 6** - Estimativas de capacidade específica de combinação (CEC) dos sete híbridos de mamoeiro do grupo Solo, utilizando-se o testador SS-72/12 para as quatro características de resistência à pinta-preta (*A. caricae*), tanto nos frutos como nas folhas, Linhares, ES, 2015.

Híbridos	Características							
	SPP Fruto		IPP Fruto		IPP Folha		SPP Folha	
	Média	CEC	Média	CEC	Média	CEC	Média	CEC
<b>SS<sup>1</sup> X L-01</b>	0,36	-0,10	5,91	-1,57	52,57	3,19	0,16	0,01
<b>SS X L-02</b>	0,51	0,06	7,61	0,13	48,04	-1,33	0,17	0,02
<b>SS X L-04</b>	0,33	-0,12	5,98	-1,50	54,23	4,86	0,08	-0,08
<b>SS X L-06</b>	0,53	0,07	8,02	0,54	49,66	0,28	0,14	-0,01
<b>SS X L-09</b>	0,15	-0,31	7,00	-0,48	47,61	-1,76	0,08	-0,07
<b>SS X L-17</b>	0,63	0,18	11,17	3,69	47,74	-1,63	0,33	0,17
<b>SS X L-19</b>	0,69	0,24	6,66	-0,81	45,76	-3,61	0,12	-0,04
<b>Média</b>	0,46		7,48		49,37		0,15	

SPP: Severidade de pinta-preta; IPP: Incidência de pinta-preta; <sup>1</sup> SS = SS72/1

Vivas et al. (2011, 2012a) obtiveram valores de CEC negativos para resistência à pinta-preta em cruzamentos com o genótipo 'SS72/12', confirmando seu potencial de resistência. Resultados apresentados por Santa-Catarina (2016) demonstram que os cruzamentos SS 72/12 X 1, SS 72/12 X 2, SS 72/12 X 6, SS 72/12 X 9 reúnem boas estimativas de CEC para as características de maior importância a nível agrônomo. Resultados semelhantes foram encontrados por Barros et al. (2017) para retrocruzamento com 'Cariflora'. Marin (2001) e Barros et al. (2017) destacam que o genótipo 'Cariflora', genitor recorrente no programa de retrocruzamento, possui excelente capacidade específica de combinação (CEC) com os genótipos do grupo Solo para diversas características morfo-agrômicas. No presente estudo, confirmou-se que os materiais advindos desse genitor apresentam também elevado nível de resistência à *Asperisporium caricae*. Concluiu-se que os genótipos SS 72/12 X 1 e SS 72/12 X 9 foram os mais resistentes e que, com base em Santa-Catarina (2016), são os que apresentam melhores índices quando avaliadas características morfo-agrômicas.

Para os híbridos do grupo Formosa oriundos de cruzamentos com o testador 'Sekati', considerando a severidade de pinta-preta no fruto, os menores valores de CEC foram dos híbridos: Sekati X 1, Sekati X 2, Sekati X 4, Sekati X 9, Sekati X 17 e Sekati X 20 (Tabela 7). As estimativas de incidência de pinta-preta no fruto oscilaram entre - 3,68 a 5,53 (Tabela 7), sendo os genótipos Sekati X 1, Sekati X 2, Sekati X 6 e Sekati X 9 os detentores de menores estimativas (maiores estimativas negativas absolutas). Observou-se que para análise de pinta-preta no fruto, os híbridos Sekati X 1, Sekati X 2 e Sekati X 9 apresentaram-se como potencialmente resistentes, sendo o genótipo Sekati X 9 o possuidor de menores estimativas de CEC. Segundo Santa-Catarina (2016), o híbrido Sekati X 9 é promissor para número de frutos comerciais.

Quando observadas as estimativas de CEC para as folhas, constatou-se que a severidade de pinta-preta apresentou estimativas negativas para os híbridos Sekati X 1, Sekati X 6, Sekati X 10, Sekati X 17 e Sekati X 20 (Tabela 7).

**Tabela 7** - Estimativas de capacidade específica de combinação (CEC) dos oito híbridos de mamoeiro do grupo Formosa, utilizando-se o testador Sekati para as quatro características de resistência à pinta-preta (*A. caricae*), tanto nos frutos como nas folhas, Linhares, ES, 2015.

Híbridos	Características							
	SPP Fruto		IPP Fruto		IPP Folha		SPP Folha	
	Média	CEC	Média	CEC	Média	CEC	Média	CEC
<b>Sekati X L-01</b>	0,41	-0,28	7,22	-2,54	50,91	-0,87	0,14	-0,02
<b>Sekati X L-02</b>	0,44	-0,25	6,21	-3,54	51,43	-0,35	0,26	0,10
<b>Sekati X L-04</b>	0,54	-0,15	10,63	0,88	54,45	2,68	0,18	0,02
<b>Sekati X L-06</b>	1,56	0,87	8,88	-0,87	51,28	-0,50	0,11	-0,05
<b>Sekati X L-09</b>	0,17	-0,51	6,07	-3,68	45,08	-6,69	0,18	0,01
<b>Sekati X L-10</b>	1,36	0,67	12,79	3,04	50,23	-1,54	0,14	-0,02
<b>Sekati X L-17</b>	0,65	-0,04	15,29	5,53	57,06	5,28	0,15	-0,01
<b>Sekati X L-20</b>	0,39	-0,30	10,94	1,19	53,76	1,98	0,14	-0,03
<b>Média</b>	0,69		9,75		51,77		0,16	

SPP: Severidade de pinta-preta; IPP: Incidência de pinta-preta

A incidência de pinta-preta nas folhas mostra estimativas negativas para os híbridos Sekati X 1, Sekati X 2, Sekati X 6, Sekati X 9 e Sekati X 10 (Tabela 7). Santa-Catarina (2016) identificou ainda que o cruzamento entre o testador Sekati e a linhagem 20 pode ser usado em seleção por apresentar boas estimativas de produtividade e qualidade, sendo essa linhagem citada como potencialmente superior para peso médio de frutos também por Barros et al. (2017). Vivas et al. (2012a) confirmaram o potencial de resistência do parental Sekati, quando em cruzamento, permitindo a obtenção de estimativas de CEC negativas. As estimativas de CEC para o híbrido oriundo do testador 41/7 foram nulas, pois nesse estudo existia apenas um híbrido com o referido testador.

Para os híbridos do grupo Formosa oriundos de cruzamentos com o testador 'JS-12', quanto a severidade de pinta-preta nos frutos, os genótipos que apresentaram melhores estimativas negativas foram: JS-12 X 1, JS-12 X 17 e JS-12 X 2. As análises das estimativas de incidência nos frutos mostraram CEC variando de -3,62 a 20,79, onde os híbridos com melhores estimativas negativas foram JS-12 X 1 e JS-12 X 17 (Tabela 8), estes potencialmente resistentes a *Asperisporium caricae* nos frutos.

Ao se avaliar os genótipos quanto à incidência e severidade nas folhas, foi possível observar que com relação à incidência houve variação de -2,26 a 2,36 (Tabela 8), sendo os materiais com CEC negativos os genótipos JS-12 X 1 e JS-12 X 17. É importante observar que os híbridos citados apresentaram CEC negativas também para incidência e severidade de pinta-preta em frutos de mamoeiro. Os dados de severidade em folhas destacam os híbridos JS-12 X 17 e JS-12 X 21 (Tabela 8).

Observou-se que o híbrido JS-12 X 17 apresentou maior nível de resistência em todas as variáveis avaliadas, podendo ser selecionado como material potencialmente resistente para pinta-preta do grupo Formosa. Segundo Santa-Catarina (2016), o híbrido citado anteriormente apresentou melhor capacidade combinatória para características voltadas para a qualidade dos frutos e características de maior importância para a cultura.

Barros e colaboradores (2017), em estudos de CEC com o testador Formosa, identificaram os cruzamentos JS-12 X 17 e JS-12 X 21 como os mais promissores para peso médio dos frutos. Contudo, considerando o peso ideal dos frutos entre 0,900 a 1,100 g, os genótipos que mais se destacaram foram: JS-12 X 1, JS-12 X 2 e JS-12 X 21 (Barros et al., 2017).

**Tabela 8-** Estimativas de capacidade específica de combinação (CEC) dos cinco híbridos de mamoeiro do grupo Formosa, utilizando-se os testadores 41/7 e JS-12 para as quatro características de resistência à pinta-preta (*A. caricae*), tanto nos frutos como nas folhas, Linhares, ES, 2015.

Híbridos	Características							
	SPP Fruto		IPP Fruto		IPP Folha		SPP Folha	
	Média	CEC	Média	CEC	Média	CEC	Média	CEC
<b>41/7 X L-10</b>	1,26	0,00	13,79	0,00	48,25	0,00	0,12	0,00
<b>JS-12 X L-01</b>	1,86	-1,02	14,57	-3,62	50,86	-0,27	0,25	0,01
<b>JS-12 X L-02</b>	4,31	1,43	20,79	20,79	53,48	2,36	0,31	0,06
<b>JS-12 X L-17</b>	2,80	-0,08	17,87	-0,32	48,86	-2,26	0,23	-0,02
<b>JS-12 X L-21</b>	2,55	-0,33	19,54	1,35	51,29	0,17	0,19	-0,05
<b>Média</b>	2,56		17,31		50,55		0,22	

SPP: Severidade de pinta-preta; IPP: Incidência de pinta-preta

### 3.1.4.3.2. Capacidade específica de combinação para mancha-de-phoma.

Para incidência de mancha-de-phoma na folha, estimativas negativas de CEC foram observadas nos híbridos: SS 72/12 X 1, SS 72/12 X 4 e SS 72/12 X 9 (Tabela 9). Para severidade nas folhas destacaram-se os híbridos SS 72/12 X 1, SS 72/12 X 2 e SS 72/12 X 4 (Tabela 9), como detentores de estimativas negativas para a referida doença.

Os genótipos SS 72/12 X 1, e SS 72/12 X 4 (Tabela 9) foram os que apresentaram maiores valores de capacidade específica, tanto para incidência como para severidade de folhas. Segundo Santa-Catarina (2016), o híbrido SS 72/12 X 1 apresentou melhores estimativas para as características de maior importância. O resultado encontrado mostra o potencial de seleção dos dois genótipos citados, vislumbrando-se a possibilidade de seleção de genótipos do grupo Solo com resistência à mancha-de-phoma.

**Tabela 9** - Estimativas de capacidade específica de combinação (CEC) dos sete híbridos de mamoeiro do grupo Solo, utilizando-se o testador SS-7212 para as duas características de resistência à mancha-de-phoma (*S. caricae*) nas folhas, Linhares, ES, 2015 e 2016.

Híbridos	Características			
	IMP Folha		SMP Folha	
	Média	CEC	Média	CEC
<b>SS<sup>1</sup> X L-01</b>	12.62	-1.45	0,40	-0,02
<b>SS X L-02</b>	14.81	0.74	0,35	-0,07
<b>SS X L-04</b>	11.63	-2.44	0,08	-0,34
<b>SS X L-06</b>	13.79	-0.28	0,42	0,00
<b>SS X L-09</b>	13.11	-0.96	0,46	0,04
<b>SS X L-17</b>	15.87	1.80	0,77	0,35
<b>SS X L-19</b>	16.66	2.59	0,47	0,05
<b>Média</b>	14,07		0,42	

IMP: Incidência de mancha-de-phoma; SMP: Severidade de mancha-de-phoma; <sup>1</sup> SS = SS72/12

Para os híbridos do grupo Formosa oriundos do cruzamento com o testador 'Sekati', estimativas de CEC para severidade de mancha-de-phoma na folha, os híbridos mais promissores foram: Sekati X 1, Sekati X 4, Sekati X 6 e Sekati X 10 (Tabela 10). Quanto a incidência da mancha-de-phoma nas folhas, destacaram-se os híbridos Sekati X 1, Sekati X 9, Sekati X 20 (Tabela 10), detentores de melhores valores negativos de CEC.

Vivas et al. (2011, 2013a) afirmam que as estimativas de capacidade combinatória podem ser utilizadas para a seleção de genitores e híbridos potencialmente promissores na geração de cultivares mais resistentes à mancha-de-phoma, com destaque aos genitores JS-12 e Sekati. Os dados apresentados no presente estudo confirmam os encontrados pelos mesmos autores.

Segundo Santa-Catarina (2016) os híbridos Formosa que apresentaram estimativas de capacidade específica de combinação para produção, foram Sekati X 1 e Sekati X 20. O híbrido Sekati X 20 apresentou também bons resultados para firmeza e espessura da polpa.

Os resultados descritos neste trabalho, em consonância com os apresentados por Santa-Catarina (2016), colocam os genótipos Sekati X 1 e Sekati X 20, como potenciais híbridos do grupo Formosa resistentes e com características morfo-agronômicas de interesse.

**Tabela 10** - Estimativas de capacidade específica de combinação (CEC) dos oito híbridos de mamoeiro do grupo Formosa, utilizando-se o testador Sekati para as duas características de resistência a mancha-de-phoma (*S. caricae*) nas folhas, Linhares, ES, 2015 e 2016.

Híbridos	Características			
	IMP Folha		SMP Folha	
	Média	CEC	Média	CEC
<b>Sekati X L-01</b>	5.76	-4.21	0,17	-0,10
<b>Sekati X L-02</b>	11.55	1.58	0,27	0,01
<b>Sekati X L-04</b>	10.00	0.03	0,22	-0,04
<b>Sekati X L-06</b>	12.52	2.56	0,12	-0,14
<b>Sekati X L-09</b>	9.11	-0.86	0,32	0,06
<b>Sekati X L-10</b>	10.09	0.12	0,16	-0,10
<b>Sekati X L-17</b>	12.67	2.71	0,40	0,14
<b>Sekati X L-20</b>	8.04	-1.93	0,44	0,17
<b>Média</b>	9,97		0,26	

IMP: Incidência de mancha-de-phoma; SMP: Severidade de mancha-de-phoma

Para híbridos do grupo Formosa oriundos do cruzamento com o testador 'JS-12', as estimativas de capacidade específica de combinação para incidência de mancha-de-phoma oscilaram de -2,35 a 3,12 (Tabela 11), com os melhores híbridos possuidores de CEC negativa: JS-12 X 1, JS-12 X 17. Estes foram os mesmos que se destacaram para severidade de pinta-preta nos frutos, o que indica possibilidade de serem obtidos genótipos mais resistentes a múltiplas doenças.

Quanto à severidade de mancha-de-phoma nas folhas, destacaram-se os híbridos JS-12 X 2 e JS-12 X 21 como detentores de estimativas negativas de capacidade específica de combinação (Tabela 11). O híbrido JS-12 X 21 foi o que melhor apresentou capacidade combinatória para produção (Santa-Catarina, 2016).

Os resultados observados para esse testador indica o híbrido JS-12 X 21 como potencial detentor de resistência à mancha-de-phoma, tanto para severidade quanto para incidência da doença, pois mesmo não apresentando valores de capacidade específica negativos, os resultados mostram uma CEC muito baixa, o que confirma os resultados apresentados por Vivas et al. (2011, 2013a), que destaca como genitor potencialmente detentor de resistência o testador 'JS-12'.

**Tabela 11** - Estimativas de capacidade específica de combinação (CEC) dos cinco híbridos de mamoeiro do grupo Formosa, utilizando-se os testadores 41/7 e JS-12 para as duas características de resistência à mancha-de-phoma (*S. caricae*) nas folhas, Linhares, ES, 2015 e 2016.

Híbridos	Características			
	IMP Folha		SMP Folha	
	Média	CEC	Média	CEC
<b>41/7 X L-10</b>	8.85	0.00	0,31	0,00
<b>JS-12 X L-01</b>	9.66	-1.05	0,57	0,05
<b>JS-12 X L-02</b>	13.84	3.12	0,50	-0,03
<b>JS-12 X L-17</b>	8.36	-2.35	0,66	0,13
<b>JS-12 X L-21</b>	11.01	0.29	0,37	-0,15
<b>Média</b>	10,34		0,48	

IMP: Incidência de mancha-de-phoma; SMP: Severidade de mancha-de-phoma

#### 3.1.4.4. Heterose

O estudo da heterose em mamoeiro é aplicado para as diversas características morfo-agronômicas (Marin et al., 2006a, b, Vivas et al., 2012a, 2014c; Macedo et al., 2013; Cardoso et al., 2014, 2015; Santa-Catarina, 2016; Barros et al., 2017), sendo restrito o número de trabalhos para resistência a doenças em geral (Vivas, 2009; Vivas et al., 2012a, 2014c; Poltronieri et al., 2017).

Para as características associadas à resistência de mamoeiro a doenças fúngicas, os valores mais baixos e negativos das médias são os desejáveis, pois buscam-se genótipos capazes de apresentar pouco ou praticamente nada de doença.

#### 3.1.4.4.1. Heterose para resistência à pinta-preta

No presente estudo, a heterose foi estimada apenas nas épocas de avaliação em que se constatou efeito significativo de genótipos, ou seja, para severidade em folha nas primeira e segunda épocas de avaliação. Para incidência de pinta-preta na folha, apenas a terceira época apresentou efeito significativo de genótipos. Para severidade e incidência de pinta-preta nos frutos, as três épocas de avaliações apresentaram efeito significativo dos genótipos. As combinações que apresentaram estimativas negativas de heterose nas duas épocas de avaliação para severidade em folha foram: SS-72/12 X 1 (-50,49; -40,56), SS-72/12 X 2 (-36,24; -55,40), SS-72/12 X 4 (-72,29; -44,44), SS-72/12 X 6 (-87,22; -29,64) (Tabela 12).

Quanto à severidade em fruto, os melhores híbridos foram: SS-72/12 X 4 (-31,42; -5,22; -93,28), SS-72/12 X 6 (-88,43; -49,44; -16,56) (Tabela 12). Os cruzamentos SS-72/12 X 4 e Sekati X 9 (Tabela 12) apresentaram estimativas negativas de heterose quanto à incidência em frutos. Para incidência de pinta-preta na folha, os híbridos com valores negativos de heterose foram SS 72/12 X 17 e 41/7 X 10. Considerando-se conjuntamente frutos e folhas, os híbridos SS-72/12 X 4 e SS-72/12 X 6 foram os que mais diferiram dos parentais, com valores negativos expressivos de heterose. Os híbridos citados anteriormente, apresentam-se promissores para obtenção de uma planta com maior resistência em folhas e frutos, bem como redução no tamanho dos frutos, visto que, o cruzamento das linhagens foi feito com um genótipo do grupo Solo.

**Tabela 12** - Estimativa de heterose para severidade de pinta-preta em folhas e frutos e para incidência de pinta-preta, avaliadas em híbridos de mamoeiro derivados de cruzamento com testadores do grupo Solo e Formosa, nos anos de 2015 e 2015, Linhares, ES

Híbridos	SPPFr <sup>1</sup>			IPPFr <sup>2</sup>			SPPFo <sup>3</sup>			IPPFo <sup>4</sup>
	ago/15	nov/15	mar/16	ago/15	nov/15	mar/16	ago/15	nov/15	mar/16	
<b>SS<sup>5</sup> X L-1</b>	35,57	14,38	38,89	159,48	-13,95	2,10	-50,49	-40,56	28,23	
<b>SS X L-2</b>	125,30	4,58	-27,57	321,04	49,17	70,18	-36,24	-55,40	1,02	
<b>SS X L-4</b>	-31,42	-5,22	-93,28	-22,37	-19,49	-41,30	-72,29	-44,44	23,68	
<b>SS X L-6</b>	-88,43	-49,44	-16,56	-21,07	66,80	-52,85	-87,22	-29,64	11,58	
<b>SS X L-9</b>	40,00	-65,35	-26,93	191,45	40,79	101,17	-90,41	85,89	16,77	
<b>SS X L-17</b>	3,41	39,49	151,07	272,87	58,46	27,85	-31,41	101,76	-11,44	
<b>SS X L-19</b>	383,56	123,25	-70,59	376,35	57,73	-81,57	-76,14	108,70	34,28	
<b>Sekati X L-1</b>	-87,50	139,83	389,81	-70,97	-27,01	78,60	-70,21	73,58	36,98	
<b>Sekati X L-2</b>	-100,00	38,23	-0,07	-74,76	-7,92	33,85	84,38	29,85	20,23	
<b>Sekati X L-4</b>	-14,26	128,67	-33,19	-46,92	12,12	-10,96	155,26	68,82	37,82	
<b>Sekati X L-6</b>	-76,61	84,67	29,58	-75,68	31,87	-44,59	-91,41	13,07	20,89	
<b>Sekati X L-9</b>	2,21	0,37	-65,52	-44,18	-2,03	-28,42	55,21	92,67	16,18	
<b>Sekati X L-10</b>	286,65	544,75	271,22	70,06	57,57	-23,09	-61,23	31,03	10,77	
<b>Sekati X L-17</b>	466,28	142,96	42,48	144,95	93,84	-20,07	-82,25	358,92	41,33	
<b>Sekati X L-20</b>	-33,30	-40,22	130,04	16,21	14,31	22,66	-1,12	25,33	29,50	
<b>41/7 X L-10</b>	-96,84	288,11	14,29	-64,51	24,01	-15,72	-80,38	14,30	-8,65	
<b>JS-12 X L-1</b>	833,33	937,86	646,63	60,37	16,63	66,08	6,83	-39,91	0,26	
<b>JS-12 X L-2</b>	879,36	414,87	241,95	346,56	52,26	139,67	117,25	-38,98	20,21	
<b>JS-12 X L-17</b>	1642,99	948,38	-17,81	33,73	99,55	-29,56	-31,95	56,82	3,42	
<b>JS-12 X L-21</b>	317,68	98,31	131,86	22,32	27,33	5,13	33,60	-30,75	30,00	

<sup>1</sup> SPPFr - Severidade de pinta-preta no fruto; <sup>2</sup> IPPFr - Incidência de pinta-preta no fruto; <sup>3</sup> SPPFo - Severidade de pinta-preta na folha; <sup>4</sup> IPPFo - Incidência de pinta-preta na folha; <sup>5</sup> SS - SS72/12.

Do ponto de vista aplicado, é comum o cálculo da heterose em relação a uma cultivar de importância econômica (heterose-padrão), sendo que nesse trabalho optou-se por utilizar *Golden* para os materiais do grupo Solo e Tainung para materiais do grupo Formosa. O cálculo demonstrou que para severidade de pinta-preta em folha, o cruzamento SS-72/12 X 4 apresentou valores de heterose-padrão negativos, comprovando sua maior resistência à cultivar do grupo Solo mais plantada (Tabela 13). Considerando a severidade de pinta-preta em frutos, nota-se que grande parte dos híbridos do grupo Formosa produzidos apresentaram-se superiores em resistência dos frutos em relação à testemunha Tainung, principalmente nos meses de agosto e novembro. Os cruzamentos que apresentaram valores de heterose negativa para as três épocas de avaliação foram: Sekati x 2, Sekati x 9, Sekati x 20, 41/7 x 10. (Tabela 13). Estes dados confirmam que o genitor Sekati apresenta um grau de resistência que pode ser passado via cruzamento, sendo este um material com bom desempenho "*per se*" e em cruzamentos.

No grupo Solo, quanto à severidade de pinta-preta em frutos, apenas o cruzamento SS-72/12 X 6 apresentou desempenho superior a cultivar padrão *Golden*, em todas as avaliações (Tabela 13). Resultado este, também obtido na heterose com relação à média dos pais, o que comprova o grau de resistência desse material.

A avaliação de incidência de pinta-preta nas folhas identificou 4 cruzamentos do grupo Solo e 7 cruzamentos do grupo Formosa com valores negativos de heterose: SS-72/12 X 2, SS-72/12 X 9, SS-72/12 X 17, SS-72/12 X 19 e Sekati x 2, Sekati x 6, Sekati x 9, Sekati x 10, JS-12 X 1, JS-12 X 17, JS-12 X 21, respectivamente (Tabela 13).

Para incidência de pinta-preta nos frutos, apenas os híbridos do grupo Formosa Sekati x 1, Sekati x 2, Sekati x 6, Sekati x 9 e Sekati x 20 apresentaram maior resistência em todas as épocas de avaliação, em relação à cultivar Tainung (Tabela 13), o que reforça a superioridade destes híbridos em relação às testemunhas comparadoras utilizadas.

Considerando, conjuntamente, todas as variáveis analisadas, foi possível concluir que os híbridos do grupo Formosa: Sekati X 2, Sekati X 9 e Sekati X 20, apresentaram boas estimativas em relação à severidade e incidência de pinta-preta em frutos em todas as épocas de avaliações da doença (Tabela 13). Estes

cruzamentos poderão ser indicados visando a produção de sementes de mamão-híbrido geneticamente superiores e resistentes à pinta-preta.

**Tabela 13** - Heterose cultivar padrão para severidade de pinta-preta em folha, fruto e incidência de pinta-preta em híbridos de mamoeiro, derivados de cruzamento com testadores do grupo Solo e Formosa, nos anos de 2015 e 2016 em Linhares, ES

Híbridos	SPPFr <sup>1</sup>			IPPFr <sup>2</sup>			SPPFo <sup>3</sup>			IPPFo <sup>4</sup>
	ago/15	nov/15	mar/16	ago/15	nov/15	mar/16	ago/15	nov/15	mar/16	
<b>SS<sup>5</sup> X L-1</b>	122,33	-44,98	0,00	192,02	-67,15	91,61	-23,48	-1,41	14,85	
<b>SS X L-2</b>	244,33	-15,78	0,00	266,70	-59,09	174,57	-2,91	17,65	-10,53	
<b>SS X L-4</b>	27,67	-42,32	0,00	32,22	-73,29	312,49	-55,87	-32,30	7,84	
<b>SS X L-6</b>	-27,67	-12,09	0,00	141,37	-48,09	158,64	3,00	41,22	1,67	
<b>SS X L-9</b>	133,33	-81,56	0,00	124,73	-52,18	76,20	16,24	-39,72	-7,35	
<b>SS X L-17</b>	66,67	-10,25	0,00	288,81	-38,13	383,64	61,78	188,35	-14,75	
<b>SS X L-19</b>	733,33	11,16	0,00	194,52	-49,05	-73,63	39,72	-33,80	-1,10	
<b>Sekati X L-1</b>	-98,87	-85,41	122,70	-88,15	-59,11	-13,96	278,73	-76,74	9,34	
<b>Sekati X L-2</b>	-100,00	-79,55	-50,03	-90,95	-58,72	-42,11	421,27	-84,49	-5,04	
<b>Sekati X L-4</b>	-90,94	-78,25	70,42	-72,38	-43,02	28,64	96,91	-90,30	7,26	
<b>Sekati X L-6</b>	-90,56	-26,37	17,04	-80,95	-35,81	-35,91	187,82	-78,67	-1,91	
<b>Sekati X L-9</b>	-90,56	-92,51	-82,96	-81,06	-49,42	-78,91	57,64	-81,40	-17,27	
<b>Sekati XL10</b>	-35,09	-45,25	222,63	20,92	-32,22	-3,75	72,73	-81,00	-3,44	
<b>Sekati XL17</b>	-49,81	-74,62	29,52	-3,97	10,34	-33,00	442,36	-82,16	20,81	
<b>Sekati XL20</b>	-84,90	-85,36	-47,72	-22,59	-36,71	-14,46	72,73	-78,67	0,76	
<b>41/7 X L-10</b>	-95,09	-42,53	-90,87	-63,00	-25,66	65,08	166,73	-76,74	0,68	
<b>JS-12 X L-1</b>	42,63	-29,01	345,33	4,57	-22,18	31,04	112,18	-60,47	-11,67	
<b>JS-12 X L-2</b>	1192,35	-19,93	151,13	169,12	-15,44	77,31	227,27	-65,88	4,89	
<b>JS-12 X L-17</b>	163,01	17,45	-13,63	-14,94	34,95	-19,31	296,91	-76,74	-3,04	
<b>JS-12 X L-21</b>	167,90	-0,22	189,71	91,34	18,03	2,26	60,55	-55,42	-7,03	

<sup>1</sup> SPPFr - Severidade de pinta-preta no fruto; <sup>2</sup> IPPFr - Incidência de pinta-preta no fruto; <sup>3</sup> SPPFo - Severidade de pinta-preta na folha; <sup>4</sup> IPPFo - Incidência de pinta-preta na folha; <sup>5</sup> SS - SS72/12.

#### **3.1.4.4.2. Heterose para resistência à mancha-de-phoma**

Assim como nas avaliações de heterose para pinta-preta, para mancha-de-phoma estimou-se a heterose com base apenas nas avaliações em que se constatou efeito significativo de genótipos, ou seja, para severidade e incidência da mancha-de-phoma nas folhas (Tabela 14). Este efeito foi observado na segunda e terceira épocas de avaliação. As combinações que apresentaram estimativas de heterose negativas para incidência da mancha-de-phoma na folha durante as duas épocas foram: SS 72/12 X 1 ( -30.43; -16,09), SS 72/12 X 9 ( -21.80; -9.99), Sekati X 1 (-97.02; -45.47), Sekati X 9 (-65.46; -30.16), 41/7 X 10 (-2.34; -28,98); JS-12 X 2 (-75.84; -86.78); JS-12 X 17 (-23.74; -52.63); JS-12 X 21 (-45.01; -7.99) (Tabela 14).

Cruzamentos com o genitor SS 72/12, apresentando valores de heterose negativa foram também observados por Vivas et al. (2014b), que evidenciou a possibilidade de obtenção de híbridos do grupo Solo com elevado grau de resistência à mancha-de-phoma.

**Tabela 14** - Estimativa de heterose para severidade e incidência de mancha-de-phoma em folhas, avaliadas em híbridos de mamoeiro, derivados de cruzamento com testadores do grupo Solo e Formosa, nos anos de 2015 e 2016 em Linhares, ES.

Híbridos	IMPFo <sup>1</sup>		SMPFo <sup>2</sup>	
	nov/15	mar/16	nov/15	mar/16
<b>SS<sup>3</sup> X L-1</b>	-30.43	-16.09	64,65	-100,00
<b>SS X L-2</b>	17.01	15.30	-35,49	144,98
<b>SS X L-4</b>	-0.46	2.47	-100,00	-100,00
<b>SS X L-6</b>	-10.95	29.57	66,82	64,34
<b>SS X L-9</b>	-21.80	-9.99	88,32	16,24
<b>SS X L-17</b>	9.80	-22.28	88,64	228,68
<b>SS X L-19</b>	95.22	-19.82	185,72	-37,51
<b>Sekati X L-1</b>	-97.02	-45.47	-89,89	-100,00
<b>Sekati X L-2</b>	-6.04	23.01	-45,95	-100,00
<b>Sekati X L-4</b>	66.40	-20.22	-53,41	-100,00
<b>Sekati X L-6</b>	-19.68	48.49	-86,28	-13,81
<b>Sekati X L-9</b>	-65.46	-30.16	39,12	41,86
<b>Sekati X L-10</b>	26.43	-16.88	-51,22	-58,51
<b>Sekati X L-17</b>	45.74	2.17	17,19	139,73
<b>Sekati X L-20</b>	30.22	-26.23	80,04	80,77
<b>41/7 X L-10</b>	-2.34	-28.98	-42,18	-36,35
<b>JS-12 X L-1</b>	12.04	-15.17	28,68	12,36
<b>JS-12 X L-2</b>	42.99	-27.36	-15,11	-37,84
<b>JS-12 X L-17</b>	-23.74	-52.63	62,26	-46,68
<b>JS-12 X L-21</b>	-45.01	-7.99	-32,05	-75,28

<sup>1</sup>IMPFr= Incidência de mancha-de-phoma na folha; <sup>2</sup>SMPFo=Severidade de mancha-de-phoma na folha; <sup>3</sup> SS = SS72/12.

Para severidade da mancha-de-phoma nas folhas, constatou-se que apenas o cruzamento SS 72/12 X 4, pertencente ao grupo Solo, mostrou valores negativos de heterose, sendo este genótipo encontrado com valores negativos também para incidência de mancha-de-phoma em folhas na segunda época e

severidade de pinta-preta em folhas e frutos. Em contrapartida, observou-se que praticamente todos os híbridos do grupo Formosa apresentaram heterose negativa para severidade de mancha-de-phoma, sendo eles: Sekati X 1, Sekati X 2, Sekati X 4, Sekati X 6, Sekati X 10, 41/7 X 10, 41/7 x 10, JS-12 X 2 e JS-12 X 21 (Tabela 14).

Os dados do presente estudo corroboram com os obtidos por Vivas e colaboradores (2014b), demonstrando que os genótipos Sekati e JS-12 são fontes de resistência à mancha-de-phoma.

A heterose em relação à cultivar padrão (heterose-padrão) demonstra o quanto o híbrido supera a cultivar-padrão mais cultivada comercialmente. Neste caso, para incidência de mancha-de-phoma nas folhas, apenas um genótipo do grupo Solo apresentou heterose cultivar-padrão negativa, SS72-12 X 9, os cruzamentos do grupo solo Formosa Sekati X 1, Sekati X 2, Sekati X 4, Sekati X 9, Sekati X 10, 41/7 x 10, JS-12 X 1, JS-12 X 2, JS-12 X 17 e JS-12 X 21 apresentaram valores negativos, maiores em termos absolutos (Tabela 15). Nestes casos, os híbridos oferecem níveis de resistência à mancha-de-phoma superiores a Tainung.

Quanto à heterose-padrão em relação à severidade de mancha-de-phoma nas folhas, os cruzamentos SS 72/12 X 4, Sekati X 1 e Sekati X 4 foram os que se destacaram nas duas épocas de avaliação, tanto para a testemunha do grupo Solo *Golden*, quanto para a do grupo Formosa Tainung (Tabela 15).

Os dados apresentados mostram que os genitores Sekati e SS 72/12 possuem um grau de resistência que pode ser passado às gerações futuras sendo que o genótipo Sekati, tem essas características, tanto para mancha-de-phoma, quanto para pinta-preta, conforme resultados anteriores.

**Tabela 15** - Heterose cultivar padrão para severidade e incidência de mancha-de-phoma em folha, em híbridos de mamoeiro derivados de cruzamento com testadores do grupo Solo e Formosa, nos anos de 2015 e 2016 em Linhares, ES.

Híbridos	IMPFo <sup>1</sup>		SMPFo <sup>2</sup>	
	nov/15 **	mar/16 **	nov/15 **	mar/16 **
<b>SS<sup>3</sup> X L-1</b>	9.10	-47.95	95,90	-100,00
<b>SS X L-2</b>	46.76	-47.86	36,61	-83,66
<b>SS X L-4</b>	5.65	-50.50	-100,00	-100,00
<b>SS X L-6</b>	-3.34	-36.67	59,30	-80,00
<b>SS X L-9</b>	60.23	-39.79	36,34	-58,34
<b>SS X L-17</b>	26.95	-55.03	140,44	-60,00
<b>SS X L-19</b>	57.27	-38.46	36,61	-33,34
<b>Sekati X L-1</b>	-97.95	-41.55	-86,80	-100,00
<b>Sekati X L-2</b>	-57.01	-0.30	43,99	-100,00
<b>Sekati X L-4</b>	-47.45	-31.52	-46,80	-100,00
<b>Sekati X L-6</b>	-73.21	28.79	-86,80	51,45
<b>Sekati X L-9</b>	-64.02	-19.85	-13,20	454,55
<b>Sekati X L10</b>	-65.24	-15.43	-40,00	151,45
<b>Sekati X L17</b>	-43.81	2.90	67,58	321,27
<b>Sekati X L20</b>	-60.85	-44.24	73,19	354,55
<b>41/7 X L-10</b>	-74.71	-22.51	-26,81	303,09
<b>JS-12 X L-1</b>	-4.60	-19.95	179,99	354,55
<b>JS-12 X L-2</b>	-11.24	-50.45	199,98	151,45
<b>JS-12 X L-17</b>	-58.16	-58.37	273,17	142,36
<b>JS-12 X L-21</b>	-64.09	-18.13	26,78	0,00

<sup>1</sup>IMPFr= Incidência de mancha-de-phoma na folha; <sup>2</sup>SMPFo=Severidade de mancha-de-phoma na folha <sup>3</sup> SS = SS72/12.

Estudos realizados por Santa-Catarina (2016), com o mesmo grupo de genótipos, identificou para os materiais do grupo Solo melhores resultados de heterose no cruzamento SS 72/12 X 4, com maior magnitude de heterose padrão para produtividade, sendo este, observado também com melhores resultados para doença. O autor apresentou o híbrido SS 72/12 X 6 como detentor das melhores médias de heterose para firmeza do fruto e da polpa. Este híbrido foi também selecionado no presente estudo, por possuir maiores valores de resistência. Para os cruzamentos do grupo Formosa, observou-se maior produtividade nos cruzamentos de Sekati X 1, Sekati X 4 e Sekati X 20, enquanto que para teor de sólidos solúveis, os híbridos que detiveram melhores resultados foram Sekati X 4 e Sekati X 20 (Santa-Catarina, 2016), sendo os híbridos citados, detentores de heterose negativa para doença.

### 3.1.5. CONCLUSÕES

Com base nas médias, observou-se que os genótipos que apresentam menores médias de incidência e severidade de doença foram as linhagens 2, 4, 9, 20 e o parental Sekati, além dos híbridos SS 72/12 X 1, SS 72/12 X 4 e SS 72/12 X 9, para pinta-preta. As menores médias em mancha-de-phoma, considerando severidade e incidência foram obtidas pelas linhagens 4, 6 e 20 e os híbridos foram: SS 72/12 X 1, SS 72/12 X 2, SS 72/12 X 9 e Sekati X 1, Sekati X 2, Sekati X 4, Sekati X 9, Sekati X 10, Sekati X 17 e Sekati X 20, 41/7 X10, JS-12 X 1, JS-12 X 2, JS-12 X 17 e JS-12 X 21 as linhagens 2 e 9 e os híbridos do grupo Solo SS 72/12 X 1 e SS 72/12 X 9 e do grupo Formosa Sekati X 1, Sekati X 2, Sekati X 4 e Sekati X 20 atenderam às expectativas da pesquisa, possuindo em conjunto, características morfo-agronômicas e de resistência.

Os valores de capacidade específica de combinação apontam os híbridos SS 72/12 X 9, Sekati X 1 e JS-12 X 17 com resultados promissores para a seleção de genótipos com resistência à pinta-preta, tanto em folha como em fruto, considerando apenas os frutos, além dos híbridos citados acima, são acrescentados os híbridos SS 72/12 X 1, Sekati X 9, Sekati X 20, JS-12 X 1 e JS-

12 X 17, os híbridos que apresentaram resultados promissores para mancha-de-phoma foram SS 72/12 X 1, SS 72/12 X 4, Sekati X 1, Sekati X 4 e JS-12 X 21 em folhas.

Os efeitos de heterose mostram a possibilidade de ganhos genéticos significativos tanto para o grupo Solo quanto para o grupo Formosa. Para o grupo Solo o híbrido que apresentou valores de heterose negativa de severidade, tanto para pinta-preta quanto para mancha-de-phoma, foi SS 72/12 X 4. No grupo Formosa o híbrido com heterose negativa para pinta-preta foi Sekati X 9 e para mancha-de-phoma, os valores de heterose negativa para severidade foram obtidos para os híbridos Sekati X 1 e Sekati X 4.

Os dados apresentados permitiram o lançamento de materiais que contemplam boas características morfo-agronômicas e maior nível de resistência a doenças fúngicas foliares em estudo.

## 3.2. SELEÇÃO DE LINHAGENS F<sub>4</sub> DE MAMOEIRO PARA RESISTÊNCIA À MANCHA-DE-PHOMA E PINTA-PRETA VIA MODELOS MISTOS

### 3.2.1. INTRODUÇÃO

O mamão (*Carica papaya L.*) é uma fruta tropical de grande importância para o Brasil. Dados da FAO, em 2015, apresentam o Brasil como segundo maior produtor da fruta, ficando atrás apenas da Índia. Todavia, a suscetibilidade do mamoeiro a doenças viróticas e fúngicas tem impedido a expansão dessa cultura frutícola no país (Liberato e Zambolim, 2002). A incidência e severidade das doenças fúngicas chegam em níveis tão elevados em épocas chuvosas e mais favoráveis que o controle químico, essencial para a obtenção de produções rentáveis, torna-se ineficaz (Suzuki et al., 2007).

Dentre as doenças fúngicas foliares em mamoeiros brasileiros as de maior importância no campo são: a pinta-preta, causada pelo *Asperisporium caricae* (Speg.) Maubl e a mancha-de-phoma, causada pelo fungo *Stagonosporopsis caricae* (Sydow & P. Sydow) Aveskamp, Gruyter & Verkley, as quais podem provocar desfolha acentuada e perdas significativas na produção. Para estas doenças, o controle químico exclusivo, via pulverizações com fungicidas, possui limitações técnicas, podendo não ser efetivo sob condição chuvosa ou em função da seleção de isolados de fitopatógenos resistentes aos fungicidas (Garcia, 1999; Ghini e Kimati H., 2000). Ramalho et al. (2012) alerta sobre a necessidade de cultivares de mamoeiro resistentes às principais doenças e pragas, com eficiência

no uso de nutrientes e água, além de boas características nutricionais e com maiores produtividades. Porém, no melhoramento genético de plantas em geral, a produtividade é uma das características mais complexas, que resulta da expressão e da associação de diferentes componentes, não apenas genéticos, mas associada ao manejo da cultura, sob forte influência do ambiente.

O mesmo pode-se afirmar quanto à resistência a doenças. A vulnerabilidade da cultura do mamoeiro a várias doenças dificulta a condução de experimentos e restringe, muitas vezes, o avanço de gerações nas diferentes etapas do melhoramento. Por exemplo, o *rouging* imposto legalmente para o controle de viroses, resulta em perdas de parcelas e, às vezes, de experimentos inteiros. As perdas, devido ao ataque de pragas e doenças, resulta em forte desbalanceamento experimental, impossibilitando a estimação de parâmetros genéticos e a predição dos valores genéticos aditivos e genotípicos (Resende et al., 2001). Para suplantar tais deficiências, uma alternativa é o uso de modelos mistos, os quais tem poder preditivo sobre respostas genéticas a partir de amostras da população. Modelos mistos são aplicados na avaliação genética de indivíduos candidatos à seleção, descrevendo dados experimentais preditivos, com efeitos fixos e aleatórios. Para seleção em espécies perenes, o método REML/BLUP, ou seja, a estimação de componentes de variância através da máxima verossimilhança restrita (REML) e a predição de valores genéticos pela predição linear não viciada (BLUP), é o mais indicado, pois permite uma predição precisa e imparcial dos valores genéticos, fornecendo informações adicionais de grande relevância para a identificação de genótipos superiores, aumentando a eficiência dos resultados (Resende, 2002; Ramalho e Araújo, 2011). O método Blup permite maximizar a precisão seletiva, impactando de forma positiva na identificação dos melhores indivíduos e os ganhos com a seleção. No entanto, a aplicação dessa metodologia no melhoramento de mamão ainda é muito escassa, principalmente em se tratando de características de resistência.

As características de resistência a doenças possuem difícil avaliação, pois são necessárias diversas avaliações dos diferentes tipos de sintomas e nos diferentes órgãos em que estes se manifestam, além da análise das diferentes épocas de infecção. Uma alternativa para avaliação mais reduzida dessas características é a análise de correlações, pois a correlação, permite uma seleção indireta dos genótipos resistentes, reduzindo assim a necessidade de avaliações

dos diferentes tipos de sintomas e nos diferentes órgãos, os quais podem ser colineares. Ao se reduzir as variáveis colineares àquelas mais explicativas, reduz-se assim o trabalho de pesquisa na busca de seleção para resistência a doenças. Para a correta identificação da correlação, é necessário identificar os efeitos diretos e indiretos que controlam cada característica. Para tanto, uma das técnicas de análise multivariada utilizada é a *Path Analysis* (do inglês) ou análise de trilha (Liberato et al., 1999, 2000; Cruz et al., 2012). Observa-se que a correlação entre dois caracteres pode ser de natureza fenotípica, genotípica ou ambiental, porém, a genotípica é a de maior interesse para o melhoramento, pois é de natureza herdável (Nogueira et al., 2012). Pela análise de trilha decompõem-se a correlação existente em efeitos diretos e indiretos, através de uma variável principal e outras variáveis explicativas (Cabral et al., 2011), o que embasa melhor as hipóteses de causa e efeito, entre variáveis correlacionadas (Schuster, 1996).

Buscando a seleção de genótipos do grupo Formosa quanto à resistência à pinta-preta e à mancha-de-phoma, foram estimados, neste trabalho, parâmetros genéticos, a repetibilidade e seleção com base na estabilidade dos valores genotípicos em uma progênie  $F_4$ , advindas do cruzamento entre os genitores Sekati e JS-12, em quatro épocas de avaliação. Sendo a população avaliada pertencente ao programa de melhoramento genético da cultura do mamoeiro, desenvolvido em Linhares - ES, através da parceria UENF/CALIMAN. Ainda, estudou-se por análise de trilha, a correlação das características avaliadas de resistência e de produtividade, via modelos mistos.

## 3.2.2. REVISÃO

### 3.2.2.1. Medidas repetidas no melhoramento de plantas

As características de interesse no melhoramento genético de fruteiras expressam-se mais de uma vez no mesmo indivíduo, gerando, deste modo, medidas repetidas no tempo ou no espaço. Os indivíduos pertencentes a essas espécies, devem ser avaliados por meio de modelos estatísticos que considerem o

efeito de ambiente permanente e o parâmetro associado à correlação fenotípica entre medidas repetidas em um mesmo indivíduo, conhecido como repetibilidade (Viana e Resende, 2014).

O conceito básico consiste no estudo de variáveis em experimentos delineados ou não, com os dados coletados em pontos espaçados igualmente no tempo. Ou seja, os tratamentos devem ser avaliados nas unidades experimentais, e os dados devem ser coletados em sequência no tempo em cada unidade. Seguindo esse preceito básico, têm-se experimentos fatoriais com dois fatores: tratamento (genótipos), também chamado fator subjetivo-entre; e tempo, chamado de fator subjetivo-dentro (Quintal, 2013).

Um aspecto importante da repetibilidade é a capacidade de expressão, da variância média de determinado número de medidas, que corresponde às variações genotípicas e às alterações dos efeitos permanentes do ambiente, como proporção da variância fenotípica total. Observa-se que o ganho em acurácia no valor fenotípico do caráter pode ser relacionado com a repetibilidade e com o número de medições (Falconer e Mackay, 1996; Martuscello et al., 2007).

Quando uma característica apresenta alta repetibilidade, há indicativo de pouco ganho em acurácia com o aumento do número de medidas repetidas. No entanto, quando a repetibilidade é baixa, são necessários grandes números de medições para se alcançar valores de determinação satisfatórios. Deste modo, o aumento do número de medidas tomadas para cada característica diminui a variância temporária causada pelo ambiente e a variância fenotípica, o que melhora a acurácia do coeficiente de repetibilidade. Ressalta-se que quando a variância ambiental temporária é baixa e a repetibilidade é alta, o aumento da tomada de dados pouco influenciará na melhoria do valor genotípico do indivíduo. Porém, se o valor de repetibilidade for baixo, o aumento no número de avaliações permitirá um ganho no valor genotípico (Martuscello et al., 2007).

Para os programas de melhoramento, o conhecimento sobre esse dado é de extrema importância, pois possibilita estimar o número de avaliações necessárias para seleção de genótipos superiores de forma mais eficiente, além da economia de custos, tempo e mão de obra (Cruz et al., 2012).

Para a cultura do mamão, foi estimada a repetibilidade de características ligadas ao rendimento (massa média de fruto, número de frutos comerciais e produção) por Luz et al. (2015), que observou dentre as características avaliadas

que o peso médio dos frutos é a característica mais estável ao longo do ciclo de produção. Já segundo Cortes (2017), elevadas magnitudes de repetibilidade (> 0,6) foram observadas para altura da planta; moderada magnitude de repetibilidade para diâmetro do caule (entre 0,30 e 0,6) e baixa magnitude para as demais características de frutos: firmeza, espessura e teor de sólidos solúveis da polpa. Não foram encontrados estudos dessa natureza para resistência a doenças na cultura do mamoeiro.

### **3.2.2.2. Seleção de genótipos via modelos mistos**

A estimação dos componentes de variância, usualmente utiliza o método dos quadrados mínimos, ou ANOVA, devido à simplicidade no uso do método. No entanto, nem sempre é possível realizar a estimação de todas as informações genótipo-ambiente por meio dessa metodologia, pois o método exige algumas condições para uma melhor precisão, como por exemplo, parcelas balanceadas (Hu, 2015).

A cultura do mamoeiro, assim como as espécies perenes, de forma geral, apresenta aspectos que, por diversas vezes, impossibilitam a obtenção das condições exigidas pelo método dos quadrados mínimos (ANOVA). Aspectos como, expressão dos caracteres ao longo do tempo, desbalanceamento provocado por morte de plantas, necessidade de medições repetidas em um mesmo indivíduo durante vários anos ou épocas, entre outros (Viana e Resende, 2014).

A modelagem mista chega como uma alternativa que permite a avaliação de genótipos, mesmo não apresentando as condições exigidas pela ANOVA, caracterizada pela presença de um ou mais efeitos fixos, além da média e um ou mais efeitos aleatórios. Além do erro experimental, esta modelagem possibilita a obtenção de estimativas para os efeitos fixos e predição para os aleatórios de forma conjunta (Resende, 2007).

As análises de adaptabilidade e estabilidade produtiva, pelas quais é possível a identificação de genótipos com comportamento desejado e responsivos às variações ambientais, em condições específicas ou amplas, são metodologias que podem ser empregadas para seleção, utilizando apenas uma estatística e apresentando dados superiores, quando comparados a estatísticas que utilizam apenas da característica desejada para seleção (Resende, 2007).

Resende (2002) afirma que o procedimento BLUP (*Best Linear Unbiased Prediction* - melhor preditor linear não-viesado), utilizado inicialmente para gado de leite, ajusta os dados, considerando os efeitos ambientais identificáveis (efeito de bloco, de período de medição, de local, entre outros) e, simultaneamente, prediz os valores genéticos dos indivíduos. A predição dos valores genéticos pelo BLUP pode ser feita por efeitos aleatórios em concordância aos efeitos fixos, assim como com desajuste de informações nas parcelas. Isso é possível devido ao método ser embasado em modelos lineares compostos por matrizes de incidência, tanto de efeitos fixos como de aleatórios. Assim, inviabilizam que a inversão da matriz de estimativas apresente infinitas soluções. Além disso, o BLUP minimiza os efeitos de dados desbalanceados, ponderando-os pela quantidade disponível para cada genótipo, permitindo, deste modo, estimativas mais eficientes que as obtidas via método dos mínimos quadrados (Silva et al., 2017). O procedimento BLUP é ótimo para seleção, considerando efeitos aditivos, de dominância e genotípicos. O BLUP permite o uso simultâneo de várias fontes de informações provenientes de vários experimentos ou locais, avaliados em uma ou diversas épocas.

Para a correta aplicação do procedimento BLUP, são necessárias estimativas fidedignas de componentes de variância, que são obtidos por meio da metodologia REML (*Restricted Maximum Likelihood* - máxima verossimilhança restrita), para dados desbalanceados ou não. O método possui vantagens superiores quando comparado ao método dos mínimos quadrados para estimação de dados desbalanceados (Searle et al., 1992). Além de não gerar estimativas tendenciosas dos parâmetros, esse método leva em conta a covariância genética entre as observações, ponderando os genótipos com número desigual de informações na mesma ou em diferentes gerações, compara genótipos através do tempo e espaço, permite lidar com estruturas complexas de dados, como medidas repetidas, diferentes épocas, locais e delineamentos, permite a utilização de dados com estrutura desbalanceada, além de permitir a utilização de um grande número de informações que geram estimativas mais concisas e precisas (Resende, 2002).

O procedimento REML/BLUP consiste, portanto, em estimar componentes da variância a partir de um modelo estatístico. Como não é possível, na maioria das vezes, mensurar todos os indivíduos de uma população, a informação inicial ficará restrita a uma amostra representativa. O método busca estimar os componentes a partir de valores iniciais de forma a maximizar a probabilidade de confiança dos

dados amostrados, conforme o modelo assumido. Portanto, é baseado em métodos numéricos, álgebra linear, visando a obtenção da solução iterativa das equações de modelo misto (obtenção do BLUP) e no cálculo numérico para maximização/minimização de funções de várias variáveis, visando a obtenção das estimativas REML (Resende, 2004).

Diversos autores têm utilizado a metodologia REML/BLUP para seleção de genótipos, em espécies como goiabeira (Almeida, 2017), mamoeiro (Pinto et al., 2013; Ramos et al., 2014; Silva et al., 2017), manga rosa (Maia et al., 2014), maracujá azedo (Rocha, 2014), algodão (Carvalho et al., 2016) e milho (Silva, 2016). Contudo, observa-se que grande parte dos estudos são voltados para caracteres morfo-agronômicos, estudos de modelagem mista para seleção, visando resistência a doenças no mamoeiro são escassos, sendo os trabalhos de Vivas et al. (2014a, b), uns dos poucos trabalhos realizados com essa vertente. Neste trabalho, os autores observaram que a modelagem mista é um método eficiente para a classificação de genitores quando consideradas as habilidades de combinação em um dialelo circulante, apresentando correlação acima de 0,8 e predição de progênies resistentes.

### **3.2.2.3. Correlações e análise de trilha entre os caracteres**

Os programas de melhoramento buscam obter cultivares superiores, mas agregar vantagens adicionais ou selecionar genótipos com diversas características é um desafio constante. O mercado exige, além de produtividades superiores, características capazes de reduzir o custo de produção, resistência ou tolerância a pragas e doenças, maior eficiência de nutrientes, arquitetura adequada, visando facilitar o manejo, entre outras (Ramalho et al., 2012a).

Considerando o grande número de caracteres a serem utilizados como critérios de seleção ao mesmo tempo, os programas de melhoramento vêm encontrando dificuldades na seleção dos genótipos, devido à existência de correlação entre os caracteres. Esta correlação pode apresentar-se positiva ou negativa (Ramalho et al., 2012a).

A importância de estudos de correlação entre características reside na possibilidade de se avaliar o quanto a alteração em um caráter pode afetar os demais. Essa informação é importante para os melhoristas, principalmente quando

a seleção de um caráter é dificultada por causa de baixa herdabilidade ou dificuldades na mensuração e identificação (Cruz et al., 2012).

Pode-se estimar correlações fenotípicas, genotípicas e ambientais. A correlação fenotípica é feita com base nos dados coletados, podendo induzir os melhoristas a erros (Chaudhary et al., 1973). As correlações genéticas podem ser causadas por pleiotropismo, fenômeno pelo qual um gene influencia dois ou mais caracteres. As ligações gênicas podem, também, ser a causa da correlação, no entanto, essa correlação é transitória e ocorre principalmente em populações derivadas de cruzamentos entre linhagens divergentes (Falconer e Mackay, 1996).

Segundo estudos realizados por Cruz et al. (2014), o ambiente é a causa de correlação entre características, quando estas estão influenciadas pelas mesmas condições. Se um ambiente favorece um caráter em detrimento do outro, as correlações serão negativas; serão positivas se as duas variáveis analisadas forem beneficiadas ou prejudicadas juntas, pelas mesmas condições ambientais.

O valor dos coeficientes de correlação não ultrapassa uma unidade e é adimensional. Os coeficientes que apresentam valores iguais a zero evidenciam a falta de relação linear entre as características, e não a ausência de relação ou dependência entre elas (Cruz et al., 2012).

As análises de correlação entre as variáveis são essenciais na determinação dos critérios para a seleção, porém, a magnitude e o valor das correlações não são suficientes para esclarecer as relações entre as variáveis, sem apresentar a exata importância dos efeitos diretos e indiretos dos fatores (Cruz et al., 2012).

Estudos correlacionando características de resistência de plantas e produtividade têm sido abordados em café por Rocha et al. (2017), em soja por Machado (2017), maracujá doce por Braga (2011), em mamoeiro por Suzuki et al. (2007) e algodoeiro por Gridi-Papp et al. (1994).

Embora úteis, os coeficientes de correlação podem resultar em equívocos de estratégia de seleção, pois a alta magnitude da correlação entre dois caracteres pode ocorrer em virtude do efeito indireto de um terceiro ou de um grupo de caracteres (Santos et al., 2017). Devido aos problemas existentes na correlação, Wright em 1921 e 1923 propôs a metodologia de análise de trilha (*Path Analyse*), que desdobra as correlações estimadas em efeitos diretos e indiretos de caracteres sobre uma variável básica. As estimativas são obtidas por meio de equações de

regressão, nas quais as variáveis são previamente padronizadas. O desdobramento das correlações depende do conjunto das características estudadas, as quais normalmente, são estabelecidas pelo conhecimento do pesquisador, pela sua importância e pelas possíveis inter-relações expressas em diagramas de trilha (Cruz et al., 2012).

A análise de trilha auxilia na seleção indireta, confirmando os resultados apresentados nas análises de correlação entre as características. O sucesso dessa análise reside na formulação de hipóteses de causa e efeito entre variáveis, ou seja é uma ferramenta que permite aos melhoristas compreender as causas envolvidas na associação entre caracteres e decompor a correlação existente entre os efeitos diretos e indiretos. A decomposição é realizada através de uma variável principal e das variáveis explicativas (Schuster, 1996; Li et al., 2013).

Estudos de correlação e análise de trilha em mamoeiros têm sido realizados por Suzuki et al., (2007); Oliveira et al., (2010); Silva, (2015); Silva et al., (2016) e Cortes et al., (2017), visando compreender as relações entre variáveis morfo-agronômicas da cultura, para otimizar as seleções e facilitar o trabalho de campo, reduzindo-se assim o número de caracteres a serem avaliados (limitando a seleção das características de maior associação causa-efeito ou mais correlacionadas com a produtividade e a qualidade dos frutos). Apesar de sua importância, tais análises são pouco empregadas na fitopatologia (Liberato et al., 1999), bem como na área de resistência de plantas à doenças (Liberato et al., 2000).

### **3.2.3. MATERIAL E MÉTODOS**

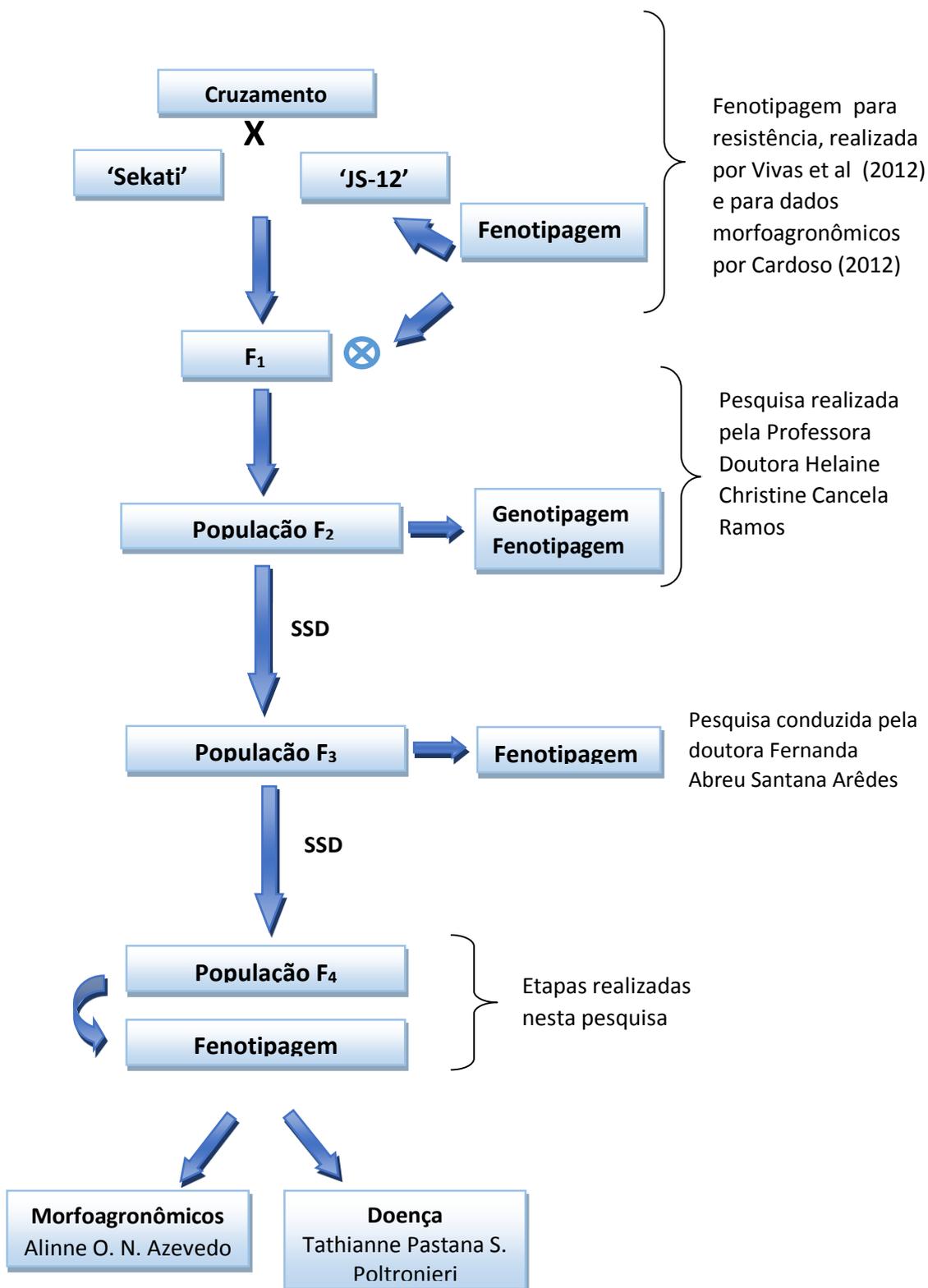
#### **3.2.3.1. Material Vegetal**

A população avaliada foi constituída por 130 progênies  $F_4$  obtidas pelo método SSD (*Single Seed Descent*), derivada do cruzamento entre as linhagens Sekati e JS-12, cujo os genitores pertencem ao grupo Formosa. Os genitores apresentam características agrônômicas e sensoriais distintas, sendo o genitor

Sekati detentor de frutos grandes com ótima firmeza de polpa e teor de sólidos solúveis baixo ( $^{\circ}$ Brix) (Yamanishi et al., 2006). Por outro lado, o genitor JS-12 apresenta firmeza moderada e frutos grandes, com alto teor de sólidos solúveis ( $^{\circ}$ Brix) (Cardoso et al., 2015). Deste modo, o genitor Sekati foi utilizado como fonte de firmeza de polpa, enquanto o JS-12 como fonte de sabor.

O cruzamento foi realizado priorizando-se as características morfo-agronômicas, contudo, estudos realizados na população mostram a relevância de avaliações quanto à resistência a doenças foliares, cujos trabalhos apontam estes genitores como possíveis fontes de resistência à pinta-preta (Dianese et al., 2007; Vivas et al., 2012a; Poltronieri et al., 2017) e a mancha-de-phoma (Vivas et al., 2013d). Análise de resistência dos parentais, evidencia que o genitor Sekati apresenta resistência à pinta-preta, oídio e mancha-de-phoma. O genitor JS-12, também demonstrou níveis de resistência para as doenças acima citadas, contudo, para mancha-de-phoma, sua resistência superou o genótipo Sekati (Dianese et al., 2007; Vivas et al., 2012a, d, 2013d, 2014c; Poltronieri et al., 2017).

Os materiais do presente estudo foram obtidos da autofecundação, via proteção floral, das plantas hermafroditas de cada linhagem, realizadas a partir de 90 dias após o plantio no campo. Do plantio das sementes obtidas, a partir dos três meses no campo, efetuou-se a fenotipagem e a genotipagem das populações obtidas, em cada etapa do programa de melhoramento (Figura 2).



**Figura 1-** Fluxograma das etapas do programa de melhoramento genético de mamoeiro da UENF e obtenção das progêies F<sub>4</sub>.

### **3.2.3.2. Área experimental**

O experimento foi conduzido em área comercial da empresa Caliman Agrícola S.A, localizada no município de Linhares, no estado do Espírito Santo, entre os paralelos geográficos de 19°06' – 19°18' de latitude sul e entre os meridianos 39°45' – 40°19' a oeste, sendo conduzido nos anos de 2015 e 2016. Segundo a classificação climática proposta por Köppen, a região é de clima tropical úmido (Aw), com inverno seco e chuvas máximas no verão (Alvares et al., 2014).

### **3.2.3.3. Delineamento e condições experimentais**

O experimento foi composto de 130 linhagens F<sub>4</sub>. O delineamento utilizado foi blocos casualizados com seis repetições, tendo uma planta como parcela experimental, totalizando 780 plantas distribuídas em espaçamento de 3,6 m entre fileiras e 1.5 m entre plantas dentro da fileira.

Em março de 2015 foi realizado o semeio das 130 linhagens F<sub>4</sub>, sendo estas transplantados para a área comercial em abril. Visando a obtenção de planta hermafrodita, foram plantadas três mudas por cova. Após a sexagem (três meses após o plantio) foi mantida apenas uma planta hermafrodita.

Os tratos culturais foram conforme práticas adotadas em plantios comerciais da empresa Caliman Agrícola S.A, com irrigação por gotejamento na base da planta. Efetuou-se o controle fitossanitário mediante controle químico de plantas daninhas, pragas e patógenos, com aplicações dos seguintes grupos químicos: herbicidas (glicina substituída, bipiridílio, acetanilida); acaricidas e inseticidas (ésteres de ácidos graxos, avermectinas e piretroides); e fungicidas (estrobilurinas, benzimidazóis, triazóis e ditiocarbamatos).

### **3.2.3.4. Avaliação da pinta-preta e mancha do phoma**

Por meio de fenotipagem no campo, todas as plantas, nos seis blocos foram avaliadas. A identificação das plantas constituiu-se em uma etiqueta fixada no Solo contendo informações como repetição e genótipo.

Foram realizadas quatro avaliações de campos, nos meses de novembro de 2015, março, junho e setembro de 2016. As avaliações permitiram a observação

das doenças em diferentes estações, visando-se ainda avaliar a repetibilidade e a estabilidade da resistência no tempo.

Avaliaram-se, nas quatro épocas, as seguintes características (variáveis):

- Severidade pinta-preta na folha (SPPFo), foram estimados com auxílio de escala diagramática adotada por Vivas et al (2011) com os valores de área lesionada de 0,2; 1,6; 3,5; 5,4; 7,6 e 12,8%; na folha cujo pecíolo detinha a primeira inflorescência recém-aberta.

- Severidade de mancha-de-phoma na folha (SMPFo), foram estimados com auxílio de escala diagramática descrita por Terra et al. (2008), com os valores de área lesionada de 1; 2; 4; 8; 16 e 32%; observada na folha posterior à folha cujo pecíolo detinha a primeira inflorescência recém-aberta.

- Severidade de pinta-preta no fruto (SPPFr), foi estimada com os frutos no estágio 0 de maturação, com o auxílio de escala diagramática descrita por Vivas et al. (2010b), com percentagens de área superficial lesionada de 0,1; 0,3; 0,6; 1,2; 2,5; 5,0; 10,0 e 20,0%.

- Número de folhas totais (NFoT): determinado pela contagem total de folhas presentes em cada planta.

- Número de folhas com pinta-preta (NFoPP): determinado pela contagem de folhas com pinta-preta presentes em cada planta.

- Número de folhas com mancha-de-phoma (NFoMP): determinado pela contagem de folhas com mancha-de-phoma presentes em cada planta.

- Número de frutos totais (NFrT): determinado pela soma da contagem de frutos comerciais, carpeloides e pentândricos presentes em cada planta.

- Número de frutos com pinta-preta (NFrPP): determinado pela soma da contagem de frutos comerciais, carpeloides e pentândricos com pinta-preta presentes em cada planta.

- Incidência de pinta-preta na folha (IPPFo): calculada pela relação do número de folhas com sintomas de pinta-preta e do número de folhas totais da planta.

Fórmula:

$$IPPFo = \left( \frac{n^{\circ} \text{ de folhas com pinta - preta}}{n^{\circ} \text{ folhas totais}} \right) \times 100$$

- Incidência de pinta-preta no fruto (IPPFr): calculada pela relação do número de frutos com sintomas de pinta-preta e do número de frutos totais da planta.

Fórmula:

$$IPPFr = \left( \frac{n^{\circ} \text{ de frutos com pinta - preta}}{n^{\circ} \text{ frutos totais}} \right) \times 100$$

- Incidência de mancha-de-phoma na folha (IMPFo): calculada pela relação do número de folhas com sintomas de mancha e do número de folhas totais da planta.

Fórmula:

$$IMPFo = \left( \frac{n^{\circ} \text{ de folhas com mancha de phoma}}{n^{\circ} \text{ folhas totais}} \right) \times 100$$

### 3.2.3.5. Análises estatísticas

Foi utilizada a metodologia dos modelos lineares mistos, devido ao desbalanceamento experimental provocado por perdas causadas por *rouging* devido a viroses, principalmente. Para a abordagem REML/BLUP, foi utilizado o modelo 28 do programa Selegen-REML/BLUP (Resende, 2016) apropriado para avaliação de linhagens em delineamento em blocos completos, com uma planta por parcela, em um mesmo local e com medições repetidas no tempo (épocas).

A avaliação genética foi realizada empregando um modelo de acordo com a equação descrita abaixo:

$$y = X_m + Z_g + W_p + e$$

Em que:

y é o vetor de dados;

m é o vetor dos efeitos das combinações medição-repetição (assumidos como fixos) somados à média geral;

g é o vetor dos efeitos genotípicos (assumidos como aleatórios);

p é vetor dos efeitos de ambiente permanente (parcelas no caso) (aleatórios);

e é o vetor de erros ou resíduos (aleatórios);

X, Z e W representam as matrizes de incidência para os referidos efeitos;

O vetor  $m$  contempla todas as medições em todas as repetições e ajusta simultaneamente para os efeitos de repetições, medição e interação repetição x medição.

### **3.2.3.5.1. Componentes de variância (REML individual) e coeficiente de repetibilidade**

Estimou-se a herdabilidade das médias e determinou-se a acurácia da predição de valores genotípicos obtidos com a realização de “m” medidas repetidas.

Ainda, determinou-se a eficiência da realização de “m” medidas, calculando-se os seguintes componentes de variância:

$V_g$ : variância genotípica;

$V_{perm}$ : variância de ambiente permanente;

$V_e$ : variância residual temporária;

$V_f$ : variância fenotípica individual;

$H^2g = h^2$ : herdabilidade de parcelas individuais no sentido amplo, ou seja, dos efeitos genotípicos totais;

$r$ : repetibilidade ao nível de parcela:

$$\rho = \frac{(V_g + V_{perm})}{V_f}$$

$C^2_{perm} = c^2$ : coeficiente de determinação dos efeitos de ambiente permanente;

$h^2_{mg}$ : herdabilidade da média de genótipos;

$Ac_{gen}$ : acurácia na seleção de genótipos;

$MG$ : Média geral do experimento.

### **3.2.3.5.2. Componentes de média (BLUP Individual) e seleção genotípica**

Para a seleção de genótipos, considerando todas as épocas de avaliação, estudaram-se os efeitos ( $g$ ) e valores ( $u + g$ ) genotípicos preditos, livres de toda interação com épocas. A quantidade ( $u + g + gem$ ) refere-se ao valor genotípico médio nas várias épocas e capitaliza uma interação média com todas as épocas avaliadas.

Considerando a seleção com base na estabilidade de valores genéticos, determinou-se estabilidade genotípica pelo método da média harmônica dos valores genotípicos (MHVG), conforme Resende (2002; 2004). No contexto dos modelos mistos, este é um método para ordenamento de genótipos, simultaneamente, por seus valores genéticos (produtividade) e estabilidade, refere-se a um procedimento BLUP sob médias harmônicas. Quanto menor for o desvio padrão do comportamento genotípico através das épocas, maior será a média harmônica de seus valores genotípicos através das épocas. Assim, a seleção pelos maiores valores da média harmônica dos valores genotípicos (MHVG) implica, simultaneamente, seleção para produtividade e estabilidade.

#### **3.2.3.5.3. Correlações simples e análise de trilha das variáveis associadas às doenças pinta-preta e mancha-de-phoma do mamoeiro**

A análise de correlação fenotípica foi obtida com a planilha de dados fenotípicos. Para a estimação da correlação fenotípica foi utilizado o modelo 105 de estatística geral. Após a obtenção das médias corrigidas pelo procedimento BLUP, foram estimadas as correlações genéticas a partir dos valores genotípicos ( $u+g$ ) entre as características avaliadas (Resende, 2016).

Posteriormente, as correlações genéticas serviram como base para o diagnóstico de multicolinearidade, para verificar a existência de multicolinearidade, proposta por Montgomery & Peck (1981), no intuito de se evitar superestimativas dos coeficientes de trilha (Cruz et al., 2012).

A análise de trilha foi realizada com base na matriz de correlações genéticas, com um estimador de quadrados-mínimos (Cruz et al., 2012). Consideraram-se a realização do diagrama causal na decomposição das relações genéticas entre a produção de frutos, considerada como a característica principal e as características relacionadas às doenças: severidade e incidência de pinta-preta na folha e no fruto e severidade e incidência de mancha-de-phoma em folhas sob diferentes efeitos, diretos e indiretos. Com base nas estimativas dos efeitos diretos e indiretos para com a variável principal produção de frutos, buscou-se verificar se a alta magnitude das correlações genéticas das variáveis básicas com

a variável principal deveu-se à contribuição indireta de uma ou mais das variáveis primárias ou secundárias.

### **3.2.4. RESULTADOS E DISCUSSÃO**

#### **3.2.4.1. Componentes de variância (REML individual) e coeficiente de repetibilidade**

Ao se desmembrar a variância fenotípica em variância genotípica, variância de efeitos permanentes e variância residual temporária, observou-se que a variância genética foi baixa, para a maioria das variáveis associadas às doenças (SPPFr = 0,030; IPPFr = 0,013; SPPFo = 0,068; SMPFo = 0,073 e IMPFo = 0,175), à exceção de IPPFo (0,3003), predominando os efeitos ambientais (Tabela 1). Pereira et al. (2013) afirmam que a elevada variância ambiental pode ser explicada, por se tratar de plantas perenes e jovens, pois as mesmas encontram-se submetidas às variações climáticas, contribuindo para que os potenciais genótipos sejam expressos em diferentes magnitudes ao longo dos anos. O ano de 2016 foi considerado atípico, com um período longo de seca, o que pode ter alterado as respostas quanto à resistência às doenças em estudo.

**Tabela 1** - Estimativas dos componentes de variância e coeficientes de determinação, obtidos pelo REML individual para severidade de pinta-preta no fruto (SPPFr), incidência de pinta-preta no fruto (IPPFr), severidade de pinta-preta na folha (SPPFo), incidência de pinta-preta na folha (IPPFo), severidade de mancha-de-phoma na folha (SMPFo) e incidência de mancha-de-phoma (IMPFo) em populações F<sub>4</sub> de mamoeiro, em quatro épocas nos anos de 2015 e 2016, em Linhares-ES

	SPPFr <sup>1</sup>	IPPFr <sup>2</sup>	SPPFo <sup>3</sup>	IPPFo <sup>4</sup>	SMPFo <sup>5</sup>	IMPFo <sup>6</sup>
<b>Vg</b>	0,030	0,013	0,068	0,303	0,073	0,175
<b>Vperm</b>	0,001	0,001	0,002	0,019	0,005	0,012
<b>Ve</b>	0,226	0,191	0,616	4,341	0,995	1,569
<b>Vf</b>	0,257	0,205	0,687	4,663	1,073	1,756
<b>h<sup>2</sup>g</b>	0,115 ± 0,017	0,063 ± 0,013	0,099 ± 0,016	0,065 ± 0,013	0,068 ± 0,013	0,100 ± 0,016
<b>r</b>	0,119 ± 0,018	0,068 ± 0,013	0,103 ± 0,016	0,069 ± 0,013	0,073 ± 0,014	0,107 ± 0,017
<b>c<sup>2</sup>perm</b>	0,004	0,005	0,003	0,004	0,004	0,007
<b>h<sup>2</sup>mg</b>	0,755	0,612	0,723	0,622	0,635	0,722
<b>Média</b>	0,900	0,887	1,182	3,774	6,123	4,969

<sup>1</sup> Severidade de pinta-preta no fruto; <sup>2</sup> Incidência de pinta-preta no fruto; <sup>3</sup> Severidade de pinta-preta na folha; <sup>4</sup> Incidência de pinta-preta na folha; <sup>5</sup> Severidade de mancha-de-phoma na folha; <sup>6</sup> Incidência de mancha-de-phoma na folha; Vg: variância genotípica; Vperm: variância de ambiente permanente; Ve: variância residual temporária; Vf: variância fenotípica individual; h<sup>2</sup>g = h<sup>2</sup>: herdabilidade de parcelas individuais no sentido amplo, ou seja, dos efeitos genotípicos totais; r: repetibilidade ao nível de parcela; c<sup>2</sup>perm = c<sup>2</sup>: coeficiente de determinação dos efeitos de ambiente permanente; h<sup>2</sup>mg: herdabilidade de médias de genótipos; Média geral do experimento

Os fatores climáticos são capazes de exercer grande influência sobre o desenvolvimento da planta, essas condições afetam sobremaneira a incidência e a severidade das doenças que atacam a cultura, especialmente aquelas de natureza fúngica (Oliveira et al., 2011a). Ademais, os valores de incidência e severidade foram em geral, baixos, demonstrando que as condições ambientais não foram tão favoráveis à ocorrência das doenças, o que possibilitaria discriminar melhor os genótipos discrepantes quanto à resistência a doenças (dados não-apresentados). Segundo Oliveira et al (2011a) a pinta-preta ocorre com maior intensidade em condições de temperaturas entre 23 °C e 27 °C, com ventos fortes e altas precipitações pluviométricas, enquanto a mancha de phoma ocorre com maior severidade em regiões com alta umidade relativa quando ocorrem chuvas que facilitam a penetração do fungo.

A herdabilidade individual no sentido amplo permite explorar toda variância genética entre os genótipos. Para as variáveis estudadas, foram estimados valores de 6% a 12%, consideradas de baixa magnitude. Resende (2002) classificou a herdabilidade em baixa quando apresentava valores inferiores a 0,15; mediana, quando apresentava valores entre 0,15 e 0,50 e de alta magnitude quando as estimativas apresentavam valores superiores a 0,50. Resultados em magnitudes semelhantes para características morfo-agronômicas foram observados por Teixeira et al. (2012) e Pinto et al. (2013) em mamoeiro; Carvalho et al. (2016) em açazeiro e Almeida (2017) em goiabeira, demonstrando pouco sucesso quando selecionadas plantas individuais. Contudo, estudos de Pedrozo et al. (2009) com cana-de-açúcar afirmam uma tendência de se encontrar valores de herdabilidade entre baixo e médio quando se avaliam plantas individuais. Uma possível causa para as baixas estimativas de herdabilidade individual é a base genética estreita da população, além da alta influência ambiental, conforme discutido acima.

Através dos resultados obtidos, nota-se que a seleção com base no indivíduo praticamente não apresenta ganhos para as futuras gerações, sendo deste modo, não recomendada, pois mesmo que fenotipicamente os resultados individuais de determinada planta sejam satisfatórios, estes não representam verdadeiramente o genótipo.

Os valores de herdabilidade média dos genótipos ( $h^2_{mg}$ ), são estimados quando é utilizada a média dos blocos como critério de avaliação e/ou seleção (Resende, 2007). Em face dos valores obtidos para severidade de pinta-preta

apresentarem valores superiores a 72%, as herdabilidades de incidência à pinta-preta serem superiores a 61% e os valores de mancha-de-phoma serem superiores a 63% (Tabela 1), ou seja, até dez vezes superior à herdabilidade individual, o que permite afirmar que a seleção com base na média de genótipos com altos níveis de resistência pode ser mais efetiva e indica uma maior viabilidade em termos de ganho genético. Considerando a severidade de pinta-preta, foi possível observar um maior ganho, pois a alta herdabilidade desta característica nos dá uma maior confiabilidade em selecionar genótipos que apresentem menos doença. Pinto et al. (2013), avaliando características morfo-agronômicas em populações de mamoeiro, observou valores de herdabilidade média semelhantes aos encontrados no presente estudo. É importante afirmar que a herdabilidade é uma propriedade não só de um caráter, mas também da população e das circunstâncias ambientais as quais os indivíduos estão sujeitos, podendo seu valor ser afetado com as alterações nos componentes de variância genéticos e fenotípicos (Falconer, 1987).

#### **3.2.4.2. Eficiência no uso de M medidas**

Observou-se que para severidade de pinta-preta nos frutos, o coeficiente de repetibilidade individual ( $r$ ) variou de 0,12 para 0,35, sendo de baixa e média magnitudes, respectivamente. A incidência de pinta-preta nos frutos apresentou o  $r$  variando de 0,07 para 0,22, sendo nesse caso ambos de baixa magnitude; e os valores de severidade de pinta-preta na folha variaram de 0,10 para 0,31, sendo considerados de baixa e média magnitudes. A incidência na folha apresentou valores de 0,07 para 0,27, ambos de baixa magnitude. Já os resultados de coeficiente de repetibilidade em severidade de mancha-de-phoma na folha apresentaram estimativas que variaram de 0,07 para 0,24 na quarta época e para incidência de mancha-de-phoma nas folhas o  $r$  foi de 0,11 para 0,32 (Tabela 2 e 3).

Os coeficientes de repetibilidade foram classificados, segundo estudos de Resende (2002), onde coeficientes inferiores a 0,30 são considerados de baixa magnitude, indicando a necessidade de um maior número de medidas para aumento do ganho em acurácia. Entre 0,30 e 0,60 são considerados de média magnitude, mostrando regularidade entre medidas e evidências de efeitos ambientais na expressão das características e, acima de 0,60, de alta magnitude, indicando a possibilidade de predizer o valor real dos indivíduos. O conhecimento

do coeficiente de repetibilidade das características estudadas nos permite avaliar o tempo necessário para que a seleção de indivíduos superiores geneticamente seja feita com a acurácia desejada pelo pesquisador (Bruna et al., 2012).

Considerando o número de avaliações realizadas, as características SPPFr, SPPFo e IPPFr apresentaram repetibilidade mediana e as demais características estudadas apresentaram baixa repetibilidade. Resultados semelhantes foram obtidos em estudos realizados por Cortes (2017) em mamoeiro para características agrônômicas, como produtividade, firmeza do fruto, Brix, espessura da polpa, altura da planta e diâmetro do caule, onde os valores de repetibilidade observados variaram entre baixa, média e alta magnitude. Luz et al. (2015) em mamoeiro, para características relacionadas a rendimento, estimaram coeficientes de repetibilidade variando entre média e alta magnitudes. Bruna et al. (2012), em pessegueiro, observaram para características de produtividade e adaptabilidade, valores de repetibilidade mediana e baixa. Menezes et al. (2016), em capim-elefante e Pereira et al. (2013) em café, observaram repetibilidade mediana para características agrônômicas e reação de resistência a ferrugem. Resultados de baixa repetibilidade foram observados em estudos com goiabeira quanto à produtividade da planta e características relacionadas ao fruto (Almeida, 2017), o que sugere que são necessárias várias avaliações no tempo, com o intuito de se ter maior acurácia e ganhos na seleção de linhagens resistentes.

No contexto de avaliação genotípica, quanto à eficiência no uso de medidas, o parâmetro estatístico mais importante é a acurácia seletiva ( $A_{cm}$ ). Esse parâmetro refere-se ao valor genotípico verdadeiro do material genético, é aquele estimado ou predito a partir das informações de herdabilidade e repetibilidade do caráter, da quantidade e qualidade das informações e dos procedimentos utilizados na predição dos valores genéticos (Bruna et al., 2012). A acurácia é mais alta quanto menores forem os desvios absolutos entre os valores genéticos paramétricos ou verdadeiros e os valores genéticos estimados ou preditos (Maia et al., 2014). Os valores de acurácia podem ser classificados como muito alto ( $r > 0,90$ ), alto ( $0,70 < r \leq 0,90$ ), moderado ( $0,50 < r \leq 0,70$ ) e baixo ( $r \leq 0,50$ ) (Resende e Duarte, 2007).

**Tabela 2** - Eficiência das medidas repetidas preditas pelo Blup para severidade de pinta-preta em folha e fruto, incidência de pinta-preta em fruto avaliadas em quatro épocas, nos anos de 2015 e 2016, Linhares-ES.

m	SPPFr				IPPFr				SPPFo			
	h2med	r	Acm	Ef	h2med	R	Acm	Ef	h2med	r	Acm	Ef
1	0.44	0.12	0.66	1.00	0.29	0.07	0.53	1.00	0.40	0.10	0.63	1.00
2	0.61	0.21	0.78	1.34	0.44	0.13	0.67	1.37	0.57	0.19	0.75	1.35
3	0.70	0.29	0.84	1.56	0.54	0.18	0.74	1.63	0.66	0.26	0.81	1.58
4	0.76	0.35	0.87	1.72	0.61	0.22	0.78	1.82	0.72	0.31	0.85	1.75
5	0.79	0.40	0.89	1.84	0.66	0.27	0.81	1.98	0.76	0.36	0.87	1.88
6	0.82	0.45	0.91	1.94	0.70	0.30	0.84	2.12	0.80	0.41	0.89	1.99
7	0.84	0.49	0.92	2.02	0.73	0.34	0.85	2.23	0.82	0.44	0.90	2.08
8	0.86	0.52	0.93	2.09	0.76	0.37	0.87	2.33	0.84	0.48	0.92	2.16
9	0.87	0.55	0.93	2.15	0.78	0.39	0.88	2.42	0.85	0.51	0.92	2.22
10	0.88	0.57	0.94	2.20	0.79	0.42	0.89	2.49	0.86	0.53	0.93	2.28

SPPFr - Severidade de pinta-preta no fruto; IPPFr - Incidência de pinta-preta no fruto; SPPFo - Severidade de pinta-preta na folha; r: Coeficiente de determinação da repetibilidade; Acm: acurácia dos valores fenotípicos permanentes baseados em m épocas de avaliação e Ef: eficiência das m avaliações, comparadas com a situação em que apenas uma avaliação é realizada.

**Tabela 3** - Eficiência das medidas repetidas previstas pelo Blup para incidência de pinta-preta em folha e severidade e incidência de mancha-de-phoma em folha, avaliadas em quatro épocas, nos anos de 2015 e 2016, Linhares-ES.

m	IPPFo				SMPFo				IMPFo			
	h2med	r	Acm	Ef	h2med	R	Acm	Ef	h2med	r	Acm	Ef
1	0.29	0.07	0.54	1.00	0.31	0.07	0.55	1.00	0.40	0.11	0.63	1.00
2	0.45	0.13	0.67	1.37	0.47	0.14	0.68	1.37	0.57	0.19	0.75	1.34
3	0.55	0.18	0.74	1.62	0.57	0.19	0.75	1.62	0.66	0.26	0.81	1.57
4	0.62	0.23	0.79	1.82	0.63	0.24	0.80	1.81	0.72	0.32	0.85	1.74
5	0.67	0.27	0.82	1.98	0.68	0.28	0.83	1.97	0.76	0.37	0.87	1.87
6	0.71	0.31	0.84	2.11	0.72	0.32	0.85	2.10	0.79	0.42	0.89	1.98
7	0.74	0.34	0.86	2.22	0.75	0.35	0.87	2.21	0.82	0.46	0.90	2.07
8	0.76	0.37	0.87	2.32	0.77	0.39	0.88	2.30	0.83	0.49	0.91	2.14
9	0.78	0.40	0.89	2.41	0.79	0.41	0.89	2.38	0.85	0.52	0.92	2.20
10	0.80	0.43	0.89	2.48	0.81	0.44	0.90	2.46	0.86	0.54	0.93	2.26

IPPFo - Incidência de pinta-preta na folha; SMPFo - Severidade de mancha-de-phoma na folha; IMPFo – Incidência de mancha-de-phoma na folha; r: Coeficiente de determinação da repetibilidade; Acm: acurácia dos valores fenotípicos permanentes baseados em m épocas de avaliação e Ef: eficiência das m avaliações, comparadas com a situação em que apenas uma avaliação é realizada.

De acordo com a predição obtida pelo BLUP (melhor preditor linear não-viesado), para 10 diferentes épocas de avaliação com relação à acurácia, foi possível observar que todas as variáveis apresentadas no estudo obtiveram incrementos significativos de determinação genética até a quarta avaliação, indicando que as avaliações foram eficientes e são recomendadas. Para severidade e incidência de pinta-preta nos frutos, foi observado aumento de 0,66 para 0,87 e de 0,53 para 0,78 respectivamente; os valores de severidade de pinta-preta na folha variaram de 0,63 para 0,85 (tabela 2), enquanto para incidência na folha os valores foram de 0,54 para 0,79. Para severidade de mancha-de-phoma na folha a acurácia passou de 0,55 na primeira época e para 0,80, na quarta época, os valores de incidência de phoma nas folhas passaram de 0,63 para 0,85 (tabela 3).

Os altos valores de acurácia, considerando as quatro épocas de avaliação, apresentam boa precisão experimental, o que indica a existência de variância genética entre os genótipos avaliados. Portanto, pode-se concluir que há sentido em se selecionar genótipos quanto a resistência a mancha do phoma e pinta-preta nos frutos e em folhas. Resultados análogos, quanto a características morfo-agronômicas, foram obtidos por Oliveira et al. (2011b), com maracujá; Bruna et al. (2012) com pessegueiro e por Assunção (2014) com capim-elefante. Todavia, há poucos estudos precedentes análogos a este, visando avaliar a viabilidade da seleção para resistência de plantas a doenças. Neste estudo, de maneira geral, a utilização de quatro épocas de avaliação possibilitou um aumento na eficiência de seleção para todos os caracteres avaliados, apresentando maior confiabilidade do valor fenotípico em prever o valor real dos genótipos.

#### **3.2.4.3. Seleção de genótipos superiores**

No caso de resistência às doenças, são buscados ou selecionados os genótipos com menores médias e ganhos. Por isso, são selecionados os genótipos detentores dos valores mais baixos, com sintomas ausentes (valores nulos) ou com poucos sintomas (valores mais baixos).

Observou-se que a média dos valores genotípicos dos indivíduos selecionados pelo índice foi de 0,75 para severidade de pinta-preta nos frutos, sendo inferior à média geral (0,90). Quanto à severidade de pinta-preta nos frutos, o genótipo 57 destacou-se com valor de 0,68. Considerando a incidência de pinta-

preta no fruto, a média dos valores genotípicos dos genótipos selecionados foi de 0,78, sendo inferior à média geral (0,89). O genótipo 82 foi o que mais se destacou para incidência de pinta-preta no fruto. Em relação a severidade de pinta-preta nas folhas a média dos valores genotípicos dos selecionados foi de 0,94, inferior à média geral (1,18), sendo o genótipo 129, detentor da média 0,75 o que mais se destacou. Quando avaliado a incidência de pinta-preta na folha, observou-se que a média dos genótipos selecionados foi de 3,20, sendo inferior à média geral (3,77), com destaque para o genótipo 52 com 2,18 de média. Para severidade de mancha-de-phoma nas folhas, a média dos valores genotípicos dos genótipos selecionados foi de 5,83, inferior à média geral, cujo valor foi de 6,12. O genótipo 3 se destacou por apresentar uma média genotípica de 5,43. Considerando a incidência de mancha-de-phoma nas folhas, observou-se uma média de valores genotípicos dos genótipos selecionados de 4,51, um pouco inferior à média geral (4,70). O genótipo 80 possui destaque devido a sua média de 4,19 (Tabela 4).

Com base no ranqueamento dos valores de ganho para as características em estudo, foram selecionados os últimos 30 genótipos, para pinta-preta no fruto. Notou-se que os mesmos genótipos selecionados pela menor incidência, foram os mesmos selecionados para menores severidades, com destaque para as linhagens: 4, 16, 24, 57, 58, 80, 126 e 129 (Tabela 4 e 5). As linhagens selecionadas para severidade e incidência de pinta-preta na folha foram 18, 24, 42, 46, 51, 52 e 129. Para severidade e incidência de mancha-de-phoma nas folhas destacaram-se que as linhagens 11, 18, 24, 27, 46, 51, 55, 64, 75, 80, 104, 107, e 129, as quais foram selecionadas para as duas características.

As linhagens 24 e 129 apareceram entre as 30 melhores linhagens para todas as características avaliadas, podendo, deste modo, serem consideradas como potencialmente resistentes às duas doenças.

As linhagens 46, 51, 80 e 129 foram selecionadas como melhores genótipos em todas as características relacionadas à severidade, tanto em folha para pinta-preta e mancha-de-phoma, quanto em fruto para pinta-preta. Observou-se que as linhagens citadas possuem uma capacidade de redução de severidade, o que de certo modo é importante, pois, apesar de apresentarem sintomas, seus valores de média são mais baixos.

**Tabela 4** – Ordenamento dos valores fenotípicos e ganhos preditos para severidade e incidência de pinta-preta em frutos (SPP Fr e IPP Fr) e severidade de pinta-preta em folhas (SPP Fo) em população F<sub>4</sub> de mamoeiro, avaliadas em quatro épocas nos anos de 2015 e 2016, em Linhares-ES.

Ordem	SPP Fr				IPP Fr				SPP Fo			
	Genot	u+g	Ganho	u+g+gem	Genot	u+g	Ganho	u+g+gem	Genot	u+g	Ganho	u+g+gem
1	57	0.68	0.00	0.90	82	0.72	0.00	0.89	129	0.75	0.00	1.18
2	52	0.70	0.00	0.90	13	0.72	0.00	0.89	27	0.77	0.00	1.19
3	126	0.71	0.00	0.90	4	0.73	0.00	0.89	85	0.77	0.01	1.19
4	93	0.71	0.00	0.90	116	0.73	0.00	0.89	113	0.83	0.01	1.19
5	129	0.72	0.01	0.91	109	0.74	0.01	0.89	42	0.86	0.01	1.19
6	22	0.73	0.01	0.91	64	0.74	0.01	0.89	24	0.88	0.02	1.20
7	61	0.73	0.01	0.91	85	0.74	0.01	0.89	74	0.89	0.02	1.20
8	16	0.74	0.01	0.91	129	0.76	0.01	0.90	51	0.90	0.02	1.20
9	43	0.74	0.01	0.91	101	0.76	0.01	0.90	37	0.91	0.02	1.20
10	90	0.75	0.01	0.91	80	0.78	0.01	0.90	82	0.91	0.03	1.21
11	80	0.75	0.01	0.91	56	0.78	0.01	0.90	98	0.92	0.03	1.21
12	124	0.75	0.02	0.92	40	0.79	0.01	0.90	88	0.93	0.03	1.21
13	58	0.75	0.02	0.92	83	0.79	0.01	0.90	46	0.94	0.03	1.21
14	21	0.75	0.02	0.92	81	0.79	0.02	0.90	116	0.96	0.04	1.22
15	55	0.76	0.02	0.92	24	0.79	0.02	0.90	31	0.97	0.04	1.22

SPPFr: Severidade de pinta-preta nos frutos; IPPFr: Incidência de pinta-preta nos frutos; SPPFo Severidade de pinta-preta na folha; u+g: valores genotípicos preditos livres da interação com o ambiente; u + g + gem: valor genotípico médio nos vários ambientes e capitaliza uma interação média com todos os ambientes avaliados

Tabela 4 – Cont..

Ordem	SPP Fr				IPP Fr				SPP Fo			
	Genot	u+g	Ganho	u+g+gem	Genot	u+g	Ganho	u+g+gem	Genot	u+g	Ganho	u+g+gem
16	4	0.76	0.02	0.92	113	0.79	0.02	0.90	4	0.98	0.04	1.22
17	46	0.76	0.02	0.92	110	0.79	0.02	0.90	6	0.98	0.04	1.22
18	99	0.77	0.02	0.92	126	0.79	0.02	0.91	83	0.98	0.04	1.23
19	97	0.77	0.03	0.93	8	0.80	0.02	0.91	13	0.98	0.05	1.23
20	31	0.77	0.03	0.93	16	0.80	0.02	0.91	57	0.99	0.05	1.23
21	28	0.77	0.03	0.93	115	0.80	0.02	0.91	107	0.99	0.05	1.23
22	98	0.77	0.03	0.93	57	0.80	0.02	0.91	102	1.00	0.05	1.23
23	24	0.78	0.03	0.93	127	0.80	0.02	0.91	52	1.00	0.05	1.24
24	51	0.78	0.03	0.93	25	0.81	0.03	0.91	19	1.01	0.06	1.24
25	130	0.78	0.03	0.93	12	0.81	0.03	0.91	97	1.01	0.06	1.24
26	5	0.78	0.04	0.94	95	0.81	0.03	0.91	20	1.01	0.06	1.24
27	77	0.79	0.04	0.94	111	0.81	0.03	0.91	80	1.02	0.06	1.25
28	107	0.79	0.04	0.94	60	0.82	0.03	0.92	122	1.02	0.07	1.25
29	108	0.79	0.04	0.94	58	0.82	0.03	0.92	18	1.02	0.07	1.25
30	122	0.79	0.04	0.94	76	0.82	0.03	0.92	40	1.03	0.07	1.25
<b>Média</b>			0.9				0.89				1.18	
<b>Média selecionados</b>			0.75				0.78				0.94	
<b>Ganho</b>			-12,26%				-7,26%				-19,4%	

SPPFr: Severidade de pinta-preta nos frutos; IPPFr: Incidência de pinta-preta nos frutos; SPPFo Severidade de pinta-preta na folha; u+g: valores genotípicos preditos livres da interação com o ambiente; u + g + gem: valor genotípico médio nos vários ambientes e capitaliza uma interação média com todos os ambientes avaliados

**Tabela 5** - Ordenamento dos valores fenotípicos e ganhos preditos para incidência de pinta-preta em frutos (IPP Fo) e severidade e incidência de mancha-de-phoma (SMP Fo e IMP Fo) população F<sub>4</sub> de mamoeiro, avaliadas em quatro épocas nos anos de 2015 e 2016, em Linhares-ES.

Ordem	IPP Fo				SMP Fo				IMP Fo			
	Genot	u+g	Ganho	u+g+gem	Genot	u+g	Ganho	u+g+gem	Genot	u+g	Ganho	u+g+gem
1	52	2.18	0.00	3.77	3	5.43	0.00	6.12	80	4.19	0.00	4.97
2	121	2.59	0.01	3.79	11	5.49	0.01	6.13	46	4.22	0.01	4.98
3	18	2.62	0.02	3.80	51	5.58	0.01	6.13	75	4.26	0.01	4.98
4	128	2.96	0.03	3.81	77	5.60	0.01	6.14	40	4.30	0.02	4.99
5	38	2.99	0.04	3.81	129	5.61	0.02	6.14	82	4.32	0.02	4.99
6	46	2.99	0.04	3.82	104	5.65	0.02	6.15	96	4.33	0.03	5.00
7	111	3.02	0.05	3.83	24	5.65	0.03	6.15	104	4.34	0.03	5.00
8	90	3.03	0.06	3.83	112	5.72	0.03	6.15	42	4.37	0.04	5.01
9	14	3.05	0.06	3.84	126	5.74	0.03	6.16	129	4.40	0.04	5.01
10	126	3.09	0.07	3.84	41	5.78	0.04	6.16	55	4.41	0.05	5.02
11	51	3.13	0.08	3.85	83	5.80	0.04	6.16	18	4.46	0.05	5.02
12	66	3.20	0.08	3.86	97	5.81	0.04	6.17	36	4.46	0.06	5.03
13	11	3.23	0.09	3.86	2	5.84	0.05	6.17	64	4.46	0.06	5.03
14	47	3.25	0.09	3.87	27	5.85	0.05	6.17	9	4.47	0.07	5.04
15	72	3.26	0.10	3.87	55	5.87	0.05	6.18	107	4.50	0.07	5.04

IPPFo: Incidência de pinta-preta na folha; SMPFo: Severidade de mancha-de-phoma na folha; IMPFo: Incidência de mancha-de-phoma na folha; u+g: valores genotípicos preditos livres da interação com o ambiente; u + g + gem: valor genotípico médio nos vários ambientes e capitaliza uma interação média com todos

Tabela 5 – Cont.

Ordem	IPP Fo				SMP Fo				IMP Fo			
	Genot	u+g	Ganho	u+g+gem	Genot	u+g	Ganho	u+g+gem	Genot	u+g	Ganho	u+g+gem
16	77	3.26	0.10	3.88	80	5.89	0.06	6.18	92	4.53	0.08	5.05
17	42	3.26	0.11	3.88	124	5.90	0.06	6.18	52	4.56	0.08	5.05
18	131	3.28	0.12	3.89	115	5.90	0.06	6.18	27	4.58	0.09	5.06
19	22	3.29	0.12	3.90	101	5.90	0.06	6.19	94	4.59	0.09	5.06
20	33	3.37	0.13	3.90	64	5.91	0.07	6.19	59	4.61	0.10	5.07
21	129	3.37	0.13	3.91	109	5.92	0.07	6.19	6	4.63	0.10	5.07
22	106	3.39	0.14	3.91	108	5.93	0.07	6.19	11	4.64	0.10	5.07
23	28	3.39	0.14	3.92	75	5.94	0.07	6.20	69	4.65	0.11	5.08
24	24	3.40	0.15	3.92	8	5.94	0.08	6.20	120	4.65	0.11	5.08
25	93	3.41	0.15	3.92	107	5.95	0.08	6.20	10	4.67	0.12	5.09
26	56	3.44	0.16	3.93	46	5.95	0.08	6.20	105	4.68	0.12	5.09
27	89	3.45	0.16	3.93	111	5.97	0.08	6.21	51	4.68	0.12	5.09
28	110	3.46	0.17	3.94	18	5.98	0.09	6.21	12	4.69	0.13	5.10
29	60	3.48	0.17	3.94	13	5.99	0.09	6.21	81	4.69	0.13	5.10
30	5	3.51	0.17	3.95	57	6.00	0.09	6.21	24	4.70	0.14	5.11
<b>Média</b>			3,77				6,12				4,70	
<b>Média selecionados</b>			3,20				5,83				4,51	
<b>Ganho</b>			-39,85%				-20,92%				-15,12%	

IPPFo: Incidência de pinta-preta na folha; SMPFo: Severidade de mancha-de-phoma na folha; IMPFo: Incidência de mancha-de-phoma na folha; u+g: valores genotípicos preditos livres da interação com o ambiente; u + g + gem: valor genotípico médio nos vários ambientes e capitaliza uma interação média com todos os ambientes avaliados.

Segundo Resende (2007), a metodologia do REML/BLUP proporciona o ordenamento dos genótipos potenciais para a seleção explorando toda a variação genotípica entre e dentro de progênies, porém, considerando cada variável analisada separadamente. Diversos estudos vêm apresentando a eficiência deste procedimento em diferentes culturas, perenes ou não (Pedrozo et al., 2009; Pereira et al., 2013; Pinto et al., 2013; Carvalho et al., 2016; Cortes, 2017)

#### **3.2.4.4. Estabilidade de valores genotípicos para seleção**

Segundo Resende (2002), a seleção das menores médias harmônicas e dos menores valores genotípicos (MHVG) implica simultaneamente em seleção para estabilidade e resistência.

De acordo com os critérios de estabilidade (MHVG), houve coincidência na seleção da maioria das linhagens quanto à resistência à pinta-preta e mancha-de-phoma, pela média genética livre da interação ( $u+g$ ) (Tabela 6), o que indica que as progênies selecionadas apresentam estabilidade, além de resistência conjunta à pinta-preta e à mancha-de-phoma.

Verificou-se que dentre as 30 melhores linhagens selecionadas para severidade de pinta-preta no fruto, 80% coincidiram com o resultado da média genética. Para incidência de pinta-preta nos frutos, 94% apresentaram resultados semelhantes à média genética (Tabela 6). Para pinta-preta nas folhas, observou-se uma menor coincidência de resultados. Para a severidade de pinta-preta em folhas, 64% das linhagens foram semelhantes, enquanto a incidência de pinta-preta na folha apresentou média de 50%. Para a seleção de linhagens para mancha-de-phoma, observou-se uma percentagem de coincidência de 67 e 77% para severidade e incidência de mancha-de-phoma, respectivamente.

Um dos métodos que mais penalizaram os valores genotípicos preditos foi o MHVG, por isso é possível afirmar que o método em questão é uma opção segura e conservadora (Carbonell et al., 2007).

Estudos que avaliaram a estabilidade para características morfo-agronômicas obtiveram resultados semelhantes ao presente estudo (Carbonell et al. (2007); Pereira (2009); Carvalho et al. (2016) e Almeida (2017).

**Tabela 6** - Estabilidade de valores genéticos (MHVG), quanto à resistência de mamoeiro à pinta-preta e mancha-de-phoma em folhas e frutos preditos pela análise BLUP, no ano de 2015 e 2016, no município de Linhares ES.

Ordem	SPP Fr		IPP Fr		SPP Fo		IPP Fo		SMP Fo		IMP Fo	
	Genot	MHVG										
1	57	0.63	82	0.67	129	0.68	52	1.33	83	1.81	80	2.70
2	93	0.65	64	0.67	27	0.69	28	1.39	2	1.82	96	2.79
3	126	0.65	85	0.67	85	0.71	42	1.40	77	1.82	6	2.92
4	129	0.65	13	0.68	42	0.74	72	1.41	104	1.83	107	3.30
5	61	0.66	109	0.68	113	0.76	14	1.41	108	1.83	40	3.30
6	52	0.66	101	0.69	52	0.77	50	1.42	3	1.83	94	3.38
7	43	0.67	4	0.69	83	0.78	89	1.44	107	1.84	18	3.38
8	80	0.67	116	0.69	25	0.79	94	1.45	55	1.84	9	3.46
9	22	0.67	24	0.70	13	0.79	122	1.46	80	1.84	81	3.48
10	28	0.67	56	0.71	116	0.79	38	1.53	111	1.85	129	3.53
11	77	0.68	129	0.71	44	0.80	61	1.60	8	1.85	69	3.55
12	90	0.68	8	0.71	37	0.80	18	1.60	11	1.85	43	3.69
13	16	0.68	40	0.71	82	0.81	103	1.61	51	1.85	92	3.69
14	79	0.68	113	0.71	24	0.81	56	1.61	101	1.85	19	3.71
15	4	0.68	83	0.72	48	0.82	114	1.63	87	1.85	27	3.72

SPPFr: Severidade de pinta-preta nos frutos; IPPFr: Incidência de pinta-preta nos frutos; SPPFo: Severidade de pinta-preta na folha; IPPFo: Incidência de pinta-preta na folha; SMPFo Severidade de mancha-de-phoma na folha; IMPFo: Incidência de mancha-de-phoma na folha;

**Tabela 6** - Continuação.

Ordem	SPP Fr		IPP Fr		SPP Fo		IPP Fo		SMP Fo		IMP Fo	
	Genot	MHVG										
<b>16</b>	5	0.68	12	0.72	59	0.82	121	1.63	97	1.85	105	3.72
<b>17</b>	21	0.69	127	0.72	22	0.82	43	1.64	57	1.85	52	3.77
<b>18</b>	98	0.69	126	0.72	43	0.82	34	1.64	52	1.86	114	3.78
<b>19</b>	58	0.69	57	0.72	80	0.82	113	1.64	58	1.86	12	3.79
<b>20</b>	122	0.69	80	0.72	107	0.83	5	1.65	88	1.86	68	3.81
<b>21</b>	46	0.69	81	0.73	6	0.83	41	1.65	53	1.86	46	3.83
<b>22</b>	130	0.69	21	0.73	21	0.83	111	1.65	86	1.86	36	3.86
<b>23</b>	112	0.70	27	0.73	19	0.83	8	1.66	24	1.86	41	3.86
<b>24</b>	34	0.70	93	0.73	74	0.84	49	1.66	66	1.86	79	3.88
<b>25</b>	108	0.70	110	0.74	88	0.84	131	1.66	27	1.86	55	3.88
<b>26</b>	107	0.70	108	0.74	46	0.85	55	1.67	4	1.86	120	3.88
<b>27</b>	94	0.70	58	0.74	55	0.85	129	1.67	64	1.87	59	3.91
<b>28</b>	49	0.70	76	0.74	112	0.85	1	1.67	75	1.87	75	3.91
<b>29</b>	88	0.70	111	0.74	93	0.85	25	1.67	54	1.87	64	3.94
<b>30</b>	31	0.70	97	0.74	57	0.86	93	1.68	93	1.87	14	3.95

SPPFr: Severidade de pinta-preta nos frutos; IPPFr: Incidência de pinta-preta nos frutos; SPPFo: Severidade de pinta-preta na folha; IPPFo: Incidência de pinta-preta na folha; SMPFo Severidade de mancha-de-phoma na folha; IMPFo: Incidência de mancha-de-phoma na folha;

### 3.2.4.5. Correlações

Pelas estimativas dos coeficientes de correlação fenotípica ( $r_f$ ), genotípica ( $r_g$ ) e (Tabela 7), observaram-se que para todas as 63 combinações de caracteres (variáveis) ambiental ( $r_e$ ) possíveis, os valores de correlação foram baixos, em geral, indicando que as respostas de resistência não interferem entre si, em termos de severidade e incidência. Porém, mesmo com valores baixos, foi possível identificar correlações significativas, tanto a nível genotípico como fenotípico e ambiental. É importante ressaltar que em muitas características, as estimativas de correlação genotípica foram superiores às correlações fenotípicas, o que indica que os fatores genéticos possuem maior relevância que os fatores ambientais (Oliveira et al., 2008).

A correlação significativa entre as características pode ser causada por possíveis pleiotropias, onde um mesmo gene ou mesmo loco controlam ambas características, ou seja, é uma causa permanente de correlação, ou pode ocorrer devido a ligações gênicas causadas devido à população apresentar-se em desequilíbrio de ligação, ou seja, é uma causa transitória de correlação, ou até mesmo por causas ambientais. O ambiente pode ser considerado causa de correlação quando dois caracteres são influenciados pelas mesmas diferenças de condições ambientais (Falconer, 1987).

Segundo Cruz et al. (2012), a magnitude e a direção das correlações devem ser consideradas para a correta interpretação dos dados. Quanto à direção, as correlações podem apresentar valores positivos, indicando a tendência de uma variável aumentar quando a outra aumenta, quando negativas, evidenciam a possibilidade de uma variável aumentar enquanto a outra diminui (Nogueira et al., 2012).

É importante se distinguir e quantificar o grau de associação genética e ambiental entre as características avaliadas, uma vez que as causas genéticas de correlação possuem natureza herdável e podem auxiliar os programas de melhoramento (Hallauer et al., 2010; Cruz et al., 2012).

Dentre as estimativas de correlação genotípica ( $r_g$ ) para resistência, as características que apresentaram significância foram a severidade de pinta-preta no fruto com incidência de pinta-preta na folha, severidade de pinta-preta no fruto com produtividade, a incidência de pinta-preta no fruto com incidência de pinta-

preta na folha, a incidência de pinta-preta na folha com incidência de mancha-de-phoma na folha e a severidade de mancha-de-phoma na folha com incidência de mancha-de-phoma na folha foram as estimativas que apresentaram significância (Tabela 7).

**Tabela 7-** Estimativas dos coeficientes de correlação fenotípica ( $r_f$ ), genotípica ( $r_g$ ) e ambiental ( $r_e$ ) entre as variáveis de resistência e produtividade do mamoeiro em quatro épocas de avaliação, nos anos de 2015 e 2016, no município de Linhares-ES.

Variáveis		SPPFr	IPPFr	SPPFo	IPPFo	SMPFo	IMPFo	Prod
<b>SPPFr</b>	rf	1	0.0434 <sup>NS</sup>	-0.0138 <sup>NS</sup>	0.1517**	0.1981**	0.0742*	0.0988**
	rg	1	0.0255 <sup>NS</sup>	-0.078 <sup>NS</sup>	0.2039*	0.0927 <sup>NS</sup>	0.0793 <sup>NS</sup>	0.1761*
	re	1	0.058 <sup>NS</sup>	0.0056 <sup>NS</sup>	0.0906*	0.3233**	0.0629 <sup>NS</sup>	0.0389 <sup>NS</sup>
<b>IPPFr</b>	rf		1	-0.0268 <sup>NS</sup>	0.1436**	-0.0033 <sup>NS</sup>	-0.0187 <sup>NS</sup>	0.0883*
	rg		1	-0.0674 <sup>NS</sup>	0.2415**	-0.0245 <sup>NS</sup>	-0.036 <sup>NS</sup>	0.1583 <sup>NS</sup>
	re		1	-0.0165 <sup>NS</sup>	0.0352 <sup>NS</sup>	0.0218 <sup>NS</sup>	-0.0242 <sup>NS</sup>	0.0369 <sup>NS</sup>
<b>SPPFo</b>	rf			1	0.1069**	-0.0372 <sup>NS</sup>	0.0067 <sup>NS</sup>	-0.0562 <sup>NS</sup>
	rg			1	0.0275 <sup>NS</sup>	-0.094 <sup>NS</sup>	-0.0115 <sup>NS</sup>	-0.1504 <sup>NS</sup>
	re			1	0.0789*	0.0186 <sup>NS</sup>	0.0169 <sup>NS</sup>	0.0064 <sup>NS</sup>
<b>IPPFo</b>	rf				1	0.0125 <sup>NS</sup>	0.2997**	0.0288 <sup>NS</sup>
	rg				1	0.0251 <sup>NS</sup>	0.272**	0.0924 <sup>NS</sup>
	re				1	0.0109 <sup>NS</sup>	0.2186**	0.0732*
<b>SMPFo</b>	rf					1	0.2753**	0.0241 <sup>NS</sup>
	rg					1	0.3695**	0.0758 <sup>NS</sup>
	re					1	0.1659**	-0.0242 <sup>NS</sup>
<b>IMPFo</b>	rf						1	0.0529 <sup>NS</sup>
	rg						1	-0.0024 <sup>NS</sup>
	re						1	0.1452**
<b>Produção</b>	rf							1
	rg							1
	re							1

SPPFr: Severidade de pinta-preta nos frutos; IPPFr: Incidência de pinta-preta nos frutos; SPPFo: Severidade de pinta-preta na folha; IPPFo: Incidência de pinta-preta na folha; SMPFo Severidade de mancha-de-phoma na folha; IMPFo: Incidência de mancha-de-phoma na folha;

Cruz et al. (1988) afirmam que as correlações genotípicas estão ligadas às propriedades genéticas das populações analisadas, enquanto a natureza genotípica dos fatores que determinam os caracteres influencia tanto a magnitude quanto o sinal das correlações.

Quando observadas as estimativas de correlação ambiental ( $r_e$ ), houve significância para: severidade de pinta-preta no fruto com incidência de pinta-preta na folha, severidade de pinta-preta no fruto com severidade de mancha-de-phoma na folha, a severidade de pinta-preta na folha com a incidência de pinta-preta na folha, a incidência de pinta-preta na folha com incidência de mancha-de-phoma na folha, incidência de pinta-preta na folha com produtividade, a severidade de mancha-de-phoma na folha com incidência de mancha-de-phoma na folha e incidência de mancha-de-phoma na folha com a produtividade.

Para fins de melhoramento, busca-se as estimativas de correlação genética, que podem ser muito úteis quando existem caracteres de baixa herdabilidade ou de difícil mensuração, pois é possível, nessas condições, realizar uma seleção indireta, desde que seja observada ação de causa e efeito para as correlações estudadas (Falconer, 1987; Cruz et al., 2012).

Considerando à correlação genética (tabela 7), a severidade de pinta-preta no fruto aumentou à medida que a incidência de pinta-preta na folha aumentou, entrando em consonância com estudos de Elder et al. (2000), que afirmam que a falta de um controle na folha, pode ocasionar danos ao fruto. Pois a doença inicialmente infecta as folhas, produzindo esporos, que com o auxílio da chuva e do vento, levam inóculo para o fruto infectando-o. Sendo assim, busca-se genótipos com menores médias de incidência nas folhas, reduzindo, deste modo, a infecção nos frutos.

As estimativas de correlação entre incidência de pinta preta no fruto e pinta-preta na folha, indicam que o aumento de uma característica influencia no aumento da outra, confirmando a literatura (Elder et al., 2000), que afirma que o patógeno infecta os frutos com o acúmulo de inóculo nas folhas, obtido desde o período vegetativo da planta até a época de avaliação.

A correlação significativa entre severidade de pinta-preta nos frutos e produtividade e a correlação significativa entre incidência de pinta-preta nos frutos e produtividade indica que o aumento da produtividade afeta na incidência e severidade dos frutos, contudo, nota-se que a correlação existente entre essas características é de baixa magnitude. Cruz et al. (2012) relatam que um coeficiente de correlação de baixa magnitude não implica na falta de relação entre duas variáveis, mas na ausência de relação linear entre essas variáveis. Esses resultados, bem como as implicações discutidas, comprovam que as correlações simples são pouco informativas em estudos de inter-relação da resistência a

doenças com produção (Reis et al., 2006; Moraes, 2007; Hikishima et al., 2010; Silva et al., 2017).

A correlação entre incidência de pinta-preta na folha e incidência de mancha-de-phoma na folha foi significativa. A correlação positiva entre as variáveis mostra que a seleção de genótipos mais resistentes à pinta-preta na folha pode influenciar positivamente em uma seleção indireta para genótipos mais resistentes à mancha-de-phoma, ou vice e versa. Isto indica, a priori, que o mecanismo de resistência associado à redução da incidência destas doenças em folhas pode se dar por uma característica fenológica inespecífica, que reduz a infecção de ambos os patógenos em folhas novas ou que condiciona ao escape a ambas as doenças.

Foi observado significância para a correlação entre as características severidade de mancha-de-phoma e incidência de mancha-de-phoma, demonstrando que o aumento de uma característica influencia positivamente no aumento da outra. Acredita-se que isso ocorra devido ao aumento da severidade de doença ocasionar uma maior produção de inóculo, que é disseminada por meio das gotas de chuvas, infectando novas folhas e frutos, permitindo deste modo um maior número de folhas sintomáticas.

#### **3.2.4.6. Análise de trilha**

O diagnóstico de multicolinearidade realizado com base nas correlações genéticas resultaram num número de condições (NC) de 3,21, indicando multicolinearidade fraca (Montgomery, D.C. & Peck, 1981). Conseqüentemente, não houve superestimativa dos coeficientes de correlação de trilha neste trabalho e, portanto, não se descartou variáveis multicolineares. Somente a multicolinearidade severa superestima, tanto os valores dos coeficientes de correlações simples quanto os efeitos diretos das variáveis básicas, estimados por meio da análise de trilha (Santos et al., 2017).

O sucesso da utilização dos coeficientes de trilha está diretamente ligado à composição dos diagramas causais, que deverá ser formada com o conhecimento do melhorista sobre quais variáveis são mais importantes na expressão da variável principal (Santos et al., 2017). Verificou-se que o diagrama utilizado permitiu explicar 83,27% ( $R^2$ ) da variação na produção de frutos (Tabela 8). Os maiores efeitos genotípicos diretos positivos sobre a produtividade do mamão foram expressos pelos caracteres SPPFr (0,1636) e IPPFr (0,1582), cujos valores obtidos

foram igualmente de baixa magnitude e de mesmo sinal aos coeficientes de correlação genotípica total (Tabela 8).

O modelo de análise de trilha não explicou bem o efeito das variáveis de doença sobre a característica principal, produção de frutos. Do ponto de vista do melhoramento isso mostra que a seleção de genótipos com alta produtividade e resistência deve ser baseada em todas as variáveis, visto que estas características foram independentes e pouco correlacionadas. Estudos em safras distintas, sob condições mais favoráveis às doenças, deverão ser reconduzidos para se reavaliar a correlação entre as variáveis de doença, características fenológicas ou morfológicas e fisiológicas. Outra opção que pode ser levada em consideração na seleção é o uso de variáveis compostas ou análise multivariada, tais como análises de correlação canônica, análise de componentes principais, método de agrupamento hierárquico entre outros. Vivas et al. (2015) obtiveram resultados satisfatórios com a análise multivariada para resistência à pinta-preta, mancha-de-phoma e oídio em mamoeiro.

**Tabela 8** – Estimativas dos efeitos diretos e indiretos dos componentes primários severidade e incidência de pinta-preta no fruto, severidade e incidência de pinta-preta na folha e severidade e incidência de mancha-de-phoma na folha sobre a característica principal produção por planta em mamoeiro.

Característica	Efeito direto	Efeitos indiretos						Totais
		SPPFr	IPPFr	SPPFo	IPPFo	SMPFo	IMPFo	
<b>SPPFr</b>	0.1636		0.0030	0.0084	0.0065	0.0060	-0.0027	0.1848
<b>IPPFr</b>	0.1582	0.0031		0.0066	0.0081	-0.0017	0.0023	0.1766
<b>SPPFo</b>	-0.1170	-0.0118	-0.0090		0.0000	-0.0055	0.0009	-0.1424
<b>IPPFo</b>	0.0349	0.0307	0.0368	0.0002		0.0010	-0.0111	0.0924
<b>SMPFo</b>	0.0688	0.0142	-0.0039	0.0094	0.0005		-0.0145	0.0744
<b>IMPFo</b>	-0.0408	0.0107	-0.0088	0.0025	0.0095	0.0244		-0.0024
<b>R<sup>2</sup></b>	0.8327							
<b>Efeito Residual</b>	0.9575							

SPPFr: Severidade de pinta-preta nos frutos; IPPFr: Incidência de pinta-preta nos frutos; SPPFo: Severidade de pinta-preta na folha; IPPFo: Incidência de pinta-preta na folha; SMPFo Severidade de mancha-de-phoma na folha; IMPFo: Incidência de mancha-de-phoma na folha;

### 3.2.5. CONCLUSÃO

A magnitude dos parâmetros indicou variabilidade para todas as características avaliadas, permitindo maiores ganhos genéticos se a seleção for praticada a nível de progênie.

Observou-se que as progênies mais promissoras foram a 24, 29, 46, 51, 80 e 129, possuindo os menores valores de média para incidência e para severidade, considerando as doenças pinta-preta e mancha-de-phoma. Deve-se selecionar os materiais acima citados visando a continuidade do processo de melhoramento.

Através da análise de correlação foi possível identificar estimativas com significância, quando comparadas as duas doenças, o que pode indicar um ganho positivo na seleção conjunta.

Os dados de análise de trilha não explicam os efeitos das variáveis de doença sobre a produtividade, sendo necessário a seleção baseada em todas as variáveis.

### **3.3. MAPEAMENTO GENÉTICO DE QTL PARA RESISTÊNCIA À PINTA-PRETA E MANCHA DE PHOMA EM MAMOEIRO**

#### **3.3.1. INTRODUÇÃO**

A cultura do mamoeiro é muito apreciada no mercado nacional e internacional, pois a fruta é detentora de alto valor nutritivo e medicinal (Azad et al., 2012). O fruto do mamoeiro é uma ótima fonte de vitamina A, B, ácido folato e pantotênico, potássio, magnésio, fósforo, ferro, cálcio, e vitamina C (Ming et al., 2007), além de betacaroteno, que tem propriedades preventivas de câncer, diabetes e doenças cardíacas (Aravind et al., 2013). As propriedades digestivas e emolientes da fruta e da papaína são amplamente exploradas pelas indústrias de fármacos, cosméticos e de alimentos.

Analisando os dados de produção, produtividade e exportação de mamão no Brasil nos últimos anos, observou-se que o país se mantém nas primeiras colocações, o que demonstra a competitividade do país no cenário internacional (Carvalho et al., 2017). As exportações de frutos de mamão no período de janeiro a julho de 2017, foram recordes, segundo os dados da Secretaria de Comércio Exterior (Secex), superando 24 mil toneladas de frutos comercializados principalmente para Europa e Estados Unidos da América (Barbieri, 2017).

A respeito de sua importância na agricultura, tanto para atender a demanda de frutos de mamão do mercado interno quanto do externo, a cultura do mamoeiro tem entraves em sua expansão no Brasil, dentre os quais, destacam-se problemas

fitossanitários, especialmente viroses e doenças fúngicas. Dentre as doenças fúngicas, a pinta-preta [*Asperisporium caricae* (Speg.) Maubl.], mancha-de-phoma [*Stagonosporopsis caricae* (Sydow & P. Sydow) Aveskamp, Gruyter & Verkley] destacam-se (Lucena, 2016). As viroses são controladas pela prática do *roguing*, imposta por força de lei e, para o controle das doenças fúngicas foliares são feitas aplicações frequentes de fungicidas pelos produtores (Santos et al., 2017).

Com o intuito de diminuir as aplicações de fungicidas na cultura do mamoeiro, o melhoramento genético visando resistência a doenças tem avançado nos últimos anos (Vivas et al., 2011, 2013a, c, e, 2014c, 2015; Oliveira, 2015; Poltronieri et al., 2017). Todavia, ainda não existem cultivares ou genótipos imunes às principais doenças. Os genótipos identificados como mais resistentes, “*per se*” ou em cruzamentos, apresentam sintomas variáveis das doenças nas folhas. A fenotipagem é baseada na avaliação visual de sintomas e requer rigorosa padronização e acurácia dos avaliadores, para que as avaliações não contenham erros que possam mascarar os resultados dificultando a obtenção de ganhos genéticos por seleção (Passos, 2016). Embora ainda não tenham sido conduzidos estudos específicos de herança da resistência às doenças foliares provocadas por fungos na cultura do mamoeiro, a resistência está, até então, verificada a campo (Vivas et al., 2010a, 2012c, d, 2013b, c, d, 2014a, 2015, 2017) e com raras exceções, confirmada sob inoculações controladas (Santos, 2013; Gonçalves et al., 2015; Oliveira, 2015). Os dados sugerem que essa resistência pode apresentar efeitos aditivos, além daqueles de dominância e epistasia (Vivas et al., 2012a, b, 2014c; Poltronieri et al., 2017).

Uma ferramenta complementar que pode contribuir para seleção da resistência das plantas a doenças são os marcadores moleculares baseados em PCR, tais como marcadores microssatélites, dentre outros (Caixeta, 2006). Os marcadores moleculares são numerosos e podem estar distribuídos pelo genoma, possuem herança mendeliana e geralmente expressam caráter codominante, sendo muitas vezes multialélicos (Yang et al., 2013). Na cultura do mamoeiro, estudos prévios utilizam marcadores RAPD, ISSR, e microssatélites SSR-ESTs (Silva, 2006; Ramos, 2007, 2010; Ramos et al., 2014; Mendes, 2017).

Os melhoristas têm se beneficiado, cada vez mais, com marcadores moleculares, principalmente para o desenvolvimento de mapas de ligação saturados (Chutimanitsakun et al., 2011). A possibilidade de identificação, mapeamento e medição dos efeitos gênicos controladores de caracteres

quantitativos, por meio de marcadores moleculares, é de extrema importância para o melhoramento de plantas.

Os mapas de ligação apresentam-se como recurso fundamental para estudos de características genéticas complexas, como é o caso da resistência, em espécies vegetais (Chutimanitsakun et al., 2011). De acordo com estudos de Ferreira e Grattapaglia em 1998, a construção do mapa genético ajuda na obtenção de informações importantes para o melhoramento de determinada espécie. Tais informações variam desde a associação de marcadores com caracteres quantitativos e localização destes, nos grupos de ligação, até a identificação de regiões genômicas associadas a característica de maior interesse.

Marcadores associados a QTL de grande efeito, que explicam boa parte da variação fenotípica observada, podem ser utilizados na seleção assistida por marcadores (SAM), possibilitando uma seleção de genótipos de forma rápida e eficiente (Moretzsohn et al., 2009). Para resistência a doenças, podem-se citar os trabalhos de Antonio et al. (2012), que utilizaram seleção assistida para resistência a mofo branco em feijoeiro e Fulladolsa et al. (2015), que utilizaram a SAM para resistência ao *potato virus Y* (PVY) em batata.

O mapeamento de QTL é uma ótima abordagem para o estudo de características complexas, através da obtenção de dados fenotípicos em uma progênie e a identificação de regiões do genoma onde o genótipo do marcador pode ser associado ao fenótipo dos indivíduos (Broman e Sen, 2009). Poucos trabalhos foram desenvolvidos com QTL na cultura do mamão e todos, até o momento, buscam caracteres morfoagronômicos de interesse do melhoramento (Blas et al., 2012; Mendes, 2017), sendo inexistentes estudos similares direcionados à resistência à doenças.

Objetivou-se, neste trabalho, identificar e determinar a localização genética e a ação gênica de QTL associadas à resistência à pinta-preta (*A. caricae*), e à mancha-de-phoma (*S. caricae*), consideradas as principais doenças fúngicas da cultura do mamoeiro, com base em mapa genético, desenvolvido com marcadores SNP's, visando subsidiar o melhoramento e a seleção assistida para resistência, bem como demais atributos de interesse agrônomo.

### 3.3.2. REVISÃO

#### 3.3.2.1. Utilização de marcadores moleculares no melhoramento

Nos programas de melhoramento genético de plantas tradicionalmente se realiza seleção dos genótipos superiores, que são os que apresentam as características desejáveis, com base em avaliações quantitativas e qualitativas dos indivíduos. Com o desenvolvimento dos marcadores moleculares de DNA, atualmente, é possível detectar variações genéticas, independentemente da expressão fenotípica, excluindo-se, dessa forma, parte do erro experimental e a influência do ambiente, o que favorece a obtenção de maiores ganhos genéticos por seleção (Silva, 2014).

Diversos tipos de marcadores moleculares estão disponíveis para estudos genéticos, sendo os mais utilizados: Isoenzimas; RFLP (*Restriction Fragment Length Polymorphism* - Polimorfismo de comprimentos de fragmentos de restrição); AFLP (*Amplified Fragment Length Polymorphism* – Polimorfismo de comprimento de fragmentos amplificados); os Microssatélites (SSR – *Simple Sequence Repeats* – Repetição de Sequências Simples ) e os SNPs (*Single Nucleotide Polymorphism* - Polimorfismo de uma única base) (Ramalho et al., 2012b).

A tecnologia dos marcadores SNP's tem se destacado na genética molecular devido à sua abundância natural ao longo dos genomas, por ser a forma mais frequente de polimorfismo de um organismo e pela capacidade de gerar grande número de informações genéticas por ensaio (Chagné et al., 2007). Os marcadores SNP permitem a construção de mapas genéticos de alta saturação e resolução para a identificação e caracterização de locos de interesse, além de análises de divergência genética e o estabelecimento de relações filogenéticas (Guimarães, 2009). Os SNP's representam uma abordagem mais interessante para estudos de genotipagem, pois são geneticamente estáveis e passíveis de automatização (Vignal et al., 2002). Contudo, a aplicação de maior impacto para os programas de melhoramento é o mapeamento genético. Vale destacar que apesar do grande potencial desses marcadores, para estudos genéticos do mamoeiro, são escassos estudos utilizando esta tecnologia.

A metodologia denominada “*Restriction-site Associated DNA Sequencing*” (RAD-*Sequencing*), vem sendo empregada na UENF, na cultura do mamoeiro, permitindo a redução da complexidade genômica para análise molecular (Pereira et al., 2015). A técnica consiste na obtenção e sequenciamento de pequenos fragmentos adjacentes a um grupo de sítios de reconhecimento de uma enzima de restrição específica (Barchi et al., 2011). Os resultados obtidos por essa metodologia consideram a possível descoberta de milhares de polimorfismos de única base (SNP’s), os quais podem ser utilizados para a construção de mapas genéticos, estudos de associação entre outros (Pereira et al., 2015).

A metodologia RAD-*Sequencing* apresenta enormes potencialidades de uso, na seleção de materiais resistentes a doenças, principalmente as controladas por mecanismos de resistência complexa no hospedeiro (Etter et al., 2012). Diversos trabalhos têm sido realizados utilizando a metodologia RAD-*Sequencing* para a identificação de SNP’s. Valdisser et al. (2016) obtiveram resultados trabalhando com feijão comum (*Phaseolus vulgaris*), Wang et al. (2015), identificaram SNP’s e, com base no novo mapa formado, identificaram novas regiões com QTL em algodão, para rendimento e qualidade de fibra.

Na resistência a doenças de natureza poligênica, os genes são coletivamente acompanhados pela natureza biométrica, por isso é importante o uso de marcadores moleculares para a detecção de QTL (“*quantitative trait loci*” – locos controladores de características quantitativas). Estes QTL ou QRL’s (“*quantitative resistance loci*” – locos controladores de resistência quantitativa), genes associados a características de herança quantitativa, capazes de contribuir para o controle genético da resistência, com diferentes efeitos. O controle pode ser feito para uma ou mais doenças; porém o uso de marcadores possibilita o isolamento do efeito de cada QTL, assim como o estudo de sua segregação (Fronza, 2003).

Os marcadores moleculares localizados nas proximidades da região genômica de interesse são candidatos para o desenvolvimento de ferramentas de seleção assistida por marcadores (SAM). A seleção assistida por marcadores moleculares pode ser utilizada nas etapas iniciais dos programas de melhoramento, reduzindo significativamente o tempo necessário para um ciclo de seleção (Xu e Crouch, 2008), além de facilitar a piramidação de genes, que concentram diferentes características de interesse em um único genótipo (Silva, 2014).

### 3.3.2.2. Mapeamento genético

Os mapas de ligação vêm sendo utilizados como uma ferramenta de pesquisa poderosa pelos melhoristas e geneticistas de plantas. Constitui a base para o mapeamento de locos de características quantitativas (QTL), permitindo, deste modo, a posterior implementação da seleção assistida por marcadores moleculares em muitas espécies botânicas (Pereira et al., 2015).

Os primeiros mapas genéticos em plantas foram fundamentados em marcadores do tipo morfológico e citológico, principalmente nas culturas do milho, tomate e ervilha. Originavam-se de informações cromossômicas acumuladas por muitas pesquisas, tais como aneuploidias, translocações, deleções e inversões, sendo que, com base nas alterações fenotípicas, de espécies com cariótipo bem conhecido, era possível associar genes de interesse a determinados cromossomos. Apesar da importância dos estoques cromossômicos em estudos genéticos, estas pesquisas são limitadas, devido à baixa resolução genômica e, portanto, não permitem identificar genes ou regiões específicas e menores, associadas a características de herança quantitativa. Ademais, estes estudos restringem-se apenas às espécies mais estudadas, de amplo conhecimento citológico e genômico, como milho, trigo, tomate, ervilha e aveia (Carneiro e Vieira, 2002).

A produção de mapas genéticos com alto nível de cobertura do genoma possui inúmeras finalidades para o melhoramento ( Tanksley, 1993), entre as quais podemos citar: o mapeamento comparativo entre diferentes espécies, com o intuito de avaliar a semelhança entre os genes, a ordem dos genes e a função específica de cada gene na expressão do fenótipo; predizer os descendentes de cruzamentos controlados; decompor caracteres complexos e seus componentes mendelianos; identificar marcas relacionadas com regiões-chave do genoma para a expressão de características quantitativas (QTL) (Semagn et al., 2006).

Segundo Lorieux et al. (2000), um mapa de ligação eficiente deve seguir critérios como simplicidade, robustez, transferência e uma relação de custo-eficácia. Contudo, uma premissa deve ser levada em consideração, que é a seleção de genótipos contrastantes, tanto para a expressão genotípica quanto fenotípica para os caracteres de interesse, ou seja, o número de marcas no mapa é proporcional ao número de caracteres contrastantes nos genitores (Carneiro e Vieira, 2002).

Um bom mapa de ligação deve ser “saturado” com um número elevado de marcadores. Os marcadores agrupados dentro de um mesmo “grupo de ligação”,

ou seja, que co-segregam (permanecem ligados) acima de um determinado limite definido estatisticamente, do ponto de vista biológico, tendem a estar próximos ou incluir genes de um mesmo cromossomo (Collard et al., 2005).

O mapeamento genético toma como base a hipótese de co-segregação de dois marcadores, sinalizando a proximidade entre eles, e indicando que a probabilidade de ocorrência de permuta genética entre esses marcadores é menor, quanto menor for a distância física entre eles, o que possibilita o ordenamento linear da informação genética ao longo dos cromossomos (Brogin, 2005).

A probabilidade de ocorrência de permuta genética, também conhecida como frequência de recombinação, reflete a distância genética entre dois locos e/ou marcadores ligados. A utilização da frequência de recombinantes como medida de distância entre dois genes, foi proposta por A. H Sturtevant, em 1913 (Carneiro e Vieira, 2002). Existem funções de mapeamento que estabelecem a relação entre distância de mapa e frequência de recombinação entre os pares de marcas (Bhering e Cruz, 2008). Essas funções convertem as frações de recombinação em unidades de mapa denominado centiMorgans (cM). Considera-se uma unidade de mapa igual a 1% de recombinação ou 1 cM. Estas funções, corrigem distorções entre conversão e unidades. Haldane é a função mais simples, que admite ocorrência de permutas genéticas independentes e totalmente ao acaso. A função de Kosambi admite a existência de interferência parcial nos cálculos da distância em centiMorgans, sendo que essa interferência significa que uma permuta é capaz de afetar a ocorrência de outras regiões adjacentes, ou seja, considera a ocorrência de permutas duplas (Schuster e Cruz, 2004).

O LOD-Score é a medida da fração de recombinação estimada entre dois marcadores e seu valor define a significância de ligação. O LOD-Score é calculado pela razão de máxima verossimilhança convertida para o logaritmo de base 10. Em geral, as ligações dos locos têm maior credibilidade quando os valores de LOD-Score são iguais ou maiores que 3 (Moulin, 2013).

São necessários pacotes computacionais otimizados para realização das análises de ligação e o ordenamento das marcas nos grupos de ligação. Os principais programas utilizados para a elaboração de mapas genéticos são: Mapmaker/EXP (Lander et al., 1987), Gmendel (Liu e Knapp, 1990), Map Manager QTX (Manly et al., 2001) e JoinMap (Van Ooijen e Voorrips, 2001). Para a construção de mapas de ligação, os princípios básicos são praticamente os mesmos nestes programas estatísticos.

Os mapas constituem a base para o mapeamento de locos de características quantitativas (QTL). Quando consideradas as características de resistência de natureza poligênica é possível a identificação de QTL ou QRL's (*'quantitative resistance loci'* – locos controladores de resistência quantitativa de resistência), regiões cromossômicas que contêm genes de herança quantitativa, capazes de contribuir para o controle genético da resistência, com diferentes efeitos. Mapear um QTL significa indicar sua posição no genoma, o número de locos que controlam a característica e estimar seus efeitos genéticos, tais como efeito aditivo, efeito de dominância e epistático. A decomposição da interação genótipo x ambiente em nível de QTL permite estudos de mapeamento comparativo (Ferreira e Grattapaglia, 1998; Toledo et al., 2008). O controle pode ser feito para uma ou mais doenças; porém o uso de marcadores possibilita o isolamento do efeito de cada QRL, assim como, o estudo de sua segregação (Fronza, 2003).

Para a cultura do mamoeiro foram construídos mapas de ligação genética de alta densidade (Ma et al., 2004; Chen et al., 2007; Pereira et al., 2015), fornecendo ferramentas essenciais para a análise genômica comparativa, seleção assistida por marcadores e dissecação genômica de traços complexos. O primeiro mapa genético de alta densidade de mamoeiro foi construído com 1.501 marcadores, incluindo 1.498 marcadores polimorfismo de comprimento de fragmentos amplificados (AFLP), 2 marcadores morfológicos e um marcador transgênico (Ma et al., 2004). Embora de alta densidade, o mapa não foi adequado para alinhar a sequência do genoma de mamoeiro a grupos de ligação e a integração de mapas genéticos e físicos, devido à natureza desconhecida dos marcadores AFLP. Para superar essa limitação, foram utilizados marcadores de repetição de sequência simples (SSRs) ou microssatélites, baseados em sequências altamente informativas para construir o segundo mapa genético, com 707 marcadores, incluindo 706 marcadores SSR, baseados em sequência e um marcador morfológico (Chen et al., 2007).

Estudos com marcadores polimorfismo de uma única base (SNPs) vêm crescendo cada vez mais, devido à sua abundância natural ao longo do genoma, por ser a forma mais frequente de polimorfismo de um organismo e pela capacidade de gerar grande número de informações genéticas por ensaio (Chagné et al., 2007). Os SNP's representam uma abordagem mais interessante para estudos de genotipagem, pois são geneticamente estáveis e passíveis de automatização

(Vignal et al., 2002). Devido a isso, a equipe de genética e melhoramento da UENF desenvolveu um mapa genético com alto grau de saturação, utilizando-se para tal marcadores SNPs desenvolvidos a partir de bibliotecas RADseq (*Restriction-site Associated DNA Sequencing*) para posterior identificação de QTLs associados às principais características avaliadas em programas de melhoramento do mamoeiro (Pereira et al., 2015).

O mapa obtido apresenta 1.235 marcadores SNPs de alta qualidade, agrupados em 10 grupos de ligação, estando o cromossomo 1 dividido em dois subgrupos. Apesar de o mapa genético estar saturado, novos marcadores podem ser adicionados a ele para torná-lo ainda mais preciso e, possivelmente, poder unir os dois subgrupos do cromossomo 1 (Pereira et al., 2015).

### 3.3.2.3. QTL

Muitas características de importância econômica em plantas possuem herança quantitativa, dentre as quais, aquelas associadas à produtividade, resistência, etc. Essas características possuem expressão fenotípica de variação contínua, atribuída à segregação simultânea de diversos genes distribuídos pelo genoma. As regiões cromossômicas referentes à sua localização são definidas como QTL, sigla derivada do inglês "*quantitative traits loci*" (Toledo et al., 2008).

O mapeamento de QTL tem como objetivo aumentar o conhecimento da herança genética dos caracteres, além de identificar os marcadores moleculares que podem, futuramente, serem utilizados na seleção assistida para características de relevância como, por exemplo, produção e resistência a doenças (Bernardo, 2008). Mapear um QTL significa indicar sua posição no genoma, o número de locos que controlam a característica e estimar seus efeitos genéticos, tais como efeito aditivo, efeito de dominância e epistático. A decomposição da interação genótipo x ambiente em nível de QTL permite estudos de mapeamento comparativo (Ferreira e Grattapaglia, 1998; Toledo et al., 2008).

A capacidade de detecção de um QTL é dada pela função da magnitude do seu efeito sobre determinada característica, do tamanho da população avaliada, da frequência de recombinação entre o marcador e o QTL e da herdabilidade da característica avaliada (Paterson et al., 1991; Tanksley, 1993). Uma vez detectados os marcadores ligados a uma determinada característica, é possível realizar a seleção de indivíduos com base apenas no fenótipo marcador, sem a necessidade

de avaliação fenotípica da característica *per se*. A abordagem citada é conhecida como seleção assistida por marcadores (SAM) (Ferreira e Grattapaglia, 1998).

A partir do final da década de 1980, diversas metodologias foram propostas para a identificação de QTL. Dentre estas, destacam-se o mapeamento por marcas- simples, mapeamento por intervalo, mapeamento por intervalo composto e Múltiplos QTL.

O mapeamento por marcas compara as médias das classes genotípicas dos marcadores, por meio de regressão linear, teste t, análise de variância e razão de verossimilhança. O método de mapeamento com base em intervalo (“*interval mapping*”), proposto por Lander e Botstein (1989), usado para aumentar o poder de detecção das associações, permite a estimativa dos efeitos e determinação da posição dos QTL. O método possui como base as informações de segregação de pares de marcadores adjacentes como unidade de análise. O método de máxima verossimilhança estima a frequência dos recombinantes e a magnitude do efeito do QTL no intervalo entre dois marcadores ligados (Lynch e Walsh, 1998). Porém este último método desconsidera os QTL fora do intervalo, o que pode diminuir a precisão das estimativas e o poder dos testes.

O mapeamento por intervalo composto emprega a combinação do mapeamento de intervalo simples e a regressão linear múltipla, proporcionando maior resolução no mapeamento e permitindo a avaliação dos efeitos da interação QTL x ambientes (Schuster e Cruz, 2004). Proposto por Jansen (1993) e Zeng (1993), a metodologia evita que a existência de múltiplos QTL interfira no mapeamento de QTL de um determinado intervalo em consideração. As informações de marcadores adjacentes e marcadores em outros grupos de ligação são incluídas na forma de covariáveis. Entretanto este modelo não considera o efeito epistático (Zeng, 1994). Segundo Doerge (2002), é necessário cuidado à adição de cofatores no modelo para preservar a quantidade suficiente de informação que possibilita estimar o efeito do QTL. Entretanto, a presença de mais de um QTL dentro do intervalo pode impedir a eliminação da interferência entre esses QTL (Braga, 2011).

A abordagem estatística para localização por múltiplos QTL (*Multiple QTL Mapping* (MQM)) é mais poderosa que a abordagem de QTL-único, pois pode diferenciar entre QTL ligados ou em interação. Quando os alelos de QTL interagem, observa-se grande potencial de alterações no caráter quantitativo, podendo ocorrer a perda da expressão do caráter na presença de certas combinações de múltiplos

QTL (Doerge, 2002). O mapeamento por múltiplos intervalos foi proposto por Kao et al. (1999), seu maior desafio é considerar simultaneamente cada posição no genoma, pois cada QTL pode agir de forma independente, pode estar ligado a outro QTL ou interagir epistaticamente com outros QTL. Os QTL, quando em interação, são de grande interesse, pois indicam regiões do genoma não detectadas por outras metodologias (Doerge, 2002).

Os métodos de mapeamento por intervalo, intervalo composto e múltiplo intervalo são baseados em populações de ascendência endogâmica. Populações obtidas de genitores com ascendência endogâmica são mais simples de serem analisadas, pois cada loco apresenta no máximo dois alelos em segregação e a fase de ligação entre os locos é conhecida (Braga, 2011).

Para que a magnitude dos efeitos do QTL seja estimada corretamente, é necessário que os mapas genéticos possuam uma boa saturação, ou seja, contenham marcadores em elevado número e bem distribuídos em todo o genoma. Quanto maior a distância entre dois marcadores, menor será a precisão da estimativa do QTL entre estes (Wu et al., 2007). Segundo Ferreira e Grattapaglia (1998), deve ser considerada a repetibilidade da informação da ligação entre os marcadores e os respectivos QTL nas diferentes populações, assim como a interação QTL x ambiente e a seleção simultânea de caracteres diferentes.

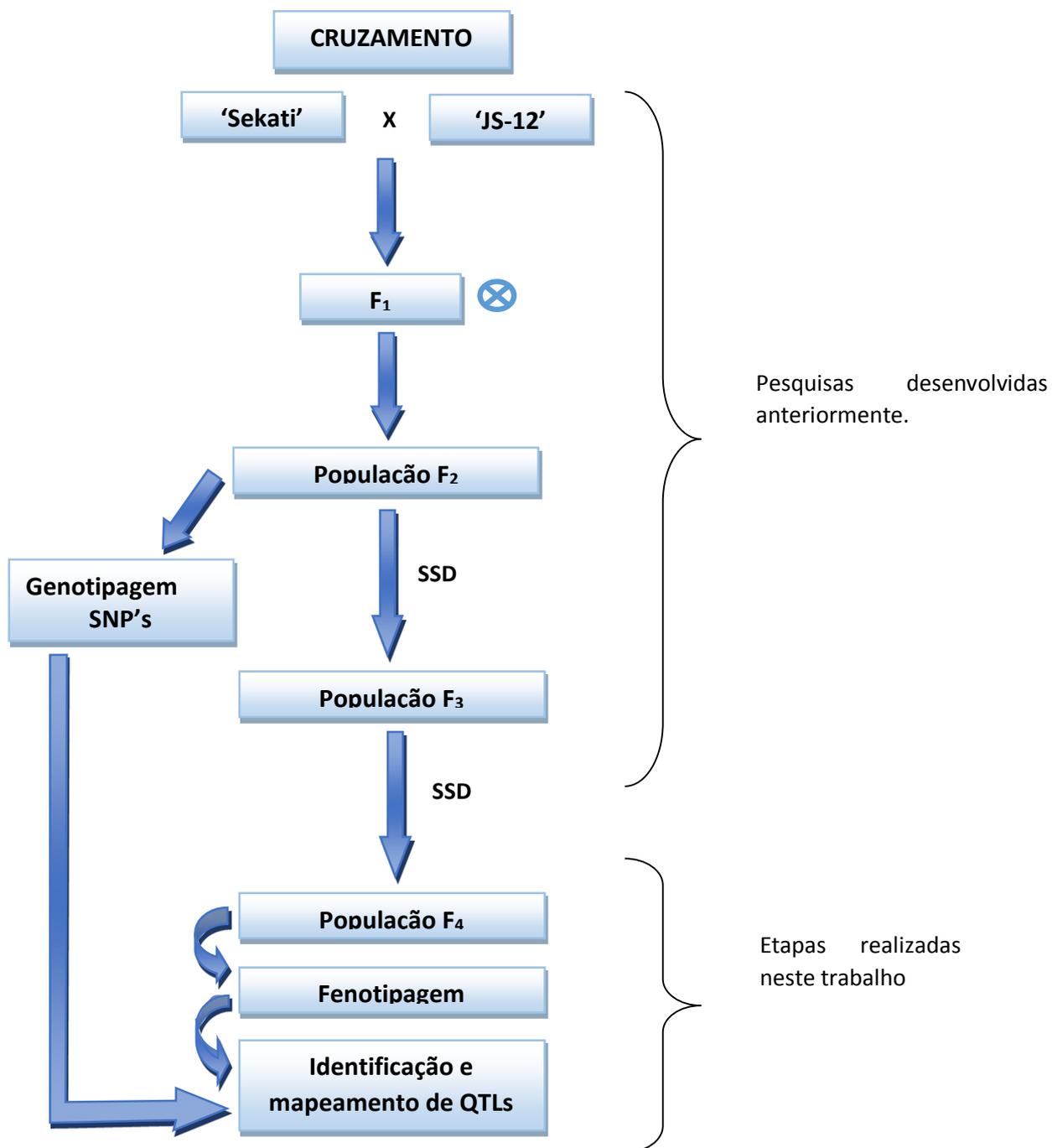
Apesar da importância econômica, poucos estudos foram realizados associando mapas genéticos a marcadores na cultura do mamoeiro, sendo esses estudos, visando apenas características agrônomicas e comerciais dos frutos, tais como forma, tamanho, peso, firmeza da polpa e do fruto. Blas et al. (2012) identificaram quatorze QTLs capazes de explicar de 5 a 23% da variância fenotípica observada, nos grupos de ligação 2, 3, 7 e 9, para tamanho e forma do fruto. Mendes, (2017) conseguiu identificar três QTLs, sendo: um QTL associado à firmeza da polpa, um QTL associado à firmeza do fruto e um QTL associado às duas características. A variação fenotípica explicada pelos QTLs variou de 1,49 a 9,66%. Até o momento, não foram observados estudos de QTL associados à resistência genética a doenças foliares na cultura do mamoeiro, sendo este, o pioneiro.

### 3.3.3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.3.3.1. Obtenção de linhagens

O material vegetal utilizado neste estudo foi obtido originalmente do cruzamento dos genitores Sekati e JS-12, provenientes do grupo Formosa, procedentes do banco de germoplasma UENF/Caliman, localizado na Empresa Caliman Agrícola S/A, na cidade de Linhares – ES. O genitor Sekati (linhagem) apresenta frutos com boa firmeza e baixo teor de sólidos solúveis (°Brix) (Yamanishi et al., 2006). Quando avaliado quanto à resistência a doenças, apresentou níveis de resistência à pinta-preta (Dianese et al., 2007; Vivas et al., 2012a; Poltronieri et al., 2017), oídio (Vivas et al., 2012b) e mancha-de-phoma (Vivas et al., 2013d). O genitor JS-12, segundo estudo realizado por Cardoso et al. (2015), demonstra firmeza moderada de frutos e alto teor de sólidos solúveis (°Brix). Apresenta, também, níveis de resistência à pinta-preta nas folhas (Vivas et al., 2012a), oídio (Vivas et al., 2012b) e mancha-de-phoma (Vivas et al., 2013d, 2014c).

A indicação deste cruzamento, além das características individuais *per se*, foi também proveniente de avaliações de cruzamentos em dialelo parcial (Cardoso, 2012; Vivas, 2012), as quais indicaram destacada capacidade de combinação do mesmo quanto a características morfo-agronômicas (Cardoso et al., 2014, 2015, 2017) e quanto à resistência a doenças (Vivas et al., 2012a, b, 2013a, d, 2014a, b). O cruzamento Sekati x JS-12 deu origem a um indivíduo  $F_1$ , o qual foi autofecundado, originando-se assim a população  $F_2$ . A geração  $F_2$ , constituída de 186 indivíduos, foi utilizada como a população de mapeamento, para subsequente estimativa de QTL (locos de característica quantitativa). A população  $F_2$  foi avançada via método SSD (*Single Seed Descent* – descendente de uma única semente), por duas gerações, obtendo-se a população  $F_4$ , a qual foi utilizada para fenotipagem quanto à resistência a doenças, visando a identificação de QTL (locos de herança quantitativa) (Figura 1).



**Figura 1-** Fluxograma das etapas de melhoramento genético e de cruzamentos para o mapeamento genético do mamoeiro e identificação de QTL

### **3.3.3.2. Condução do experimento**

O ensaio foi realizado na Empresa Caliman Agrícola S.A localizada no município de Linhares, situado geograficamente entre os paralelos 19° 06' – 19° 18' de latitude sul e entre os meridianos 39° 45' – 40° 19' de longitude oeste. O clima da região é do tipo Awi de Koppen (tropical úmido), com chuvas no verão e inverno seco. O experimento foi composto por uma população de 98 linhagens F<sub>4</sub>. O delineamento experimental utilizado foi blocos casualizados com seis repetições, sendo uma planta por parcela, totalizando 588 plantas, distribuídas em um espaçamento de 3.6 m entre fileiras e 1.5 m entre plantas na fileira. O semeio dos 98 tratamentos foi realizado em março de 2015 e transplantados para o campo em abril de 2015. O plantio foi realizado com três mudas por cova e, após a sexagem (três meses após o plantio), foi mantida apenas uma planta hermafrodita. Cada planta foi identificada com uma etiqueta fixada ao solo, contendo informações como repetição e tratamento.

Os tratos culturais foram conforme práticas adotadas em plantios comerciais da empresa Caliman Agrícola S.A, com irrigação por gotejamento, na base da planta. Efetuou-se o controle fitossanitário mediante controle químico de plantas daninhas, pragas e patógenos, com aplicações dos seguintes grupos químicos: herbicidas (glicina substituída, bupiridílio, acetanilida); acaricidas e inseticidas (ésteres de ácidos graxos, avermectinas e piretroides); e fungicidas (estrobilurinas, benzimidazóis, triazóis e ditiocarbamatos).

### **3.3.3.3. Obtenção dos dados fenotípicos**

A avaliação das doenças foi realizada em todas as plantas nos seis blocos. Realizaram-se quatro avaliações de campo, nos meses de novembro de 2015, março, junho e setembro de 2016, com o intuito de observar a ação do patógeno nas diferentes condições ambientais e, deste modo, obter médias de severidade e incidência à pinta-preta e mancha-de-phoma mais precisas e confiáveis.

#### **3.3.3.3.1. Avaliação dos sintomas**

- Severidade pinta-preta na folha (SPPFo), foi estimada com auxílio de escala diagramática adotada por Vivas et al. (2011) com os valores de área

lesionada de 0,2; 1,6; 3,5; 5,4; 7,6 e 12,8%; na folha cujo pecíolo detinha a primeira inflorescência recém-aberta;

- Severidade de mancha-de-phoma na folha (SMPFo), foi estimada com auxílio de escala diagramática descrita por Terra et al. (2008) com os valores de área lesionada de 1; 2; 4; 8; 16 e 32%; observada na folha posterior à folha cujo pecíolo detinha a primeira inflorescência recém-aberta;

- Severidade de pinta-preta no fruto (SPPFr), foi estimada com os frutos no estágio 0 de maturação, com o auxílio de escala diagramática descrita por Vivas et al. (2010b), com percentagens de área superficial lesionada de 0,1; 0,3; 0,6; 1,2; 2,5; 5,0; 10,0 e 20,0%;

- Número de folhas total (NFoT): determinado pela contagem total de folhas presentes em cada planta;

- Número de folhas com pinta-preta (NFoPP): determinado pela contagem de folhas com pinta-preta presentes em cada planta;

- Número de folhas com mancha-de-phoma (NFoMP): determinado pela contagem de folhas com mancha-de-phoma presentes em cada planta;

- Número de frutos total (NFrT): determinado pela soma da contagem de frutos comerciais, carpeloides e pentândricos presentes em cada planta;

- Número de frutos com pinta-preta (NFrPP): determinado pela soma da contagem de frutos comerciais, carpeloides e pentândricos com pinta-preta presentes em cada planta;

- Incidência de pinta-preta na folha (IPPFo): calculada pela relação do número de folhas com sintomas de pinta-preta e do número de folhas totais da planta.

Fórmula:

$$IPPFo = \left( \frac{n^{\circ} \text{ de folhas com pinta - preta}}{n^{\circ} \text{ folhas totais}} \right) \times 100$$

- Incidência de pinta-preta no fruto (IPPFr): calculada pela relação do número de frutos com sintomas de pinta-preta e do número de frutos totais da planta.

Fórmula:

$$IPPFr = \left( \frac{n^{\circ} \text{ de frutos com pinta - preta}}{n^{\circ} \text{ frutos totais}} \right) \times 100$$

- Incidência de mancha-de-phoma na folha (IMPFo): calculada pela relação do número de folhas com sintomas de mancha e do número de folhas totais da planta.

Fórmula:

$$IMPFo = \left( \frac{n^{\circ} \text{ de folhas com mancha de phoma}}{n^{\circ} \text{ folhas totais}} \right) \times 100$$

### 3.3.3.3.2. Mapeamento de QTL

O conjunto de dados fenotípicos estabelecidos para as seis características quantitativas (SPP Fo, IPP Fo, SPP Fr, IPP Fr, SMP Fo, IMP Fo), juntamente com os marcadores SNP's que compõem o mapa genético do mamoeiro, foi utilizado para análise da associação característica-marcador visando à identificação de QTL de resistência (QRL).

O mapa genético de mamoeiro utilizado no estudo apresenta 1.235 marcadores SNP's, agrupados em 10 grupos de ligação (GL), sendo o cromossomo 1 dividido em dois subgrupos (GL9 e GL10). Com cobertura total de 3.442,3 cM e densidade de 1 marcador SNP a cada 2,8 cM (Pereira et al., 2015).

As análises de QTL foram realizadas com o auxílio do pacote R/qtl do programa R ([www.r-project.org](http://www.r-project.org)). O LOD *threshold* para cada característica foi identificado, considerando o teste de permutação, com erro de 0,05 sobre 1000 permutações por dado. Os QTL foram identificados pelo método de intervalos simples (*Interval Mapping*), a cada 2,5 cM, a fim de encontrar regiões com potenciais QTL. Na região dos potenciais QTL, os marcadores com os maiores valores de LOD foram tomados como cofatores, e os dados foram reanalisados com o uso da função de mapeamento MQM (*Multiple QTL Model*). Por intermédio da estatística W (Shapiro-Wilk), foram avaliados os dados fenotípicos da população F<sub>4</sub>, quanto ao seu ajuste à distribuição normal (Shapiro e Wilk, 1965). Quando não foi observada distribuição normal, utilizou-se a função de mapeamento *Two parts + MQM*, que associa dados não paramétricos ao modelo de múltiplos QTL (MQM). Adotou-se como critério de evidência de possível QTL os picos de LOD Score com valores superiores a 2,0. Em seguida, estimou-se a porcentagem da variância explicada pelos QTL por meio da função "makeqtl" do pacote R/Qtl.

Os efeitos gênicos (a = efeito aditivo e d = efeito de dominância) e a porcentagem de variação individual fenotípica atribuível a um QTL foram

estimados, segundo Broman e Sen (2009), com base na posição de QTL de máxima verossimilhança. Os efeitos gênicos foram obtidos por meio das seguintes funções:

Fórmula do efeito aditivo:

$$a = \frac{(\mu_{BB} - \mu_{AA})}{2}$$

Fórmula do efeito de dominância:

$$d = \mu_{AB} - \frac{(\mu_{AA} + \mu_{BB})}{2}$$

O grau médio de dominância para um QTL foi calculado como a razão de  $d/a$ . A ação gênica foi determinada de acordo com as diretrizes apresentadas por Stuber et al. (1987), que consideram a ação gênica aditiva (A) = 0 a 0,20; dominância parcial (DP) = 0,21 a 0,80; dominância (D) = 0,81 a 1,20; e sobredominância (SD) = >1,20. O sinal do componente aditivo do efeito do alelo B (de JS-12) definiu o pai contribuinte para cada QTL: se positivo, o alelo que aumenta a média da característica veio do genótipo JS-12; se negativo, o alelo veio do genótipo Sekati.

Para a classificação dos efeitos dos QTLs considerou-se a amplitude do  $R^2$ . Classificaram-se os QTLs em: pequeno efeito,  $R^2$  inferior a 5%; efeito médio com  $R^2$  entre 5% e 15%; grande efeito com  $R^2$  acima de 15%.

### 3.3.4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

#### 3.3.4.1. Dados fenotípicos e identificação de QTL

A análise de QTL, para os dados fenotípicos de resistência para pinta-preta e mancha-de-phoma, doenças de importância na cultura do mamoeiro, foram baseadas em avaliação de população  $F_4$ , com 86 plantas hermafroditas, em um experimento com seis repetições, durante os anos de 2015 e 2016, associadas a 1.235 marcadores SNP's que compuseram o mapa. Quanto aos dados fenotípicos foi observada variabilidade genética entre as linhagens estudadas. Os valores

médios da população  $F_4$ , dos parentais e da  $F_1$  demonstram que os parentais diferiram entre si para várias características estudadas, especialmente quanto aos valores de severidade das doenças, mesmo não tendo sido a resistência a doenças o critério inicial exclusivo que definiu o cruzamento (Tabela 1 e Figura 2). Os valores de incidência das doenças em folhas, em geral, foram semelhantes entre genitores.

Para a severidade de pinta-preta no fruto, tanto o genitor Sekati quanto o genitor JS-12, apresentou a média de 0,02. O valor médio para a população  $F_4$  foi de 0,46, apresentando valores mínimo e máximo de 0,04 e 3,38, respectivamente. Observou-se que o cruzamento desses genótipos combinou alelos favoráveis de ambos os parentais, permitindo deste modo uma herança transgressiva, ou seja, uma progênie capaz de superar ambos os pais, pois recebeu alelos favoráveis para o incremento de média em ambos os parentais.

Para incidência de pinta-preta no fruto, observou-se que os genitores Sekati e JS-12 apresentaram médias de 28,12 e 28,68, respectivamente. A média da população  $F_4$  foi de 21,87, com valor mínimo de 3,17 e máximo de 35,46. Ao considerarmos o valor médio da população  $F_4$  observou-se uma heterobeltiose negativa, influenciando para um decréscimo da média, sendo esta média, inferior à média do menor pai.

Para a característica de severidade de pinta-preta na folha, as médias foram de 1,07 e 0,19, para Sekati e JS-12, respectivamente. A população  $F_4$  apresentou uma média 0,19, com variação de 0,02 a 1,29. Os resultados indicaram heterose positiva para severidade da pinta-preta na folha, cuja média de  $F_1$  foi superior à média dos pais. Contudo o valor da média diminuiu com o aumento de autofecundações, o que é considerado favorável para a resistência à pinta-preta.

Os dados médios de incidência de pinta-preta na folha foram 57,48 para o genitor Sekati e 63,40 para o genitor JS-12. A população  $F_4$  apresentou média de 45,29, com valores mínimos de 31,73 e máximos de 53,26 (Tabela 1). Ou seja, o cruzamento entre os parentais resultou numa heterobeltiose negativa, onde a média do  $F_1$  foi menor que a média do menor pai, no presente estudo. Todos os valores obtidos na população  $F_4$  apresentaram-se inferiores à média do menor parental.

A característica severidade de mancha-de-phoma na folha apresentou médias de 1,22 para o genitor Sekati e de 0,50 para o genitor JS-12. O valor médio da população  $F_4$  foi de 1,48 com valores mínimo e máximo de 0,13 e 10,90, respectivamente. O  $F_1$  apresentou heterose positiva, onde o cruzamento dos

genótipos auxiliou no incremento da média de forma geral. Com as sucessivas autofecundações, a média tendeu a aumentar, o que para resistência genética não é desejável.

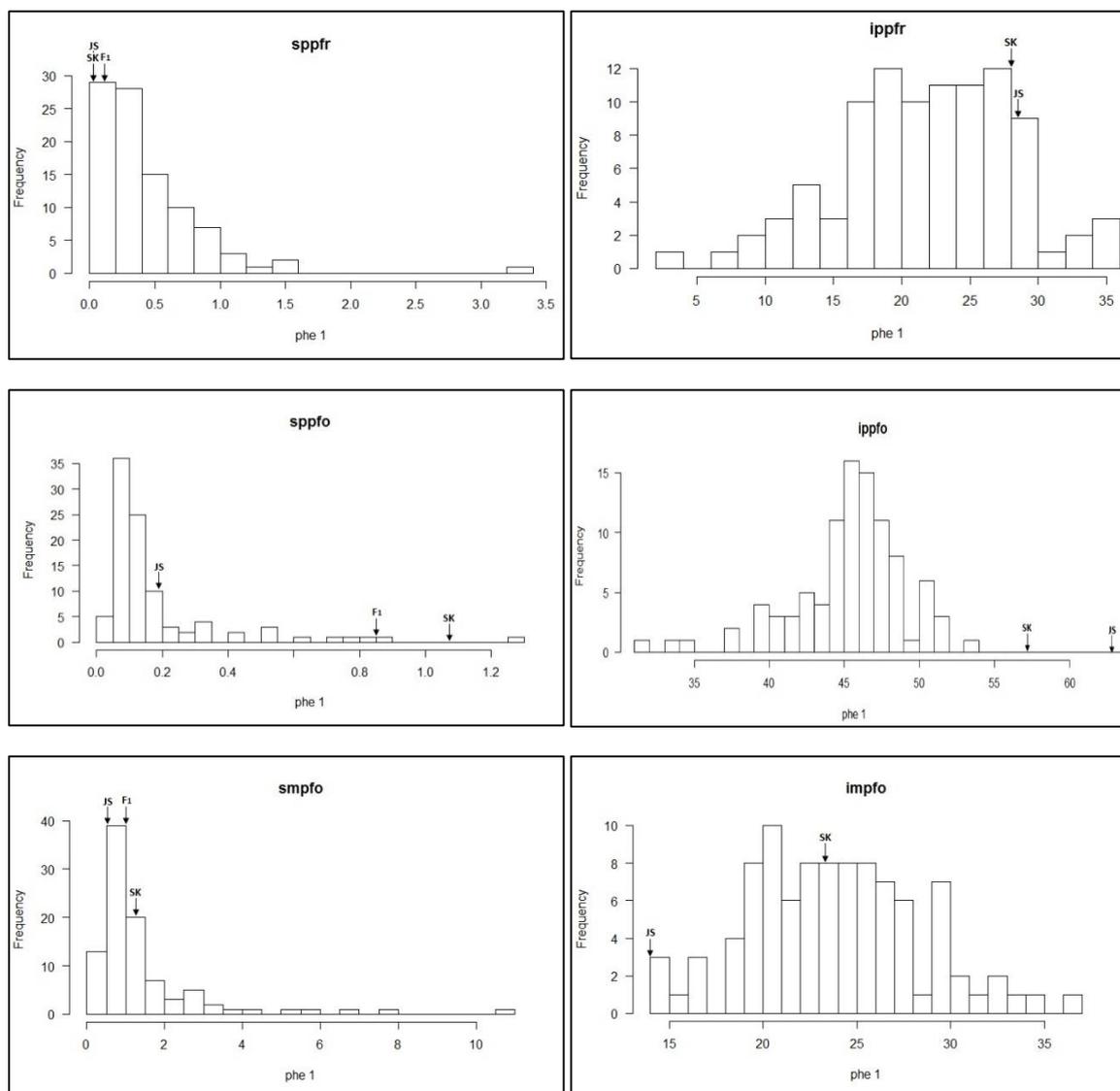
Para incidência de pinta-preta e mancha-de-phoma, observou-se uma média de 23,21 para o genitor Sekati, enquanto o genitor JS-12 apresentou a média de 12,21. Na população  $F_4$  foi observado média de 23,91 sendo 14,03 o valor mínimo encontrado e 36,64 o valor máximo (Tabela 1). Sendo assim, o  $F_1$  apresentou uma heterose negativa, e que os alelos favoráveis à resistência estão presentes na população  $F_4$ .

Dos dados obtidos nas seis características avaliadas, duas características, apresentaram valores que aproximaram-se da distribuição normal ( $W = 0.96$ ; Shapiro e Wilk, 1965), permitindo, desta forma, a utilização do modelo de múltiplos QTL (MQM). As demais características apresentaram distribuição não-normal, o que levou à utilização de modelos não-paramétricos. O modelo não-paramétrico é menos rígido e não permite avanços quanto à natureza do QTL, além de identificar apenas o QTL de maior efeito por grupo de ligação. Devido a isso, optou-se por utilizar o modelo *two parts* + múltiplo QTL, que inicialmente realiza as análises de forma não-paramétrica e, posteriormente, trabalha com a análise dos QTL presentes em cada grupo de ligação (Tabela 1).

**Tabela 1** - Médias de plantas  $F_4$  (População de JS-12 X Sekati), parentais e  $F_1$

Tratamento	Sekati	JS12	$F_1$	$F_4$	Varição $F_4$	Normalidade
<b>SPP Fruto</b>	0.02	0.02	0.10	0.46	0.04 – 3.38	0.71
<b>IPP Fruto</b>	28.12	28.68	-	21.87	3.17 – 35.46	0.99
<b>SPP Folha</b>	1.07	0.19	0.85	0.19	0.02 – 1.29	0.62
<b>IPP Folha</b>	57.48	63.40	-	45.29	31.73 – 53.26	0.94
<b>SMP Folha</b>	1.22	0.50	1.02	1.48	0.13 – 10.9	0.62
<b>IMP Folha</b>	23.21	12.21	-	23.91	14.03 – 36.64	0.99

SPP – Severidade de pinta-preta; IPP – Incidência de pinta-preta; SMP – Severidade de mancha-de-phoma; IMP – Incidência de mancha-de-phoma;  $F_1$  e parentais (Sekati e JS12) - Dados retirados de (Vivas, 2012; Vivas et al., 2014c)



**Figura 2** - Histograma da severidade e incidência de pinta-preta no fruto, severidade e incidência de pinta-preta na folha, severidade e incidência de mancha-de-phoma na folha de uma população  $F_4$  com 186 plantas obtidas pelo cruzamento entre Sekati e JS-12. Os dados apresentados indicam as médias fenotípicas dos respectivos genótipos.

### 3.3.4.2. Identificação de QTL

Os QTLs de resistência considerados no presente estudo apresentaram relação entre característica e marcador com LOD Score superior a 2. Com base nisso, foram identificados um total de cinquenta e um QTLs de resistência nas seis características avaliadas. Para cada característica, foi observado o número de QTL variando entre 2 e 17 (Figura 3 e 4). Todos os 10 grupos de ligação apresentaram QTLs de resistência, sendo, o grupo de ligação 1 o mais frequente, sendo este, presente no cromossomo 2 do mamoeiro.

A taxa de variação fenotípica explicada pelos QTLs variou entre 1,03% e 49,83% dentre as seis características analisadas, sendo a menor e a maior observadas na IPPFo. As localizações dos QTLs, percentagem de variação fenotípica explicada por cada marcador, efeitos dos QTL, dentre outras características, podem ser visualizados na Tabela 2. Ao longo de todo genoma foram observadas regiões que conferem resistência, seja a pinta-preta ou a mancha-de-phoma, associadas a QTL presentes em todos os grupos de ligação. Grande parte dos QTLs para cada característica foi ligado em diferentes grupos. Para a maioria das análises, o parental que mais contribuiu com o aumento da média foi o genótipo Sekati. Para resistência a doenças, buscou-se médias cada vez menores, o que indica que o genitor JS-12 atuou na redução das médias de doença.

Em cada QTL identificado por intervalo de mapeamento, o pico (posição de QTL ligado) é flanqueado por loci que estão associados às características avaliadas. Na Tabela 2 é possível observar o marcador que se encontra associado a cada QTL, nos diferentes grupos de ligação.

O grupo de ligação 1 apresentou um ou mais QTL para todas as características avaliadas, sendo que a marca 131\_187058\_LG2, pertencente ao cromossomo 2, foi associada à IPPFo e IMPFo, sugerindo que existem genes de resistência próximos, ou algum caso de pleiotropia (Tabela 2).

**Tabela 2** - Localização dos efeitos dos QTL e ação gênica, para cada característica quantitativa em uma população F<sub>4</sub> de mamão derivada do cruzamento entre genótipos do grupo Formosa, 2017.

QTL	GL <sup>a</sup>	Pico (cM)	Loci <sup>b</sup>	Cromo <sup>c</sup>	R <sup>2</sup>	LOD	Genes de efeito <sup>d</sup>		d/a	LOD threshold a = 0.05	Ação Gênica	Dir <sup>e</sup>	Sig <sup>f</sup>
							a	d					
<b>SPP Fruto</b>													
<b>Modelo two parts + múltiplo QTL</b>					<b>63.24</b>	<b>20.86</b>							
QTL 1 /SPPFr	1	470.00	77_186163_LG2	2	38.78	15.01	0.02	1.22	81.13	2.00	SD	JS	***
QTL 2 /SPPFr	2	512.00	114_635059_LG4	4	3.82	2.06	0.05	-0.10	-2.04	2.00	SD	JS	*
QTL 3 /SPPFr	4	288.00	3599_2838_Un	-	12.36	6.04	-0.06	-0.21	3.51	2.00	SD	SK	***
QTL 4 /SPPFr	5	436.00	82_143565_Un	-	7.02	3.64	-0.05	0.43	-9.45	2.00	SD	SK	***
QTL 5 /SPPFr	6	456.70	53_157628_LG9	9	6.39	3.34	0.01	-0.21	-26.45	2.00	SD	JS	**
QTL 6 /SPPFr	8	60.00	9_366258_LG5	5	3.71	2.00	0.07	0.18	2.54	2.00	SD	JS	*
QTL 7 /SPPFr	10	77.30	116_68993_LG1	1	11.17	5.53	-0.11	0.13	-1.16	2.00	D	SK	***
<b>IPP Fruto</b>													
<b>Modelo de múltiplo QTL</b>					<b>59.13</b>	<b>18.65</b>							
QTL 1 /IPPFr	1	15.50	42631_566_Un	-	5.24	2.52	-1.36	-2.65	1.95	2.00	SD	SK	*
QTL 2 /IPPFr	1	72.50	37080_1828_Un	-	8.59	3.98	-0.17	2.86	-16.79	2.00	SD	SK	***
QTL 3 /IPPFr	1	287.50	29_2956_LG2	2	8.84	4.08	-1.48	-0.34	0.23	2.00	DP	SK	***
QTL 4 /IPPFr	1	462.50	589_18094_LG2	2	6.42	3.04	1.77	-7.50	-4.24	2.00	SD	JS	**
QTL 5 /IPPFr	2	281.10	258_27693_Un	-	6.77	3.20	-1.02	-1.64	1.62	2.00	SD	SK	**
QTL 6 /IPPFr	2	290.00	69_695639_LG4	4	28.87	11.14	1.67	1.91	1.15	2.00	SD	JS	***
QTL 7 /IPPFr	3	405.00	2964_2850_Un	-	29.18	11.23	3.20	-1.35	-0.42	2.00	DP	JS	***
QTL 8 /IPPFr	3	460.00	119_90300_LG3	3	10.52	4.78	-3.12	-0.44	0.14	2.00	A	SK	***
QTL 6 com QTL 8	2 com 3	290.0 e 405.0			23.16	9.36							***

<sup>a</sup> Grupo de ligação; <sup>b</sup> Marcador mais próximo, associado a posição do QTL; <sup>c</sup> Cromossomo onde é encontrado; <sup>d</sup> Os efeitos aditivos estão associados com o alelo do genitor Sekati; <sup>e</sup> Direção de resposta, o alelo de qual parental está influenciando mais para o aumento da média.; <sup>f</sup> Códigos de significância: '\*\*\*'(0); '\*\* '(0,001); '\*' (0.01); '.'(0.1)

Tabela 2 – Cont.

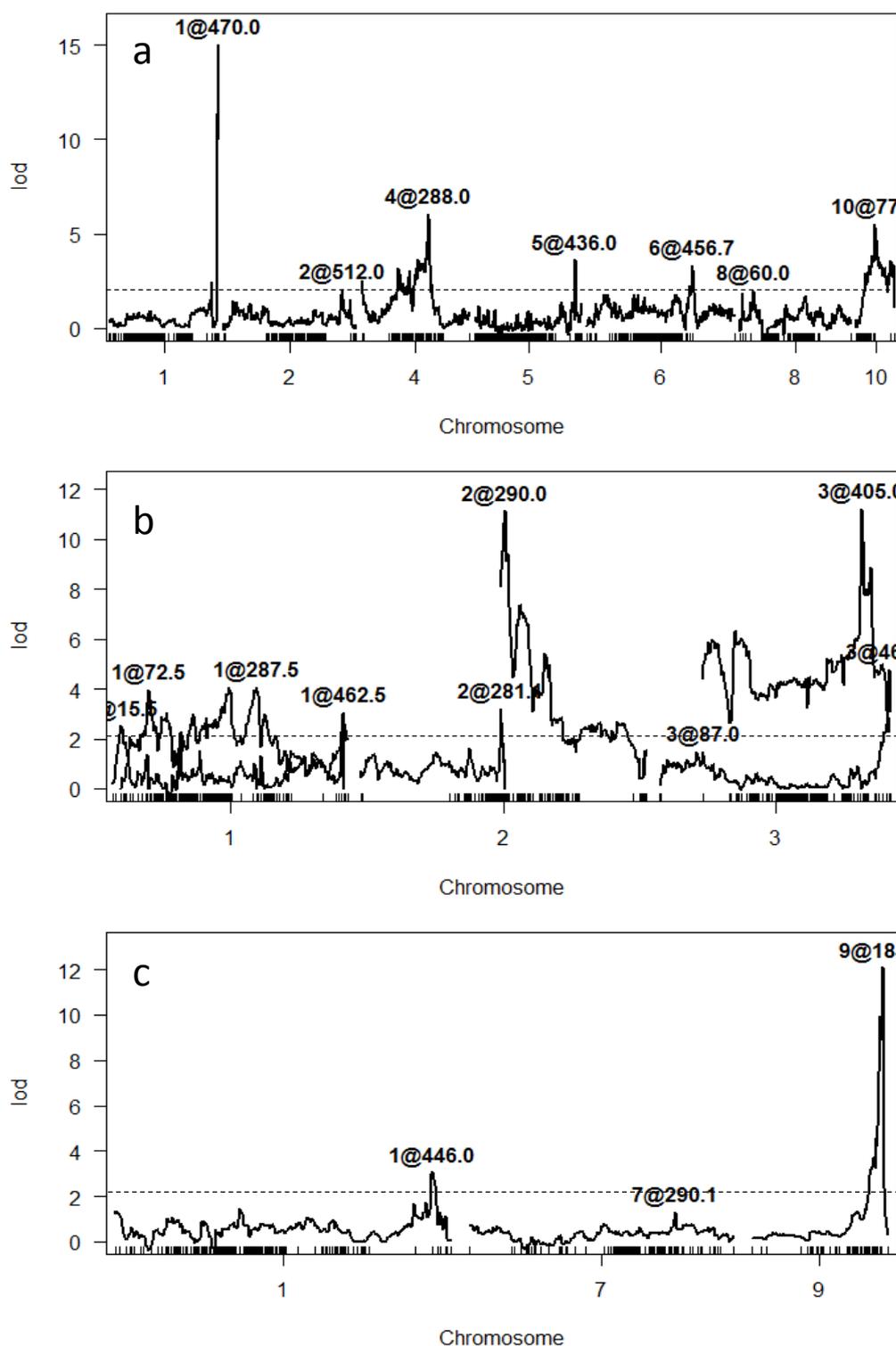
QTL	GL <sup>a</sup>	Pico (cM)	Loci <sup>b</sup>	Cromo <sup>c</sup>	R <sup>2</sup>	LOD	Genes de efeito <sup>d</sup>		d/a	LOD threshold a = 0.05	Ação Gênica	Dir <sup>e</sup>	Sig <sup>f</sup>
							a	d					
<b>SPP Folha</b>													
<b>Modelo two parts + múltiplo QTL</b>					<b>48.61</b>	<b>13.88</b>							
<b>QTL 1 /SPPFo</b>	1	446.00	29_1208005_LG2	2	8.20	3.09	-0.03	0.64	-20.89	2.00	SD	SK	**
<b>QTL 2 /SPPFo</b>	9	184.00	66_310983_LG1	1	40.43	12.10	-0.59	-0.41	0.70	2.00	DP	SK	***
<b>IPP Folha</b>													
<b>Modelo de múltiplo QTL</b>					<b>99.07</b>	<b>97.42</b>							
<b>QTL 1 /IPPFo</b>	1	0.00	131_187058LG2	2	2.99	29.90	1.27	-0.87	-0.68	2.00	DP	JS	***
<b>QTL 2 /IPPFo</b>	1	186.50	3794_5839_Un	-	1.58	20.65	1.18	0.45	0.38	2.00	DP	JS	***
<b>QTL 3 /IPPFo</b>	2	241.60	5_262811_LG4	4	49.83	83.28	2.73	3.94	1.44	2.00	SD	JS	***
<b>QTL 4 /IPPFo</b>	2	250.20	5_916287_LG4	4	1.28	18.03	-2.70	-4.18	1.55	2.00	SD	SK	***
<b>QTL 5 /IPPFo</b>	2	267.30	5_2424053_LG4	4	1.44	19.40	-1.30	2.88	-2.21	2.00	SD	SK	***
<b>QTL 6 /IPPFo</b>	3	239.00	1967_5760Un	-	5.07	38.80	-1.12	-2.37	2.11	2.00	SD	SK	***
<b>QTL 7 /IPPFo</b>	3	464.40	119_8686_LG3	3	1.29	18.03	1.15	0.60	0.52	2.00	DP	JS	***
<b>QTL 8 /IPPFo</b>	4	203.80	83_778964_LG6	6	40.30	78.95	10.04	-9.58	-0.95	2.00	D	JS	***
<b>QTL 9 /IPPFo</b>	4	210.00	165_290602_LG6	6	41.72	79.65	-9.91	11.06	-1.12	2.00	D	SK	***
<b>QTL 10 /IPPFo</b>	5	255.00	78_404554_LG7	7	40.72	79.16	1.44	2.81	1.95	2.00	SD	JS	***
<b>QTL 11 /IPPFo</b>	5	298.80	27_1056942_LG7	7	4.43	36.42	-2.46	-0.81	0.33	2.00	DP	SK	***
<b>QTL 12 /IPPFo</b>	5	326.70	3096_2313_LG7	7	7.43	45.68	2.75	-0.17	-0.06	2.00	A	JS	***
<b>QTL 13 /IPPFo</b>	6	210.00	2_2673746_LG9	9	4.99	38.49	-3.82	-3.64	0.95	2.00	D	SK	***
<b>QTL 14 /IPPFo</b>	6	230.00	813_15520_LG9	9	1.35	18.60	2.55	2.16	0.85	2.00	D	JS	***
<b>QTL 15 /IPPFo</b>	7	271.80	4760_2113_Un	-	3.64	33.11	1.85	4.28	2.32	2.00	SD	JS	***
<b>QTL 16 /IPPFo</b>	7	283.60	13_269356_LG8	8	2.55	27.42	-0.84	-3.53	4.22	2.00	SD	SK	***
<b>QTL 17 /IPPFo</b>	8	150.00	9_2418662_LG5	5	1.03	15.47	0.02	-1.70	-74.47	2.00	SD	JS	***
<b>QTL 3 com QTL 10</b>	2 e 5	241.6 e 255.0			40.86	79.23				2.00			***

<sup>a</sup> Grupo de ligação; <sup>b</sup> Marcador mais próximo, associado a posição do QTL; <sup>c</sup> Cromossomo onde é encontrado; <sup>d</sup> Os efeitos aditivos estão associados com o alelo do genitor Sekati; <sup>e</sup> Direção de resposta, o alelo de qual parental está influenciando mais para o aumento da média.; <sup>f</sup> Códigos de significância: '\*\*\*'(0); '\*\*'(0,001); '\*'(0.01); '.'(0.1)

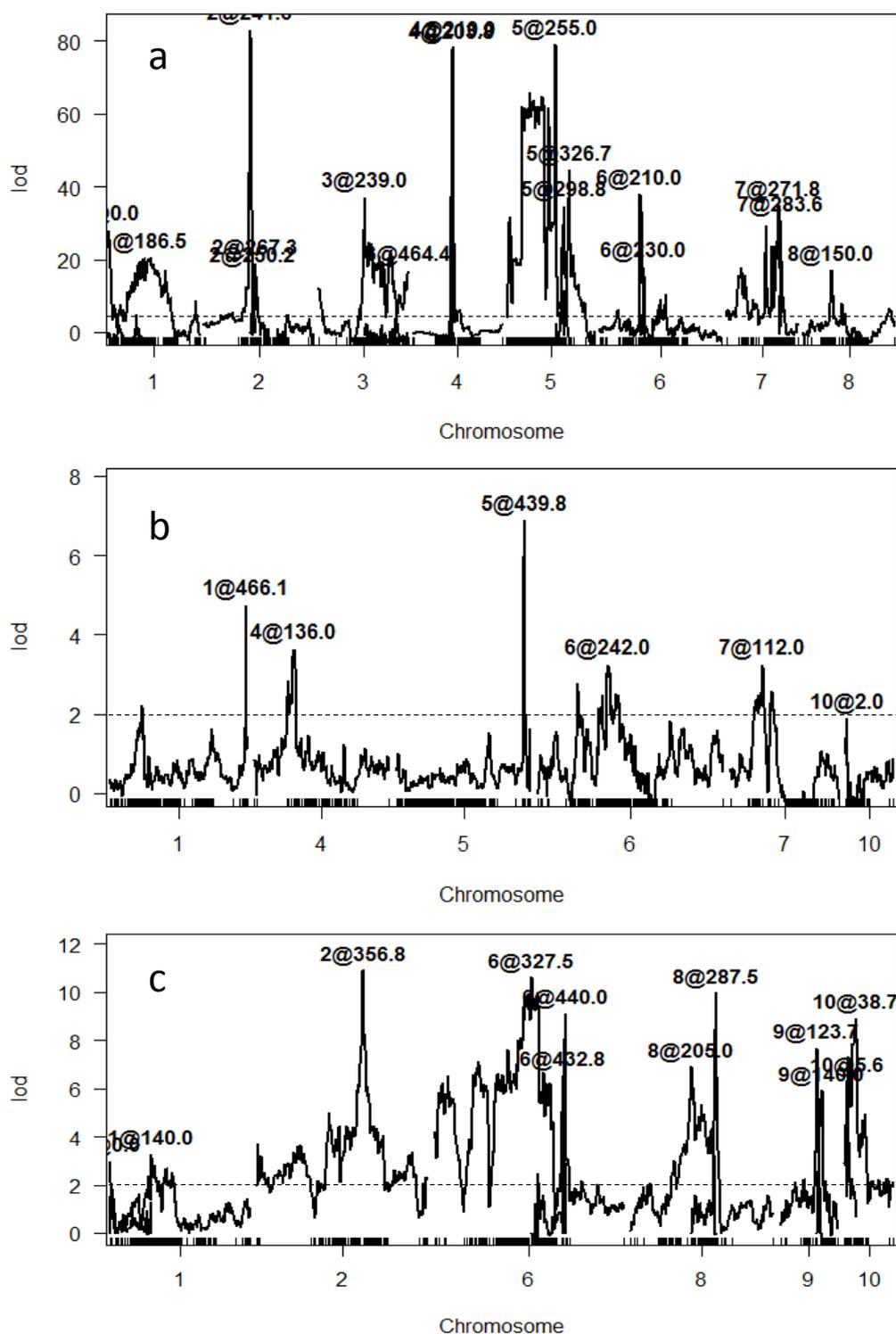
Tabela 2 - Cont.

QTL	GL <sup>a</sup>	Pico (cM)	Loci <sup>b</sup>	Cromo <sup>c</sup>	R <sup>2</sup>	LOD	Genes de efeito <sup>d</sup>		d/a	LOD threshold a = 0.05	Ação Gênica	Dir <sup>e</sup>	Sig <sup>f</sup>
							a	d					
<b>SMP Folha</b>													
<b>Modelo two parts + múltiplo QTL</b>					<b>61.95</b>	<b>20.15</b>							
QTL 1 /SMPFo	1	466.10	12_2714328_LG2	2	9.72	4.74	-0.04	9.81	-219.84	2.00	SD	SK	***
QTL 2 /SMPFo	4	136.00	84_590784_LG6	6	7.24	3.63	-0.73	0.66	-0.90	2.00	D	SK	***
QTL 3 /SMPFo	5	439.80	82_167377_Un	-	14.86	6.87	-0.18	7.44	-40.24	2.00	SD	SK	***
QTL 4 /SMPFo	6	242.00	2_1086162_LG9	9	6.40	3.24	-0.31	0.61	-1.97	2.00	SD	SK	**
QTL 5 /SMPFo	7	112.00	17_537121_LG8	8	6.39	3.24	-0.56	0.70	-1.25	2.00	SD	SK	**
<b>IMP Folha</b>													
<b>Modelo two parts + múltiplo QTL</b>					<b>79.55</b>	<b>33.09</b>							
QTL 1 /IMPFo	1	0	131_187058_LG2	2	3.15	3.28	0.35	1.99	5.67	2.00	SD	JS	*
QTL 2 /IMPFo	1	140.00	25_14905_LG2	2	3.48	3.28	-0.05	-1.53	30.99	2.00	SD	SK	**
QTL 3 /IMPFo	2	356.80	4443_1711_LG4	4	14.09	10.93	2.09	1.12	0.54	2.00	DP	JS	***
QTL 4 /IMPFo	6	327.50	47_703819_LG9	9	13.59	10.63	0.83	-2.20	-2.65	2.00	SD	JS	***
QTL 5 /IMPFo	6	432.80	53_1092426_LG9	9	7.53	6.54	3.84	-1.05	-0.27	2.00	DP	JS	***
QTL 6 /IMPFo	6	440.00	53_512265_LG9	9	11.21	9.12	-4.11	-2.83	0.69	2.00	DP	SK	***
QTL 7 /IMPFo	8	205.00	18_837412_LG5	5	8.02	6.90	2.41	1.47	0.61	2.00	DP	JS	***
QTL 8 /IMPFo	8	287.50	10_2064978_LG5	5	12.56	9.98	-3.21	-1.93	0.60	2.00	DP	SK	***
QTL 9 /IMPFo	9	123.70	64_729273_LG1	1	9.09	7.67	-2.51	-2.48	0.99	2.00	D	SK	***
QTL 10 /IMPFo	9	140.00	24415_38146_Un	-	6.70	5.91	3.29	1.64	0.50	2.00	DP	JS	***
QTL 11 /IMPFo	10	5.60	14_561022_LG1	1	7.25	6.33	-0.99	-0.69	0.70	2.00	DP	SK	**
QTL 12 /IMPFo	10	38.70	171_399638_Un	-	10.90	8.91	-1.18	-0.12	0.11	2.00	A	SK	***
QTL 3 com QTL 11	2 com 10	356.8 e 5.6			5.48	4.95				2.00			**
QTL 4 com QTL 12	6 com 10	327.5 e 38.7			9.72	8.11				2.00			***

<sup>a</sup> Grupo de ligação; <sup>b</sup> Marcador mais próximo, associado a posição do QTL; <sup>c</sup> Cromossomo onde é encontrado; <sup>d</sup> Os efeitos aditivos estão associados com o alelo do genitor Sekati; <sup>e</sup> Direção de resposta, o alelo de qual parental está influenciando mais para o aumento da média.; <sup>f</sup> Códigos de significância: '\*\*\*'(0); '\*\*'(0,001); '\*'(0.01); '.'(0.1)



**Figura 3** – Análise dos picos nos grupos de ligação de mapa genético do mamoeiro (cruzamento Sekati x JS-12), indicando: **a** - Sete QTLs de resistência para severidade de pinta-preta nos frutos (SPPFr); **b** - Oito QTL para incidência de pinta-preta nos frutos (IPPFr); **c** - Dois QTL para severidade de pinta-preta nas folhas. O eixo vertical representa o valor de LOD score. A linha pontilhada horizontal marca o limiar (T), acima da qual (Lod score superior a 2.0) define QTL. Os números e os marcadores no eixo horizontal representam o grupo de ligação em que cada QTL foi identificado.



**Figura 4** - Análise dos picos nos grupos de ligação indicando: **a** - Dezesete QTL de resistência para incidência de pinta-preta nas folhas (IPPFo); **b** - Cinco QTL para severidade de mancha-de-phoma nas folhas (SMPFo); **c** - Doze QTL para incidência de mancha-de-phoma nas folhas (IMPFo). O eixo vertical representa o valor de LOD score. A linha pontilhada horizontal marca o limiar (T), acima da qual (LOD score superior a 2.0) define QTL. Os números e os marcadores no eixo horizontal representam o grupo de ligação em que cada QTL foi identificado.

A maioria das marcas associadas aos QTL foi do tipo SD (sobredominância), ou seja, a seleção atua sobre o heterozigoto. De acordo com Ramalho et al. (2012b), se há sobredominância no indivíduo heterozigótico, uma hipótese que explica tal ocorrência é a produção de duas enzimas funcionais, em que o desempenho em termos fenotípicos de uma seria superior ao da outra. Outra hipótese é a pleiotropia, em que o mesmo gene governa mais de uma característica. Neste caso, um par de alelos determina duas ou mais características (Falconer, 1987).

As interações de sobredominância nem sempre atuam no sentido de aumentar o valor fenotípico, pois podem ocorrer reduzindo a expressão do caráter, o que foi almejado para esse estudo, com vistas a redução nas intensidades das doenças. Dos 51 QTLs, 27 apresentaram sobredominância, 14 apresentaram dominância parcial, sete apresentaram dominância e três apresentaram interação alélica aditiva (Tabela 2).

Estudo realizado por Silva (2015a) buscou identificar QTL de resistência à ferrugem em amendoim. O autor obteve 13 QTLs que explicavam de 5,8 a 59,3% da variação fenotípica observada. Faria (2007), em cruzamentos de genótipos do gênero citrus, identificou um QTL para resistência ao vírus da tristeza dos citrus, explicando 95% da variação fenotípica, utilizando um mapa integrado e duas abordagens de mapeamento, sendo uma delas o método de múltiplo QTL.

Utilizando marcadores SNP, Roy et al. (2010) identificaram 13 QTLs explicando a mancha-foliar, causada por *Cochliobolus sativus* em cevada, que explicaram de 2,3 a 3,9% de variância fenotípica. Estudo realizado por Cabral (2016), em alface (*Lactuca sativa*), avaliou severidade de murcha de fusário e identificou dois QTLs de efeito maior, explicando 30 a 40% da variação fenotípica observada na população F<sub>3</sub> e F<sub>2</sub>, respectivamente. Constatou-se também um QTL de efeito menor na população F<sub>3</sub>, explicando 0,06% da variação fenotípica. Estudo em algodoeiro, visando resistência ao nematoide *Meloidogyne incognita* raça 3, detectou dois QTLs respondendo por 9,3% e 4,31% da variação fenotípica (Silva, 2014). Scherloski et al. (2015) avaliaram a resistência de trigo à fusariose, causada pelo fungo *Fusarium graminearum*, por meio de severidade e conseguiram identificar 19 QTLs, sendo esses, capazes de explicar de 2,9% a 48% da variação.

St.Clair (2010) afirma que a detecção dos QTL de efeito maior, pode estar ligado à presença de genes de forte efeito qualitativo. A autora comenta que o

percentual de variação fenotípica explicada por um QTL não é uma propriedade fixa, podendo variar com o tamanho, tipo de população e com o ambiente.

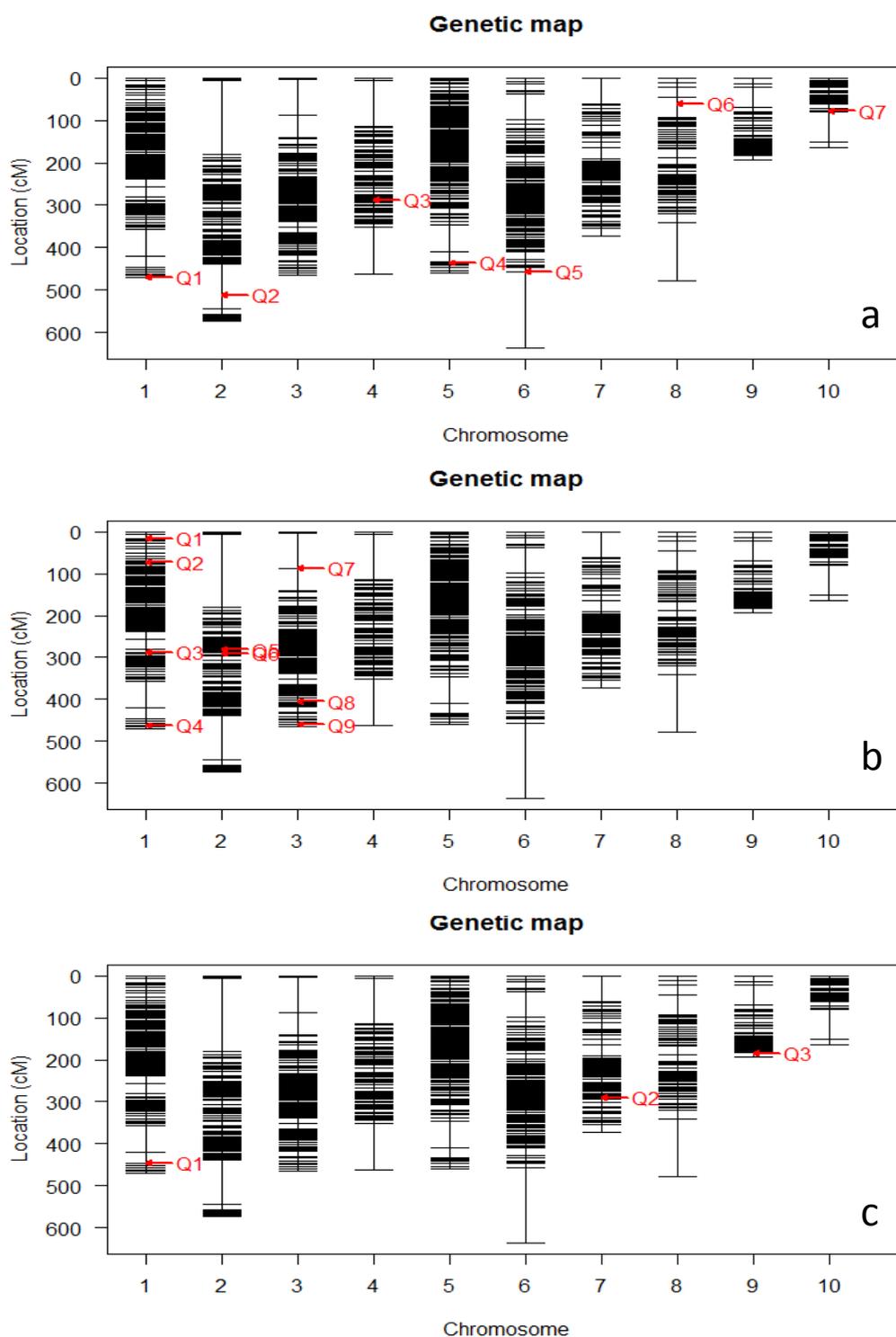
Quando determinada uma relação preditiva entre marcador, genótipo e fenótipo, a seleção assistida por marcadores (SAM) pode ser estabelecida. A utilização de SAM pode servir como complemento do melhoramento, ou mesmo, substituição da seleção fenotípica, sendo o maior impacto tecnológico, na seleção de características complexas, como a resistência quantitativa a doenças (St.Clair, 2010)

### 3.3.4.3. Identificação de QTL para SPPFr

A identificação dos QTLs para a característica de severidade de pinta-preta nos frutos foi realizada através da utilização do modelo *two parts* + múltiplo QTL. Sete QTLs foram detectados nos grupos de ligação 1,2,4,5,6,8 e 10, controlando a característica de resistência a pinta-preta em frutos (Figura 3 e 5). Com base em estudos de Wai et al. (2012), é possível identificar em quais cromossomos estão localizados os QTLs. Para severidade os cromossomos que apresentaram QTLs de resistência foram os cromossomos 1, 2, 4, 5 e 9. Não foi possível identificar a qual cromossomo pertencem os QTLs 3 e 4 (Tabela 2).

Em relação à variação fenotípica explicada pelos QTL (definida pelo coeficiente de determinação ( $R^2$ )), observou-se que para característica de severidade, os sete QTLs encontrados explicaram 63,24% da variação fenotípica observada, sendo os valores de variação mínima de 3,71% e máxima de 38,78%. O QTL 1, localizado no grupo de ligação 1 apresentou locos de grande efeito, pois explicou 38,78% da variação fenotípica, podendo ser considerado um QTL principal. Foram observados também quatro QTLs de efeito médio QTL 3, QTL 4, QTL 5 e QTL 7, explicando 12,36; 7,02; 6,39 e 11,17% respectivamente. Obteve-se dois QTLs de pequeno efeito, o QTL 2 e o QTL 8, explicando 3,82 e 3,71% da variação (Tabela 2). Scherloski et al. (2015), Silva (2015) e Cabral (2016) em seus estudos com trigo amendoim e alface, respectivamente, também obtiveram valores de coeficiente de determinação variando de alto a baixo.

A maioria das marcas associadas aos QTL apresentou sobredominância com exceção apenas do QTL 7, localizado no grupo de ligação 10 que apresentou dominância, ou seja, informativa apenas para um parental (Tabela 2).



**Figura 5** - Localização no mapa genético de mamoeiro das regiões onde se encontrou: **a** - Sete QTL de resistência associados à severidade de pinta-preta nos frutos (SPPFr); **b** - Oito QTL associados à incidência de pinta-preta nos frutos (IPPFr); **c** - Dois QTL associados à severidade de pinta-preta nas folhas (SPPFo). A linha vertical indica a localização em centiMorgans (cM) do referido QTL. A linha horizontal indica a que grupo de ligação o QTL pertence. A linha vermelha indica a posição do QTL ligado.

Pela análise dos locos de efeito gênico aditivo observou-se que o genótipo Sekati apresentou uma maior resistência a este patógeno, pois sua presença induziu uma diminuição na média da característica. Fato este, que confirma as hipóteses apontadas por Dianese et al. (2007), Vivas et al. (2012a) e Poltronieri et al. (2017), que observaram que o genótipo Sekati apresentou maior nível de resistência a pinta-preta, podendo transmiti-la aos seus descendentes.

#### **3.3.4.4. Identificação de QTL para IPPFr**

A identificação dos QTLs para incidência de pinta-preta nos frutos foi realizada através do modelo de múltiplos QTL. Foram identificados oito QTLs e uma interação, estando os mesmos localizados nos grupos de ligação 1, 2 e 3 (Figura 3 e 5). Os QTLs observados estão presentes, sendo: dois no cromossomo 2, um no cromossomo 3 e um no cromossomo 4 (Tabela 2), segundo estudos de Wai et al. (2012), não foi possível identificar em quais cromossomos encontram-se os QTLs 1, 2, 5 e 7.

A percentagem total de variação fenotípica explicada pelos QTLs para incidência de pinta-preta nos frutos foi de 59,13%, sendo o QTL de variação mínima com valores de 3,71% e a máxima de 29,18%. Os três QTLs de grande efeito são: o QTL 7, localizado no grupo de ligação 3, que explica 29,18% da variação fenotípica, o QTL 6, localizado no grupo de ligação 2, que explica 28,87% da variação e a interação QTL 6 e QTL 8 explicando 23,16% da variação fenotípica. Os demais QTL identificados apresentaram efeito médio, explicando 5,24; 6,42; 6,77; 8,59; 8,84; 10,52 de variação fenotípica (QTL 1, QTL 4, QTL 5, QTL 2, QTL 3, QTL 8, respectivamente) (Tabela 2).

A maioria das marcas associadas aos QTL apresentam sobredominância. O QTL 3 e o QTL 7 apresentaram dominância parcial e o QTL 8 apresentou efeito aditivo (Tabela 2).

Com base nas análises dos locos de efeito gênico aditivo, o genótipo JS-12 contribui como o genitor responsável para diminuição da incidência de pinta-preta nos frutos (Tabela 2). Quando foi avaliada a resistência à incidência de pinta-preta nos parentais, observou-se que os genótipos Sekati e JS-12 não apresentavam diferenças significativas entre si (Tabela 1).

#### **3.3.4.5. Identificação de QTL para SPPFo**

A identificação dos QTLs para severidade de pinta-preta na folha, foi realizada com o auxílio do modelo *two parts* + múltiplo QTL. Dois QTLs localizados nos grupos de ligação 1 e 9, QTL 1 e QTL 2, respectivamente, foram detectados controlando a característica de resistência à pinta-preta em folhas (Figura 3 e 5). Os QTLs acima citados estão localizados nos cromossomos 2 e 1 do mamoeiro, respectivamente (Tabela 2).

Observou-se que a percentagem total de variação explicada por esses QTLs foi de 48.61% da variação fenotípica observada. O QTL de grande efeito está localizado no grupo de ligação 9, ou seja, cromossomo 1, explicando 40,43% da variação observada. O QTL localizado no grupo de ligação 1, localizado no cromossomo 2, explica 8,20% da variação. Para a característica avaliada nota-se que existem apenas QTL de efeito alto, ou seja, um QTL principal e outro QTL de efeito médio (Tabela 2).

A análise dos locos de efeito gênico aditivo nos mostra que o genótipo JS-12 influencia na redução da severidade de pinta-prata, levando-nos a acreditar que respectivo parental possui uma maior resistência ao patógeno. Estudo de Vivas e colaboradores (2012a) afirma que o genótipo JS-12 apresenta níveis de resistência para severidade de pinta-preta nas folhas, corroborando com o resultado obtido neste estudo.

#### **3.3.4.6. Identificação de QTL para IPPFo**

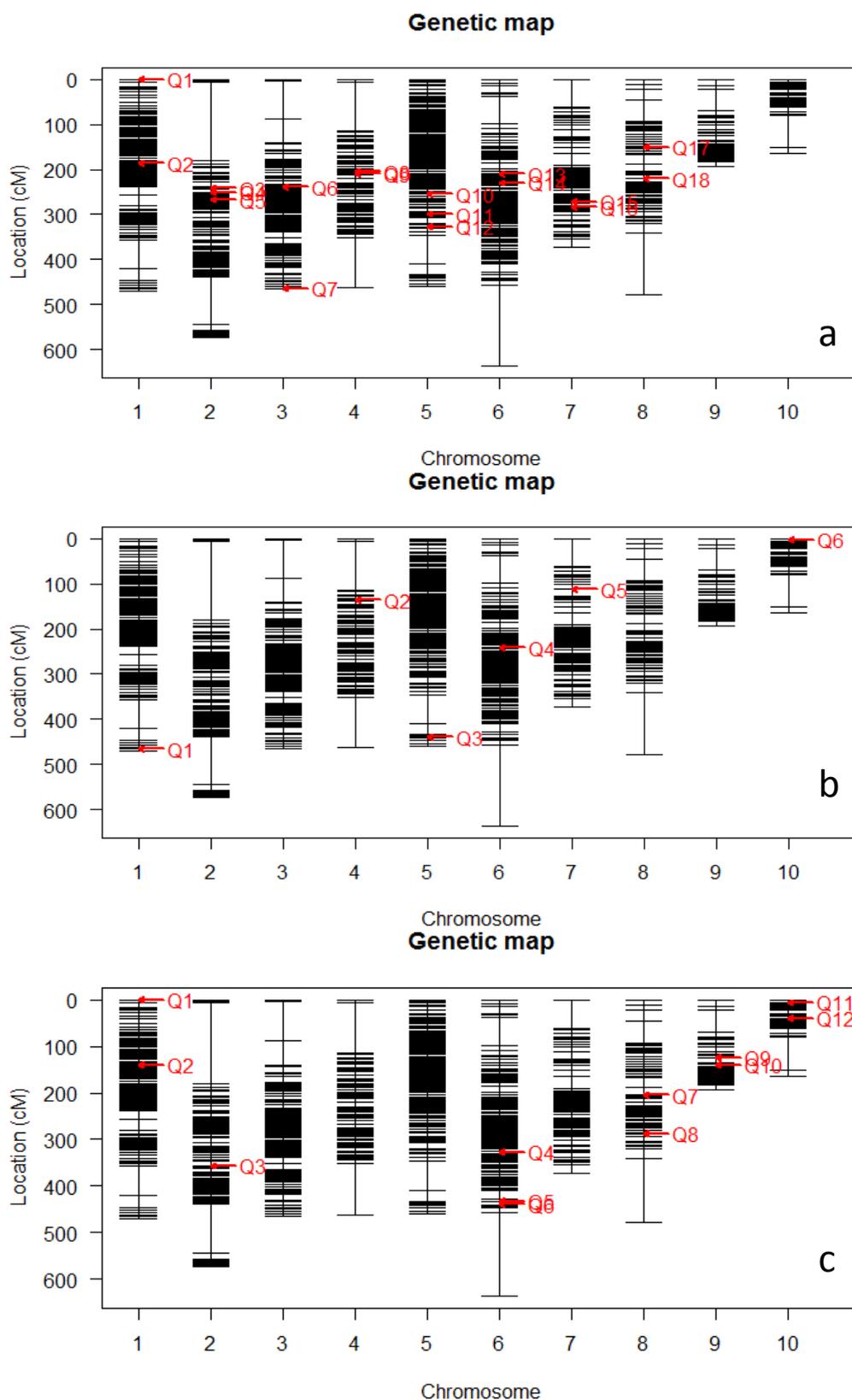
Para a identificação dos QTLs de resistência para incidência de pinta-preta nas folhas, utilizou-se o modelo de múltiplo QTL. Foram identificados 17 QTLs individuais localizados nos grupos de ligação 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 e 8 (Figura 4 e 6) e a presença de uma interação entre os QTL 3 e 10. Os QTLs identificados no grupo de ligação 1 são o QTL 1 e 2, sendo o QTL1 localizado no cromossomo 2, no grupo de ligação 2, foram identificados os QTL 3, 4 e 5, todos localizados no cromossomo 4, no grupo de ligação 3, os QTL 6 e 7, sendo o 7 localizado no cromossomo 3, no grupo de ligação 4, os QTL identificados foram QTL 8 e 9, ambos localizados no cromossomo 6, no grupo 5, os QTL 10, 11 e 12, pertencentes ao cromossomo 7, no grupo de ligação 6, os QTL 13 e 14, localizados no cromossomo 9, no grupo 7 nota-se a presença dos QTL 15 e 16, onde o QTL16 encontra-se localizado no cromossomo 8, no grupo 8, identificou-se apenas o QTL 17, o qual segundo estudos de Wai et al. (2012), encontra-se localizado no cromossomo 5 (Tabela 2).

A variação fenotípica total explicada para a incidência de pinta-preta na folha, considerando todos os QTLs identificados e a porcentagem de variação explicada por cada QTL é de 99%. Faria (2007) obteve resultados de  $R^2$  semelhantes em citrus com o vírus da tristeza do *citrus*.

No presente estudo, os QTLs de grande efeito foram o QTL 3, 9, 10 e 8 com valores que explicam 49,83; 41,72; 40,72; 40,30%, respectivamente. Dos 13 QTLs restantes dois apresentaram efeito médio, explicando 7,43% da variação no QTL12 e 5,07% da variação no QTL 6, os demais QTL apresentaram pequeno efeito com explicação de 1,03; 1,28; 1,29; 1,35; 1,44; 1,58.; 2,55; 2,99; 3,64; 4,43 e 4,99 nos QTL 17, 4, 7, 14, 5, 2, 16, 1, 15, 11 e 13, respectivamente (Figura 2). Scherloski et al. (2015) e Cabral (2016) em seus estudos com trigo e alface, respectivamente, também obtiveram valores de coeficiente de determinação variando de alto a baixo. Schuster e Cruz (2008) afirmam que vários QTL de efeitos maiores têm sido descritos na literatura, entretanto, a maioria dos QTL detectados é de efeito pequeno. O que pode ser observado na característica em questão. A variação fenotípica explicada pelo QTL tem forte componente ambiental, logo, a proporção da variação fenotípica explicada, poderia ser maior se considerada apenas a variação genética (Schuster e Cruz, 2008).

Destaca-se que foram detectados 8 QTLs com efeito de sobredominância, 4 QTL com dominância parcial, 4 QTL com dominância e 1 QTL com efeito aditivo para incidência de pinta-preta na folha (Tabela 2).

O genótipo JS-12 foi o que mais contribuiu para o aumento da média de incidência de pinta-preta nas folhas, através da visualização da análise dos genes de efeito aditivo, o que leva a considerar o genótipo Sekati como genitor com potencial de doar alelos de resistência à pinta-preta, confirmando assim, mais uma vez as hipóteses apontadas por Dianese et al. (2007), Vivas et al. (2012a) e Poltronieri et al. (2017).



**Figura 6** - Localização no mapa genético de mamoeiro de regiões com: **a** - Dezessete QTL de resistência associados à incidência de pinta-preta nas folhas. (IPPFo); **b** - Cinco QTL associados à severidade de mancha-de-phoma nas folhas (SMPFo); **c** - Doze QTL associados à incidência de mancha-de-phoma nas folhas. (IMPFo). A linha vertical indica a localização em centiMorgans (cM) do referido QTL. A linha horizontal indica a que grupo de ligação o QTL pertence. A linha vermelha indica a posição do QTL ligado.

### 3.3.4.7. Identificação de QTL para SMPFo

Para a identificação dos QTL para severidade de mancha-de-phoma em folhas foi utilizado o modelo *two parts* + múltiplo QTL. Localizaram-se 5 QTLs que controlam a resistência, sendo os cinco observados em grupos de ligação distintos (1, 4, 5, 6 e 7) (Figura 4 e 6). Estudos realizados por Wai e colaboradores (2012) permitiram inferir sobre a localização cromossômica dos QTL, sendo os QTLs obtidos para essa característica, localizados nos cromossomos 2, 6, 9 e 8, e apenas no QTL 3 não foi possível localizar o cromossomo no qual este QTL se encontra (Tabela 2).

Em relação à variação fenotípica explicada pelos QTL (definida pelo coeficiente de determinação,  $R^2$ ), para a característica em geral, considerando todos os QTL, a explicação da variação observada foi de 62%, onde o QTL que apresentou maior efeito foi o QTL 3 localizado no grupo de ligação 5, com valores de aproximadamente 15% de explicação da variação fenotípica. Por essa característica não foi possível identificar QTL de alto efeito e todos os QTL identificados apresentaram efeito médio (Tabela 2).

Quase todos os QTL, com exceção do QTL 2 apresentaram efeito de sobredominância, sendo o QTL 2 com dominância (Tabela 2).

O genitor JS-12, por meio da análise dos logos de efeito gênico aditivo, foi o genótipo mais indicado para seleção, pois este apresenta maior potencial de doação de alelos de resistência, quando se busca diminuição na severidade de mancha-de-phoma. Os resultados obtidos confirmam a hipótese apresentada por (Vivas et al., 2013a, 2014c) em que os autores observaram níveis de resistência à severidade de mancha-de-phoma nos genótipos JS-12.

### 3.3.4.8. Identificação de QTL para IMPFo

A identificação dos QTL de resistência para incidência de mancha-de-phoma foi realizada por meio da utilização do modelo *two parts* + múltiplo QTL. Foram averiguados 12 QTLs, sendo suas localizações visualizadas nos grupos de ligação 1, 2, 6, 8, 9 e 10 (Figura 4 e 6), observou-se, ainda, duas interações: uma com os QTL 3 e 11, e outra com os QTL 4 e 12. No grupo de ligação 1, foram identificados 2 QTL, o QTL 1 e o 2; no grupo de ligação 2 apenas 1 QTL foi identificado (QTL 3); no grupo de ligação 6, foram identificados 3 QTLs que conferem resistência, o QTL4, 5, 6; e nos grupos de ligação 8, 9 e 10, foram identificados 2 QTL por grupo.

A percentagem de variação total explicada por esses QTL para incidência de mancha-de-phoma é de 79,55%, sendo observado, no conjunto de QTL que compõe a característica 10 QTLs de efeito mediano, com 6,70%; 7,25%; 7,53%; 8,02%; 9,09%; 10,90%; 11,21%; 12,56%; 13,59%; 14,09% de explicação da variação fenotípica observada, QTL 10, QTL11, QTL 5, QTL 7, QTL 9, QTL 12, QTL 6, QTL 8, QTL 4 e QTL 3, respectivamente, encontrados nos grupos de ligação 2, 6, 8, 9 e 10, os outros 2 QTL apresentaram efeito baixo, explicando 3,15% e 3,48% da variação observada no fenótipo, dispostos no grupo de ligação 1. É importante ressaltar que as interações apresentaram efeito mediano, sendo que a interação QTL3 com QTL11 explica 5,48% da variação e a interação QTL4 com QTL12 explica 9,72% das variações fenotípicas observadas. (Tabela 2).

Pela análise dos locos de efeito gênico aditivo observou-se que tanto o genitor Sekati quanto o JS-12 influenciam na redução da incidência, já que foram observados, seis QTL influenciando positivamente a média em cada genitor. Estudo de Vivas et al. (2013a) apontam níveis de resistência à incidência de mancha-de-phoma nos genótipos Sekati e JS-12, enquanto Vivas et al. (2014) confirmam os níveis de resistência do genótipo JS-12.

### 3.3.5. CONCLUSÃO

Os parentais da população apresentaram alelos favoráveis no que tange a resistência a doenças foliares, mesmo este não sendo o foco principal do cruzamento, o que permitiu a obtenção de um patrimônio genético diversificado na população segregante. Conclui-se ainda que a variabilidade genética apresentada na população F<sub>4</sub> pode ser utilizada em programas de melhoramento, visando resistência genética à pinta-preta e mancha-de-phoma, causadas pelos fungos *A. caricae* e *S. caricae*.

Para a identificação de QTL de resistência, a utilização de múltiplos QTL para dados normais, bem como *two-parts* + múltiplos QTL para dados não normais, mostrou-se adequada, permitindo o mapeamento de 51 QTLs, sendo observados QTLs de com efeitos individuais, variando de 1,03% a 49,83%. Foram identificados oito QTLs de grande efeito, 28 QTLs de médio efeito e 15 QTLs de pequeno efeito.

A resistência à pinta-preta e mancha-de-phoma é poligênica, com predominância de efeitos sobredominância.

A partir das informações obtidas será possível sintetizar um conjunto de *primers* capazes de realizar um anelamento em regiões do genoma em forte ligação com os fatores de resistência, permitindo deste modo, o desenvolvimento de marcadores altamente específicos que serão convertidos para seleção assistida (SAM) nos programas de melhoramento genético de mamoeiro.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allard, R.W. (1971) *Princípios do melhoramento genético de plantas*. 2º. São Paulo 381p.
- Almeida, C.L.P. de. (2017) Índices Multivariados e Blup multisafras na seleção de genótipos de Goiabeira. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes - RJ 86p.
- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J.L. de M., Sparovek, G. (2014) Koppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol Zeitschrift* 22: 711–728.
- Antonio, R.P., Santos, J.B. dos., Alves, F.C., Gonçalves, P.R.C., De Lara, L.A.C. (2012) Seleção assistida por marcadores de dna em retrocruzamento visando resistência ao mofo branco em feijoeiro. *Rev Caatinga* 25: 61–67.
- Aravind, G., Bhowmik, D., Duraivel, S., Harish, G. (2013) Traditional and Medicinal Uses of *Carica papaya*. *J Med Plants Stud* 1: 7–15.
- Assunção, M.P. (2014) Estimativas de parâmetros genéticos e estratégias de seleção no maracujazeiro azedo. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) Universidade do Estado de Mato Grosso. Tangará da Serra 54p.
- Azad, A.K., Rabbani, G., Amin, L. (2012) Plant Regeneration and Somatic Embryogenesis from Immature Embryos Derived through Interspecific

- Hybridization among Different Carica Species. *Int J Mol Sci* 13: 17065–17076.
- Badillo, V.M. (1971) Monografía de la familia Caricaceae. Maracay, Venezuela Facultad de Agronomía: Editorial Nuestra América C.A. 221p.
- Badillo, V.M. (1993) Caricaceae – Segundo esquema. *Rev La Fac Agron La Univ Cent Venez Macaray* 64.
- Badillo, V.M. (2000) Carica L. vs. Vasconcella St. Hil. (Caricaceae): con la rehabilitación de este último. *Ernstia* 10: 74–79.
- Barbieri, M. (2017) MAMÃO/CEPEA: Exportações seguem recordes na parcial de 2017. In: Hf Bras. <http://www.hfbrasil.org.br/br/mamao-cepea-exportacoes-seguem-recordes-na-parcial-de-2017.aspx>. Accessed 26 dez 2017
- Barchi, L., Lanteri, S., Portis, E., Acquadro, A., Valè, G., Toppino, L., Rotino, G.L. (2011) Identification of SNP and SSR markers in eggplant using RAD tag sequencing. *BMC Genomics* 12: 1–9.
- Barros, G.B. de A. (2015) Desempenho agronômico, capacidade combinatória e análise molecular de linhagens de mamoeiro (*Carica papaya* L.) em Topcross. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro 127p.
- Barros, G.B. de A., Aredes, F.A.S., Ramos, H.C.C., Catarina, R.S., Pereira, M.G. (2017) Combining ability of recombinant lines of papaya from backcrossing for sexual conversion. *Rev Ciência Agronômica* 48: 166–174.
- Bastos, I.T., Barbosa, M.H.P., Cruz, C.D., Burnquist, W.L., Bressiani, J.A., Da Silva, F.L. (2003) Análise dialéctica em clones de cana-de-açúcar. *Bragantia* 62: 199–206.
- Bernardo, R. (2008) Molecular markers and selection for complex traits in plants: Learning from the last 20 years. *Crop Sci* 48: 1649–1664.
- Bhering, L.L., Cruz, C.D. (2008) Tamanho de população ideal para mapeamento genético em famílias de irmãos completos. *Pesqui Agropecu Bras* 43: 379–385.
- Blas, A.L., Yu, Q., Veatch, O.J., Paull, R.E., Moore, P.H., Ming, R. (2012) Genetic mapping of quantitative trait loci controlling fruit size and shape in papaya. *Mol*

*Breed* 29: 457–466.

- Borém, A., Miranda, G.V. (2013) *Melhoramento de plantas*. 6.ed. Viçosa: Editora UFV., 523p.
- Braga, M.F. (2011) Mapeamento de QTL (Quantitative Trait Loci) associados à resistência do maracujá-doce à bacteriose. Tese (Doutorado) - - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” 286p.
- Brogini, R.L. (2005) Mapeamento de genes de resistência à ferrugem e de QTLs envolvidos na resistência à septoriose em soja. Tese de Doutorado - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo 93p.
- Broman, K.W., Sen, S. (2009) *A Guide to QTL Mapping with R/qtl*. 396p.
- Bruna, E. Della., Moreto, A.L., Dalbó, M.A. (2012) Uso do coeficiente de repetibilidade na seleção de clones de pessegueiro para o litoral sul de Santa Catarina. *Rev Bras Frutic* 34: 206–215.
- Cabral, C.S. (2016) Análise genética da resistência a *Fusarium oxysporum* f. sp. *lactucae* raça 1 em alface: Aplicação de marcadores do tipo RGA e de SNPs derivados de Genotyping-by-sequencing. Tese de Doutorado. Programa de Pós-graduação em Fitopatologia, Universidade de Brasília, Brasília 182p.
- Cabral, P.D.S., Soares, T.C.B., Lima, A.B.P., Soares, Y.J.B., Silva, J.A. da. (2011) Análise de trilha do rendimento de grãos de feijoeiro ( *Phaseolus vulgaris* L .) e seus componentes. *Rev Ciência Agronômica* 42: 132–138.
- Caixeta, E.T. (2006) *Marcadores moleculares*. Viçosa - MG: UFV, 374p.
- Carbonell, S.A.M., Chiorato, A.F., Resende, M.D.V. de., Dias, D.L.A. dos S., Beraldo, A.L.A., Perina, E.F. (2007) Estabilidade de cultivares e linhagens de feijoeiro em diferentes ambientes no estado de São Paulo. *Bragantia* 66: 193–201.
- Cardoso, D.L. (2012) Análise Dialélica para rendimento e qualidade de fruto do mamoeiro. Tese (Doutorado) Programa de Genética e Melhoramento de Plantas, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes
- Cardoso, D.L., Luz, L.N. da., Macêdo, C.M.P. de., Gonçalves, L.S.A., Pereira, M.G. (2014) Heterosis in papaya: inter and intragroup analysis. *Rev Bras Frutic* 36:

610–619.

- Cardoso, D.L., Vivas, M., Amaral-Junior, A.T. do., Pereira, M.G. (2015) Análise dialélica de Hayman de características relacionadas à produção e a qualidade de frutos em mamoeiro. *Bragantia* 74: 394–399.
- Cardoso, D.L., Vivas, M., Pinto, F.O., Viana, A.P., Amaral Júnior, A.T. do., Pereira, M.G. (2017) Diallel mixed-model analysis of papaya fruit deformities. *Ciência Rural* 47: 1–4.
- Carneiro, M.S., Vieira, M.L.C. (2002) Mapas genéticos em plantas. *Bragantia* 61: 89–100.
- Carvalho, F.A. and., Renner, S.S. (2012) A Dated Phylogeny of the Papaya Family (Caricaceae) Reveals the Crop's Closest Relatives and the Family's Biogeographic History. *Mol Phylogenet Evol* 65: 46–53.
- Carvalho, F.A. and., Renner, S.S. (2014) The phylogeny of the Caricaceae. *In: Ming, R., Moore, P.H. (org) Genetics and Genomics of Papaya*. Springer, New York: p. 81–92 81–92
- Carvalho, C. de., Kist, B.B., Santos, C.E. dos., Treichel, M., Filter, C.F. (2017) *Anuário Brasileiro de Fruticultura 2017*. Santa Cruz do Sul: Editora Gazeta Santa Cruz, 88p.
- Carvalho, L.P. De., José, F., Farias, C., Morello, C.D.L., Teodoro, P.E. (2016) Uso da metodologia REML / BLUP para seleção de genótipos de algodoeiro com maior adaptabilidade e estabilidade produtiva. *Bragantia* 1–8.
- Chagné, D., Batley, J., Edwards, D., Forster, J.W. (2007) Single nucleotide polymorphism genotyping in plants. *Assoc Mapp plants* 77–94.
- Chaudhary, D., Srivasta, D.P., Ghosh, A.K., Seethara, R. (1973) Genetic variability and correlation for yield components in rice. *Indian J Agric Sci* 43: 181–184.
- Chen, C., Yu, Q., Hou, S., Li, Y., Eustice, M., Skelton, R.L., Veatch, O., Herdes, R.E., Diebold, L., Saw, J., Feng, Y., Qian, W., Bynum, L., Wang, L., Moore, P.H., Paull, R.E., Alam, M., Ming, R. (2007) Construction of a sequence-tagged high-density genetic map of papaya for comparative structural and evolutionary genomics in Brassicales. *Genetics* 177: 2481–2491.
- Chutimanitsakun, Y., Nipper, R.W., Cuesta-Marcos, A., Cistué, L., Corey, A.,

- Filichkina, T., Johnson, E.A., Hayes, P.M. (2011) Construction and application for QTL analysis of a Restriction Site Associated DNA (RAD) linkage map in barley. *BMC Genomics* 12: 4.
- CNA. (2017) Balanço 2016/Perpectivas 2017. *Fruticultura\_Secex* 93–97.
- Collard, B.C.Y., Jahufer, M.Z.Z., Brouwer, J.B., Pang, E.C.K. (2005) An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: The basic concepts. *Euphytica* 142: 169–196.
- Cortes, D.F.M. (2017) Desenvolvimento de linhagens de mamoeiro assistido por imagens digitais. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro 159p.
- Cortes, D.F.M., Catarina, R.S., Barros, G.B. de A., Santana, F.A., Arêdes., Silveira, S.F. da., Ferregueti, G.A., Ramos, H.C.C., Viana, A.P., Pereira, M.G. (2017) Model-assisted phenotyping by digital images in papaya breeding program. *Sci Agric* 74: 294–302.
- Costa, A. de F.S. da., Dantas, J.L.L., Pereira, M.G., Cattaneo, L.F., Costa, A.N. da., Moreira, S.O. (2013) Botânica , melhoramento e variedades. *Inf Agropecuário, Belo Horiz* 34: 14–24.
- Cruz, C.D. (2013) GENES - a software package for analysis in experimental statistics and quantitative genetics. *Acta Sci* 35: 271–276.
- Cruz, C.D. (2005) *Princípios de genética quantitativa*. Viçosa, MG: UFV, 394p.
- Cruz, C.D., Carneiro, P.C.S. (2003) *Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético*. Viçosa - MG: Editora UFV, 585p.
- Cruz, C.D., Miranda, J.E.C. de., Costa, C.P. da. (1988) Correlações, efeitos diretos e indiretos de caracteres agrônômicos sobre a produção de pimentão (*Capsicum annum* L.). *Rev Bras Genét* 11: 921–8.
- Cruz, C.D., Regazzi, A.J. (1997) *Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético*. Viçosa - MG: Editora UFV, 390p.
- Cruz, C.D., Regazzi, A.J., Carneiro, P.C.S. (2012) *Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético*. 3.ed. Viçosa, MG: Editora UFV, 514p.
- Cruz, C.D., Vencovsky, R. (1989) Comparação de alguns métodos de análise

- dialélica. *Rev Bras Genética, Ribeirão Preto* 12: 425–438.
- Damasceno Junior, P.C., Costa, F.R. da., Pereira, T.N.S., Neto, M.F., Pereira, M.G. (2009a) Karyotype determination in three Caricaceae species emphasizing the cultivated form ( *C. papaya* L.). *Caryologia* 62: 10–15.
- Damasceno Junior, P.C., Pereira, T.N.S., Neto, M.F., Pereira, M.G. (2010) Meiotic behavior of *Carica papaya* and *Vasconcellea monoica*. *Caryologia* 63: 229–236.
- Damasceno Junior, P.C., Pereira, T.N.S., Pereira, M.G., Silva, F.F. Da., Souza, M.D.M., Nicoli, R.G. (2009b) Preferential reproduction mode of hermaphrodite papaya plant (*Carica papaya* L; Caricaceae). *Rev Bras Frutic* 31: 182–189.
- Dantas, J.L.L., Castro Neto, M.T. de. (2000) Aspectos botânicos e fisiológicos. In: Trindade, A. V. (org) *Mamão produção: aspectos técnicos.*, Embrapa Ma. Cruz das Almas - BA: Brasília: Embrapa Informação Tecnológica., p. 77 77.
- Dantas, J.L.L., Lima, J.F. De. (2001) Seleção e recomendação de variedades de mamoeiro: Avaliação de Linhagens e Híbridos. *Rev Bras Frutic* 23: 617–621.
- Davis, R.L. (1927) Report of the plant breeder. *Reports Puerto Rico Agric Exp Stn* 14–15.
- Dianese, A.C., Blum, L.E.B., Dutra, J.B., Lopes, L.F., Sena, M.C., Freitas, L.F., Yamanishi, O.K. (2007) Reação de Genótipos de Mamoeiro à Variola e à Podridão-do-pé. *Fitopatol Bras* 32: 419–423.
- Doerge, R.W. (2002) Mapping and analysis of quantitative trait loci in experimental populations. *Nat Rev Genet* 3: 43–52.
- Duarte, I. de A., Ferreira, J.M., Nuss, C.N. (2003) Potencial discriminatório de três testadores em “ topcrosses ” de milho. *Pesqui Agropecu Bras* 38: 365–372.
- Elder, R.J., Macleod, W.N.B., Bell, K.L., Tyas, J.A., Gillespie, R.L. (2000) Growth, yield and phenology of 2 hybrid papayas (*Carica papaya* L.) as influenced by method of water application. *Aust J Exp Agric* 40: 739–746.
- Ellis, M.B. (1971) Dematiaceus hyphomycetes Commonwealth Micological Institute. *Kew Surrey, England* 273–274.
- Etter, P.D., Bassham, S., Hohenlohe, P.A., Johnson, E.A., Cresko, W.A. (2012) SNP Discovery and Genotyping for Evolutionary Genetics Using RAD

- Sequencing. *In: Orgogozo, V., Rockman, M. (org) Molecular Methods for Evolutionary Genetics. Methods in Molecular Biology (Methods and Protocols)*, vol 772. Humana Press, p. 157–178
- Falconer, D.S. (1987) *Introduction to quantitative genetics*. 3rd.ed. Harlon: Longman Scientific and Technical, 279p.
- Falconer, D.S., Mackay, T.F.C. (1996) *Introduction to Quantitative Genetics*. 4th.ed. Edinburgh: Longman, 464p.
- FAO e OCDE. (2015) *Perspectivas Agrícolas Perspectivas Agrícolas no Brasil : desafios da agricultura brasileira. In: Perspectivas Agrícolas 2015-2024*. Roma: p. 54 54
- Faria, L.M. de. (2007) Mapeamento genético e detecção e QTLs em um cruzamento de limão “Cravo” e citrumelo ‘Swingle. *Dissertação (mestrado em Agricultura Tropical e Subtropical) Instituto Agrônomo de Campinas- IAC* 93p.
- Ferreira, M.E., Grattapaglia, D. (1998) *Introdução ao uso de marcadores moleculares em análise genética*. 3.ed. Brasília DF: EMBRAPA/CENARGEN, 220p.
- Fronza, V. (2003) *Genética da reação da soja a Fusarium solani f. sp. glycines*. Tese (Doutorado) –. Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba SP 154p.
- Fu, D., Xiao, M., Hayward, A., Fu, Y., Liu, G., Jiang, G., Zhang, H. (2014) Utilization of crop heterosis : a review. *Euphytica* 197: 161–173.
- Fulladolsa, A.C., Navarro, F.M., Kota, R. (2015) Application of Marker Assisted Selection for Potato Virus Y Resistance in the University of Wisconsin Potato Breeding Program. *Am J Potato Res* 92: 444–450.
- Gabrovska, I., Valdiviesco, A.S., Becquer, A., Saenz, B. (1967) Las enfermedades virosas de la fruta bomba (Carica papaya L.) en Cuba. *Rev Agric Piracicaba* 1: 1–21.
- Garcia, A. (1999) *A resistência dos fungos como consequência da utilização de fungicidas sistêmicos: mecanismos de resistência, monitoramento e estratégias anti-resistência*. Documentos. Porto Velho: Embrapa Rondônia, 28p.

- Gardner, C., Eberhart, S. (1966) Analysis and Interpretation of the Variety Cross Diallel and Related Populations. *Biometrics* 22: 439–452.
- Ghini, R. (2001) Fungos resistentes. *Rev Cultiv Gd Cult* ED 28.
- Ghini, R., Kimati H. (2000) *Resistência de fungos a fungicidas*. 1<sup>a</sup>. Jaguariúna: Embrapa Meio Ambiente, 78p.
- Gonçalves, V.M.L., Oliveira, C.R.R. de., Mussi-Dias, V., Vivas, M., Silveira, S.F. da. (2015) Esporulação in vitro de *Asperisporium caricae*, agente causal da pinta-preta do mamoeiro. In: *IV Congresso Fluminense de iniciação científica e tecnologica*. Campos dos Goytacazes: Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro,
- Gridi-Papp, I.L., Cia, E., Fuzatoo, M.G., Chiavegato, E.J., Dudienas, C., Pezzinatto, M.A., Sabino, J.C., Camargo, A.P. de., Campana, M.P. (1994) Melhoramento do algodoeiro para resistência multipla a doenças, nematoides e broca da raiz em condições de campo. *Bragantia* 53: 33–45.
- Griffing, B. (1956) Concept of general and especific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Aust J Biol Sci* 9: 463–493.
- Gschwend, A.R., Wai, C.M., Zee, F., Arumuganathan, A.K., Ming, R. (2013) Genome size variation among sex types in dioecious and trioecious Caricaceae species. *Euphytica* 189: 461–469.
- Hallauer, A.R., Carena, M.J., Miranda Filho, J.B. (2010) *Quantitative genetics in maize breeding*. 3.ed. New York: Springer, 663p.
- Hallauer, A.R., Lopez-Perez, E. (1979) Comparisons among tasters for evaluating lines of corn. In: IL.Am. (org) *Proc. 34th Annu. Corn Sorghum Research Conference Chicago*. Washington D.C.: Seed Trade Assoc., p. 57–75 57–75
- Harkness, R.W. (1967) *Papaya growing in Florida*. Florida: Fla. Agr. Ext. Serv.,
- Hayman, B.I. (1954a) The Analysis of Variance of Diallel Tables. *Biometrics* 10: 235–244.
- Hayman, B.I. (1954b) The Theory and Analysis of Diallel Crosses. *Genetics* 39: 789–809.
- Hikishima, M., Canteri, M.G., Godoy, C. V. (2010) Quantificação de danos e relações entre severidade, medidas de refletância e produtividade no

- patossistema ferrugem asiática da soja. *Trop Plant Pathol* 35: 96–103.
- Hofmeyr, J.D.J. (1938) Genetical studies of *Carica papaya* L. *South African Dep f Agric Sci Bull* 35: 300–304.
- Holliday, P. (1980) *Fungus diseases of tropical crops*. New York: Dover Publications Inc., 607p.
- Horovitz, S. (1954) Determinación del sexo en *Carica papaya* L. Estructura hipotética de los cromossomas sexuales. *Agron Trop* 17: 323–343.
- Hu, X. (2015) A comprehensive comparison between ANOVA and BLUP to valuate location-specific genotype effects for rape cultivar trials with random locations. *F Crop Res* 179: 144–149.
- IBGE, I.B. de G. e E. (2017) *Produção Agrícola*.
- Ishii, Y., Holtzmann, O.W. (1963) Papaya mosaic disease in Hawaii. *Plant Dis Reporter, Beltsv* 47: 947–951.
- Jansen, R.C. (1993) Interval mapping of multiple quantitative trait loci. *Genetics* 135: 205–211.
- Jardim, S.N., Guimarães, C.T., Magalhães, J.V., Souza, I.R.P. De., Paula, U.G.L., Casela, C.R., Costa, R.V. da., Guimarães, P.E.O., Parentoni, S.N., Guimarães, L.J.M., Pacheco, C.A.P., Silva, A.R. da., Oliveira, E. De. (2008) Mapeamento de QTLs visando a implementação de seleção assistida para resistência a doenças foliares em milho.
- Kao, C.H., Zeng, Z.B., Teasdale, R.D. (1999) Multiple interval mapping for quantitative trait loci. *Genetics* 152: 1203–16.
- Koehler, A.D. (2004) Embriogênese somática em mamoeiro (*Carica Papaya* L.): anatomia, histoquímica e influência de ACC, AVG e STS e de pulsos de 2, 4-D. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Viçosa -MG, Universidade Federal de Viçosa 73p.
- Lander, E.S., Botstein, D. (1989) Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. *Genetics* 121: 185–199.
- Lander, E.S., Green, P., Abrahamson, J., Barlow, A., Daly, M.J., Lincoln, S.E., Newburg, L. (1987) MAPMAKER: An interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural

- populations. *Genomics* 1: 174–181.
- Li, Y.S., Du, M., Zhang, Q.Y., Hashemi, M., Liu, X.B., Hebert, S.J., 1. (2013) Correlation and path coefficient analysis for yield components of vegetable soybean in Northeast China. *Legum Res* 36: 284–288.
- Liberato, J.R., Do-Vale, F.X.R., Cruz, C.D. (1999) Técnicas estatísticas de análises multivariadas e a necessidade de o fitopatologista conhece-las. *Fitopatol Bras* 24: 5–8.
- Liberato, J.R., McTaggart, A.R., Shivas, R.G. (2007) *Asperisporium* black spot of papaya (*Asperisporium caricae*). In: Pest Dis. Image Libr. <http://www.padil.gov.au>. Accessed 3 fev 2015
- Liberato, J.R., Silva, S.D.V.M., Luz, E.D.M.N. (2000) Avaliação da associação entre diferentes sintomas da vassoura-de-bruxa em plântulas de cacaueteiro, pelo uso da análise de agrupamento. *Summa Phytopathol* 26: 428–435.
- Liberato, J.R., Zambolim, L. (2002) Controle das doenças causadas por fungos, bactérias e nematóides em mamoeiro. In: Zambolim, L., Vale, F.X.R., Monteiro, A.J.A., Costa, H. (org) *Controle de doenças de plantas: fruteiras*, 2.ed. Vitória ES.: p. 1023–1138 1023–1138
- Liu, B.H., Knapp, S.J. (1990) GMENDEL: A program for Mendelian segregation and linkage analysis of individual or multiple progeny populations using log-likelihood ratios. *J Hered* 81: 407–407.
- Lorieux, M., Ndjioudjop, M.N., Ghesquiére, A. (2000) A first interspecific *Oryza sativa* x *Oryza glaberrima* microsatellite-based genetic linkage map. *Theor Appl Genet* 100: 593–601.
- Lucena, C.C. de. (2016) *Polos de produção de mamão no Brasil*. 1º Edição. Cruz das Almas - BA: Embrapa Mandioca e Fruticultura, 47p.
- Luz, L.N. da. (2014) Novos híbridos de mamoeiro com adaptação às regiões tradicionais e semiáridas do Brasil. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento) -Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro – UENF 91p.
- Luz, L.N. da., Pereira, M.G., Barros, F.R., Barros, G. de B., Ferregueti, G.A. (2015) Novos híbridos de mamoeiro avaliados nas condições de cultivo tradicional e no semiárido brasileiro. *Rev Bras Frutic* 37: 159–171.

- Lynch, M., Walsh, B. (1998) *Genetics and analysis of quantitative traits*. 1 edition. Sinauer Associates is an imprint of Oxford University Press, 980p.
- Ma, H., Moore, P.H., Liu, Z., Kim, M.S., Yu, Q., Fitch, M.M.M., Sekioka, T., Paterson, A.H., Ming, R. (2004) High-Density Linkage Mapping Revealed Suppression of Recombination at the Sex Determination Locus in Papaya. *Genetics* 166: 419–436.
- Macedo, C.M.P. de., Pereira, M.G., Cardoso, D.L., Silva, R.F. da. (2013) Evaluation of seed physiological quality of papaya elite hybrids, their reciprocal crosses and parents. *J Seed Sci* 35: 190–197.
- Machado, B.Q.V. (2017) Diversidade genética em soja com diferentes níveis de resistência ao *Sclerotinia sclerotiorum*, correlações, análise de trilha e população de plantas. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia 103p.
- Maia, M.C.C., Resende, M.D.V. de., Oliveira, L.C. de., Vasconcelos, L.F.L., Lima Neto, J.F.P. (2014) Análise genética em genótipos de manga rosa via Reml/Blup. *Rev Agrotecnologia* 5: 1–16.
- Manly, K.F., Cudmore, R.H., Meer, J.M. (2001) Map Manager QTX, cross-platform software for genetic mapping. *Mamm Genome* 12: 930–932.
- Marin, S.L.D. (2001) Melhoramento genético do mamoeiro (*Carica papaya* L.): Habilidade combinatória de genótipos dos grupos “Solo” e “Formosa”. Tese (Doutorado em Produção Vegetal) - Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro – UENF 117p.
- Marin, S.L.D., Pereira, M.G., Amaral Júnior, A.T. Do., Martelleto, L.A.P., Ide, C.D. (2006a) Partial diallel to evaluate the combining ability for economically important traits of papaya. *Sci Agric* 63: 540–546.
- Marin, S.L.D., Pereira, M.G., Do Amaral, A.T., Martelleto, L.A.P., Ide, C.D. (2006b) Heterosis in papaya hybrids from partial diallel of “Solo” and “Formosa” parents. *Crop Breed Appl Biotechnol* 6: 24–29.
- Martins, G.N., Pereira, M.G., Silva, R.F. da., Oliveira, A.C.S. de., Silva, F. da. (2009) Efeito do pólen nas características físicas e fisiológicas de sementes de mamão. *Rev Bras Sementes* 31: 19–26.
- Martuscello, J.A., Jank, L., Da Fonseca, D.M., Cruz, C.D., Da Cunha, D.D.N.F.V.

- (2007) Repetibilidade de caracteres agronômicos em *Panicum maximum* Jacq. *Rev Bras Zootec* 36: 1975–1981.
- Mattos, J.K., Fonseca, J.N., Takatsu, A., Fontes, A.C.A. (1974) *Ascochyta* do Mamoeiro: observações acerca de sua ocorrência no Distrito Federal. *Cerrado* 25: 18–19.
- Mendes, T.N. (2017) Análise de marcadores SSR-ESTs relacionados a firmeza do fruto em mamoeiro (*Carica Papaya* L.). Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro 110p.
- Menezes, B.R.S., Daher, R.F., Gravina, G.D.A., Silva, V.B., Rodrigues, E. V., Oliveira, M.L.F., Tardin, F.D., Ponciano, N.J., Araújo, M.S.B. de., Rocha, A. dos S. (2016) Seleção de genótipos de capim-elefante (*Pennisetum purpureum*) utilizando a metodologia REML/BLUP. *Rev Ciências Agrárias* 39: 360–365.
- Menezes, M., Oliveira, S.M.A. de. (1993) *Fungos fitopatogênicos*. Recife: UFRPE, Imprensa Universitária, 277p.
- Michereff, S.J., Barros, R. (2001) *Proteção de plantas na agricultura sustentável*. Recife: UFRPE, Imprensa Universitária, 368p.
- Ming, R., Yu, Q., Moore, P.H. (2007) Sex determination in papaya. *Semin Cell Dev Biol* 18: 401–408.
- Montgomery, D.C. & Peck, E.A. (1981) *Introduction to linear regression analysis*. New York: John Wiley, 504p.
- Moraes, S.A. de. (2007) Quantificação de doenças de plantas. In: Hypertexto. [http://www.infobibos.com/Artigos/2007\\_1/doencas/index.htm%3E](http://www.infobibos.com/Artigos/2007_1/doencas/index.htm%3E). Accessed 18 jan 2018
- Moretzsohn, M.C., Barbosa, A.V.G., Alves-Freitas, D.M.T., Teixeira, C., Leal-Bertioli, S.C.M., Guimarães, P.M., Pereira, R.W., Lopes, C.R., Cavallari, M.M., Valls, J.F.M., Bertioli, D.J., Gimenes, M.A. (2009) A linkage map for the B-genome of *Arachis* (Fabaceae) and its synteny to the A-genome. *BMC Plant Biol* 9: 40.
- Moulin, M.M. (2013) Construção de mapa genético, identificação de QTL'S associados a caracteres agronômicos e detecção de inibidores de protease em *Capsicum baccatum* var. *pendulum*. Tese (Doutorado em Genética e

- melhoramento de plantas) Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro - Campos dos Goytacazes - RJ 142p.
- Nishijima, W.T., Dickman, M.B., Ko, W.H., Ooka, J.J. (1994) Papaya diseases caused by fungi. *In*: Ploetz, R.C., Zentmyer, G.A., Nishijima, W.T., Rohrbach, K.G. & Ohr, H.D. (org) *Compendium of tropical fruit diseases*, St. Paul. p. 58–64
- Nishijima, W.T., Zhu, Y.J. (2004) Developing a Broad Disease Resistance in Carica Papaya against Fungal Diseases. *CTAHR/HARC Proj Propos* 30.
- Nogueira, A.P.O., Sedyama, T., Sousa, L.B. de., Hamawaki, O.T., Cruz, C.D., Pereira, D.G., Matsuo, É. (2012) Análise de trilha e correlações entre caracteres em soja cultivada em duas épocas de semeadura. *Biosci J* 28: 877–888.
- Oliveira, A.A.R. (2005) *Developing disease resistance in carica papaya L. against fungal diseases*. EMBRAPA/CNPMPF. Postdoctoral Report, 47p.
- Oliveira, A.A.R., Nascimento, A.S. do., Barbosa, C. de J., Santos Filho, H.P., Meissner Filho, P.E. (2000) Doenças. *In*: Silva, J.M. de M. (org) *MAMÃO Fitossanidade (Série Frutas do Brasil, 11)*, Embrapa Co. Brasília DF: Embrapa Mandioca e Fruticultura (Cruz das Almas, BA), p. 37–50
- Oliveira, A.A.R., Santos Filho, H.P., Andrade, E.C. de., Meissner Filho, P.E. (2011a) Impacto potencial das mudanças climáticas sobre as doenças do mamoeiro no Brasil. *In*: GHINI, R., HAMADA, E., BETTIOL, W. (org) *Impactos das mudanças climáticas sobre doenças de importantes culturas no Brasil*. Jaguariúna: Embrapa Meio Ambiente: p. 356
- Oliveira, E.J., Da Silva Santos, V., Souza de Lima, D., Machado, M.D., Lucena, R.S., Motta, T.B.N., da Silva Castellen, M. (2008) Selection on yellow passion fruit progenies by multivariate indices Abstract. *Pesqui Agropecu Bras* 43: 1543–1549.
- Oliveira, T.N., Santos, M.V.F., Lira, M.A., Mello, A.C.L., Ferreira, R.L.C., Lira Júnior, M.A., Silva, N.G.M. (2011b) Estimativa de coeficientes de repetibilidade para Mancha Ocular em clones de pennisetum. *Arch Zootec* 60: 797–808.
- Oliveira, C.R.R. de. (2015) Resistência de mamoeiro à Pinta-Preta e variabilidade genética de *Asperisporium caricae* (SPEG.) MAUBL. Tese (Doutorado em

- Genética e Melhoramento de Plantas) - Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro 74p.
- Oliveira, E.J. de., de Lima, D.S., Lucena, R.S., Motta, T.B.N., Dantas, J.L.L. (2010) Correlações genéticas e análise de trilha para número de frutos comerciais por planta em mamoeiro. *Pesqui Agropecu Bras* 45: 855–862.
- Passos, A.L.P. (2016) Mapeamento de locos de resistência ao crestamento bacteriano comum do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.). Dissertação (Mestrado em Genética e melhoramento de plantas) Universidade Federal de Goiás 78p.
- Paterson, A.H., Tanksley, S.D., Sorrells, M.E. (1991) DNA Markers in Plant Improvement. *Adv Agron* 46: 39–90.
- Pedrozo, C.Â., Benites, F.R.G., Barbosa, M.H.P., Resende, M.D.V. de., Silva, F.L. da. (2009) Eficiência De Índices De Seleção Utilizando a Metodologia Reml/Blup No Melhoramento Da Cana-De-Açúcar. *Sci Agrar* 10: 31–36.
- Pereira, A.V. da S. (2009a) Sensibilidade a Fungicidas e Adaptabilidade de *Lasiodiplodia theobromae* Patogênico ao Mamão. Dissertação (Mestrado em Fitopatologia) Universidade Federal Rural de Pernambuco - Recife 57 fp.
- Pereira, M.G. (2009b) Frutimamão. *In: Simpósio do Papaya Brasileiro, 4*. Vitória.: Anais... CD ROM.,
- Pereira, M.G., Ferregueti, G.A., Pereira, T.N.S., Ramos, H.C.C., Cortes, D.F.M., Santa-Catarina, R., Luz, L.N., Barros, G.B.A., Arêdes, F.A.S., Boechat, M.S.B., Silveira, S.F., Oliveira, J.G. (2015) Melhoramento genético do mamoeiro: programa Uenf/Caliman. *In: Anais do VI Simpósio do papaya brasileiro*. Vitória, 6: p. 1–41 1–41
- Pereira, T.B., Carvalho, J.P.F., Botelho, C.E., Resende, M.D.V., Rezende, J.C., Mendes, A.N.G. (2013) Eficiência da seleção de progênies de café F4 pela metodologia de modelos mistos (REML/BLUP). *Bragantia* 72: 230–236.
- Pinto, F.O., Luz, L.N., Pereira, M.G., Cardoso, D.L., Ramos, H.C.C. (2013) Metodologia dos modelos mistos para seleção combinada em progênies segregantes de mamoeiro. *Rev Bras Ciências Agrárias - Brazilian J Agric Sci* 8: 211–217.
- Poltronieri, T.P.S., Silveira, S.F., Vivas, M., Santa Catarina, R., Cortes, D.F.M., Azevedo, A.O.N., Pereira, M.G. (2017) Selecting black-spot resistant papaya

- genotypes derived from backcrossing and hybrids. *Genet Mol Res.* doi: 10.4238/gmr16019401
- Quintal, S.S.R. (2013) Melhoramento da Goiabeira *P. guajava* via metodologia de modelos mistos. Tese (Doutorado em Produção Vegetal) Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes - RJ 193p.
- Ramalho, M.A.P., Abreu, A.F.B., Santos, J.B., Nunes, J.A.R. (2012a) *Aplicações da Genética Quantitativa no Melhoramento de Plantas Autógamas*. Lavras MG: UFLA, 522p.
- Ramalho, M.A.P., Araújo, L.C.A. (2011) Melhoramento de plantas autógamas. *Crop Breed Appl Biotechnol* 11: 1–7.
- Ramalho, M.A.P., Santos, J.B. dos., Pinto, C.A.B.P., Souza, E.A. de., Gonçalves, F.M.A., Souza, J.C. de. (2012b) *Genética na agropecuária*. 5.ed. Lavras MG 563p.
- Ramos, H.C.C. (2010) Retrocruzamento em mamoeiro: Avanço de gerações e seleção de linhagens via procedimentos clássicos e moleculares. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro 134p.
- Ramos, H.C.C. (2007) Melhoramento populacional do mamoeiro (*Carica papaya* L.) assistido por marcadores microssatélites. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro 136p.
- Ramos, H.C.C., Pereira, M.G., Silva, F.F. Da., Viana, A.P., Ferreguetti, G.A. (2011) Seasonal and genetic influences on sex expression in a backcrossed segregating papaya population. *Crop Breed Appl Biotechnol* 11: 97–105.
- Ramos, H.C.C., Pereira, M.G., Viana, A.P., Luz, L.N. da., Cardoso, D.L., Ferreguetti, G.A. (2014) Combined Selection in Backcross Population of Papaya (*Carica papaya* L.) by the Mixed Model Methodology. *Am J Plant Sci* 5: 2973–2983.
- Reis, E.M., Leites, A., Forcelini, C.A. (2006) Relações entre Intensidade da Doença, Refletância da Radiação Solar e Rendimento de Grãos no Patossistema

- Ferrugem da Folha de Trigo Embrapa 16. *Medicina (B Aires)* 447–454.
- Resende, M.D.V. (2002) *Genética biométrica e estatística no melhoramento de plantas perenes*. Brasília DF: Embrapa Informação Tecnológica, 975p.
- Resende, M.D.V., Furlani-Júnior, E., Moraes, M.L.T., Fazuoli, L.C. (2001) Estimativas de parâmetros genéticos e predição de valores genotípicos no melhoramento do cafeeiro pelo procedimento REML/BLUP. *Bragantia* 60: 185–193.
- Resende, M.D.V. de. (2007) *Matemática e estatística na análise de experimentos e no melhoramento genético*. Colombo: Embrapa Florestas, 359p.
- Resende, M.D.V. de. (2004) *Métodos estatísticos ótimos na análise de experimentos de campo*. 1.ed. Colombo: Embrapa Florestas, 57p.
- Resende, M.D.V. de. (2016) Software Selegen-REML / BLUP : a useful tool for plant breeding. *Crop Breed Appl Biotechnol* 16: 330–339.
- Resende, M.D.V. de., Duarte, J.B. (2007) Precisão e controle de qualidade em experimentos de avaliação de cultivares. *Pesqui Agropecu Trop* 37: 182–194.
- Rezende, J.A., Martins, M.C. (2005) Doenças do mamoeiro. In: Kimati, H.; Amorim, L.; Bergamin Filho, A.; Camargo, L.E.A.; Rezende, J.A.M. (org) *Manual de fitopatologia: doenças das plantas cultivadas.*, Ceres, v.2. São Paulo: p. 435–443 435–443.
- Rezende, J.A.M., Fancelli, M.I. (1997) Doenças do mamoeiro (*Carica papaya*). In: Kimati, H., Amorim, L., Bergamim Filho, A., et al. (org) *Manual de fitopatologia: doenças das plantas cultivadas*. São Paulo: Agronômica Ceres, p. 486–496 486–496
- Ritzinger, C.H.S.P., Souza, J. da S., Oliveira, A.A.R., Nascimento, A.S. do., Oliveira, A.M.G., Barbosa, C. de J., Martins, D. dos S., Coelho, E.F., Filho, H.P.S., Oliveira, J.R.P., Dantas, J.L.L., Tatagiba, J. da S., Sanches, N.F., Meissner Filho, P.E., Marin, S.L.D. (2000) *MAMÃO Fitossanidade (Série Frutas do Brasil, 11)*. Embrapa Co. Brasília - DF: Embrapa Mandioca e Fruticultura (Cruz das Almas, BA),
- Rocha, M.R. da. (2014) Estratégias de Seleção no melhoramento genético do maracujazeiro azedo. Dissertação (mestrado em Agronomia - Produção Vegetal) Universidade Federal de Viçosa - Rio Paranaíba MG 50p.

- Rocha, M.R. da., Belan, L.L., Belan, L.L., Rafael, A. da M., Moraes, W.B. (2017) Correlação entre intensidade de ferrugem e produção de cafeeiros conilon. *In: SEAGRO: ANAIS DA SEMANA ACADÊMICA DO CURSO DE AGRONOMIA DO CCAE/UFES*. Alegre ES:
- Roy, J.K., Smith, K.P., Muehlbauer, G.J., Chao, S., Close, T.J., Steffenson, B.J. (2010) Association mapping of spot blotch resistance in wild barley. *Mol Breed* 26: 243–256.
- Santa-Catarina, R. (2016) Capacidade combinatória, heterose de linhagens endogâmicas recombinantes e análise de imagens digitais em mamoeiro (*Carica papaya* L.). Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro 86p.
- Santos, M.C., Barreto, M. (2003) Estudo epidemiológico da varíola do mamoeiro em cultivares submetidos a tratamento com fungicidas. *Summa Phytopathol* 29: 141–146.
- Santos, P.H.D., Carvalho, B.M., Aguiar, K.P., Aredes, F.A.S., Poltronieri, T.P.S., Vivas, J.M.S., Mussi Dias, V., Bezerra, G.A., Pinho, D.B., Pereira, M.G., Silveira, S.F. (2017) Phylogeography and population structure analysis reveals diversity by mutations in *Lasiodiplodia theobromae* with distinct sources of selection. *Genet Mol Res*. doi: 10.4238/gmr16029681
- Santos, P.H.D. dos. (2013) Produtos alternativos no controle de doenças fúngicas em folha e fruto de mamoeiro. Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal) Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro - Campos dos Goytacazes Dissertaçãoop.
- Santos Filho, H.P., Noronha, A.C.S., Oliveira, A.A.R., Sanches, N.. (2007) Mamoeiro. In: Portal do Agronegócio.
- Scherloski, A., Montecelli, T.D.N., Mioranza, F., Lazzari, F., Polo, L.R.T., Schuster, I. (2015) Validação de marcadores moleculares para resistência à giberela em genótipos Brasileiros de trigo. *Pesqui Agropecu Bras* 50: 63–72.
- Schuster, I. (1996) *Correlações, coeficientes de trilha, composição de gluteninas e qualidade do trigo para panificação*. Viçosa: UFV, 98p.
- Schuster, I., Cruz, C. (2004) *Estatística genômica aplicada a populações derivadas*

- de cruzamentos controlados*. 1.ed. Viçosa - MG: Editora UFV, 568p.
- Schuster, I., Cruz, C.D. (2008) *Estatística genômica aplicada a populações derivadas de cruzamentos controlados*. 2.ed. Viçosa: UFV, 307-310p.
- Searle, S.R., Casella, G., McCulloch, C.E. (1992) *Variance Components*. New York: John Wiley, 501p.
- Semagn, K., Bjørnstad, Å., Ndjioudjop, M.N. (2006) Principles , requirements and prospects of genetic mapping in plants. *African J Biotechnol* 5: 2569–2587.
- Serrano, L.A.L., Cattaneo, L.F. (2010) O Cultivo do mamoeiro no Brasil. *Rev Bras Frutic* 32: 657–959.
- Shapiro, S.S., Wilk, M.B. (1965) An Analysis of Variance Test for Normality (Complete Samples). *Biometrika* 52: 591–611.
- Silva, U.C. (2015a) Efeito da alotetraploidização em espécies silvestres de *Arachis* e mapeamento de QTLs de resistência à ferrugem ( *Puccinia arachidis* Speg.) em população F 6 de genoma B. Tese (Doutorado em Biologia Molecular) Universidade de Brasília, Brasília -DF 130p.
- Silva, C.A. da., Schmildt, E.R., Schmildt, O., Alexandre, R.S., Cattaneo, L.F., Ferreira, J.P., Nascimento, A.L. (2016) Correlações fenotípicas e análise de trilha em caracteres morfoagronômicos de mamoeiro. *Rev Agro @Mambiente on-Line* 10: 217.
- Silva, E.H. da. (2014) Variabilidade genética e fisiológica de populações de *Meloidogyne incognita* e identificação de QTLs de uma nova fonte de resistência do algodoeiro (*Gossypium* spp.) a esse nematoide. Tese ( Doutorado em Fitopatologia) Universidade de Brasília, Brasília- DF 162p.
- Silva, F.A.M. da. (2016) REML/BLUP para predição de valores genotípicos de topcrosses e seleção de testadores em milho. Dissertação (Mestrado em Agronomia - Genética e melhoramento de plantas) – Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal - SP 57p.
- Silva, F.F. da. (2006) Abordagem clássica e molecular do melhoramento genético do mamoeiro. Tese (Doutorado em Produção Vegetal) - Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro 133p.

- Silva, F.F. da., Pereira, M.G., Campos, Wellington Ferreira Damasceno Junior, P.C., Pereira, T.N.S., Souza Filho, G.A. de., Ramos, H.C.C., Viana, A.P., Ferregueti, G.A. (2007) DNA marker-assisted sex conversion in elite papaya genotype (*Carica papaya* L.). *Crop Breed Appl Biotechnol* 7: 52–58.
- Silva, T.P. da. (2015b) Predição de ganhos genéticos via REML/BLP em progenies S2 de mamoeiro. Dissertação (Mestrado em Agronomia/Fitotecnia) - Fortaleza - CE, Universidade Federal do Ceará 55p.
- Silva, T.P. da., Vidal Neto, F. das C., Do Vale, J.C. (2017) Prediction of genetic gains with selection between and within S2 progenies of papaya using the REML/Blup analysis. *Pesqui Agropecuária Bras* 52: 1167–1177.
- St.Clair, D.A. (2010) Quantitative Disease Resistance and Quantitative Resistance Loci in Breeding. *Annu Rev Phytopathol* 48: 247–268.
- Storey, W.B. (1953) Genetics of the papaya. *Jour Hered* 44: 70–78.
- Stuber, C.W., Edwards, M.D., Wendel, J.F. (1987) Molecular-marker-facilitated investigations of quantitative trait loci in maize. II. Factors influencing yield and its component traits. *Crop Sci* 27: 639–648.
- Suzuki, M.S., Zambolim, L., Liberato, J.R. (2007) Progresso de doenças fúngicas e correlação com variáveis climáticas em mamoeiro. *Summa Phytopathol* 33: 167–177.
- Tanksley, S.D. (1993) Mapping Polygenes. *Annu Rev Genet* 27: 205–233.
- Tavares, G.M. (2009) Podridão do pé do mamoeiro: infestação em solos de cultivo, controle alternativo com indutores de resistência e *Trichoderma* e avaliação dos mecanismos de defesa. Tese (Doutorado em Fitopatologia) Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife PE 113p.
- Teixeira, D.H.L., Oliveira, M. do S.P. de., Gonçalves, F.M.A., Nunes, J.A.R. (2012) Correlações genéticas e análise de trilha para componentes da produção de frutos de açaizeiro. *Rev Bras Frutic* 34: 1135–1142.
- Terra, C.E.P.S., Vivas, M., Melo, C.S., Silveira, S.F., Pereira, M.G. (2008) Elaboração e validação de escala diagramática para avaliação da severidade da podridão preta (*Phoma caricae papayae*) em folhas de mamoeiro (*Carica papaya*). In: *XX Congresso Brasileiro de Fruticultura*. Vitória ES.: Anais,

- Thiribhuvanamala, G., Alice, D., Parthasarathy, S., Karthikeyan, G. (2016) Prevalence of black leaf spot of papaya caused by *Asperisporium caricae* in Tamil Nadu, India. *Pest Manag Hortic Ecosyst* 22: 193–194.
- Toledo, E.R. De., Leandro, R.A., Souza Junior, C.L. De., Souza, A.P. De. (2008) Mapeamento de QTLs: uma abordagem Bayesiana. *Rev Bras Biometria* 26: 107–114.
- Treichel Michelle, et al. (2016) *Anuário Brasileiro da Fruticultura*. Santa Cruz do Sul: Editora Gazeta Santa Cruz, 88p.
- Valdisser, P.A.M.R., Pappas, G.J., de Menezes, I.P.P., Müller, B.S.F., Pereira, W.J., Narciso, M.G., Brondani, C., Souza, T.L.P.O., Borba, T.C.O., Vianello, R.P. (2016) SNP discovery in common bean by restriction-associated DNA (RAD) sequencing for genetic diversity and population structure analysis. *Mol Genet Genomics* 291: 1277–1291.
- Van Ooijen, J.W., Voorrips, R.E. (2001) JoinMap 3.0 - A software for the calculation of genetic linkage maps (Software). *Plant Res Int Wageningen, Netherlands* 1–51.
- Ventura, J.A., Costa, H., Tatagiba, J.S. (2003) Manejo das doenças do mamoeiro. *In: MARTINS, D.S., COSTA, A.F.S. (org) Cultura do mamoeiro: tecnologias de produção*. Vitória-ES: Incaper, p. 229–308
- Viana, A.P., Resende, M.D.V. de. (2014) *Genética Quantitativa no Melhoramento de Fruteiras*. 1.ed. Rio de Janeiro: Interciência, 296p.
- Vignal, A., Milan, D., Sancristobal, M., Eggen, A. (2002) A review on SNP and other types of molecular markers and their use in animal genetics. *Genet Sel Evol* 34: 275–305.
- Vivas, M. (2009) Avaliação de germoplasma e híbridos de Mamoeiro quanto à resistência a doenças causadas pelos fungos *Asperisporium caricae*, *Colletotrichum gloeosporioides*, *Oidium caricae* e *Phoma caricae-papayae*. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro 111p.
- Vivas, M. (2012) Melhoramento genético do mamoeiro visando resistência à pinta-preta, mancha-de-phoma e oídio. Tese (Doutorado em Genética e

- Melhoramento de Plantas) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro 144p.
- Vivas, M., da Silveira, S.F., do Amaral, A.T., Cardoso, D.L., Pereira, M.G. (2013a) Herança da resistência do mamoeiro a doenças fúngicas com base em análise dialélica de Hayman. *Bragantia* 72: 332–337.
- Vivas, M., da Silveira, S.F., Vivas, J.M.S., dos Santos, P.H.D., Carvalho, B.M., Daher, R.F., do Amaral Júnior, A.T., Pereira, M.G. (2017) Phenotypic characterization of papaya genotypes to determine powdery mildew resistance. *Crop Breed Appl Biotechnol* 17: 198–205.
- Vivas, M., Da Silveira, S.F., Vivas, J.M.S., Viana, A.P., Do Amaral junior, A.T., Pereira, M.G. (2014a) Seleção de progênies femininas de mamoeiro para resistência a mancha-de-phoma via modelos mistos. *Bragantia* 73: 446–450.
- Vivas, M., Felipe, S., Maganha, J., Vivas, S., Pereira, M. (2013b) Predição de ganhos genéticos e seleção de progênies de mamoeiro para resistência à pinta-preta. *Trop Plant Pathol* 38: 142–148.
- Vivas, M., Silveira, S.F., Pio-Viana, A., Amaral-Júnior, A.T., Ferregueti, G.A., Pereira, M.G. (2015) Resistance to multiple foliar diseases in papaya genotypes in Brazil. *Crop Prot* 71: 138–143.
- Vivas, M., Silveira, S.F., Viana, A.P., Amaral, A.T., Cardoso, D.L., Pereira, M.G. (2014b) Efficiency of circulant diallels via mixed models in the selection of papaya genotypes resistant to foliar fungal diseases. *Genet Mol Res* 13: 4797–4804.
- Vivas, M., Silveira, S.F. da., Amaral Junior, A.T. do., Cardoso, D.L., Pereira, M.G. (2013c) Herança da resistência do mamoeiro a doenças fúngicas com base em análise dialélica de Hayman. *Bragantia* 72: 332–337.
- Vivas, M., Silveira, S.F. da., Cardoso, D.L., Amaral Júnior, A.T. do., Pereira, M.G. (2014c) Heterose para resistência a mancha-de-phoma em híbridos de mamoeiro obtidos a partir de cruzamentos entre e dentro de grupos heteróticos. *Summa Phytopathol* 40: 318–322.
- Vivas, M., Silveira, S.F. da., Cardoso, D.L., Pereira, M.G., Santos, P.H.D. dos., Ferregueti, G.A. (2012a) Capacidade combinatória e heterose para resistência a pinta-preta em mamoeiro por meio de análise dialélica. *Trop Plant Pathol* 37:

326–332.

- Vivas, M., Silveira, S.F. da., Cardoso, D.L., Pereira, M.G., Vivas, J.M.S., Ferreguetti, G.A. (2012b) Capacidade combinatória em mamoeiro para resistência a oídio. *Bragantia* 71: 455–459.
- Vivas, M., Silveira, S.F. da., Pereira, M.G. (2012c) Prediction of genetic gain from selection indices for disease resistance in papaya hybrids. *Rev Ceres* 59: 781–786.
- Vivas, M., Silveira, S.F. da., Pereira, M.G., Cardoso, D.L., Ferreguetti, G.A. (2013d) Análise dialélica em mamoeiro para resistência a mancha-de-phoma. *Ciênc Rural* 43: 945–950.
- Vivas, M., Silveira, S.F. da., Terra, C.E.P. da S., Pereira, M.G. (2011) Testers for combining ability and selection of papaya hybrids resistant to fungal diseases. *Crop Breed Appl Biotechnol* 11: 36–42.
- Vivas, M., Silveira, S.F. Da., Terra, C.E.P.D.S., Pereira, M.G. (2010a) Reação de germoplasma e híbridos de mamoeiro à mancha-de-phoma (*Phoma caricae-papayae*) em condições de campo. *Trop Plant Pathol* 35: 323–328.
- Vivas, M., Silveira, S.F. da., Vivas, J.M.S., Pereira, M.G. (2012d) Patometria , parâmetros genéticos e reação de progênies de mamoeiro à pinta-preta.
- Vivas, M., Silveira, S.F. da., Vivas, J.M.S., Pereira, M.G. (2013e) Predição de ganhos genéticos e seleção de progênies de mamoeiro para resistência à pinta-preta. *Trop Plant Pathol* 38: 142–148.
- Vivas, M., Terra, C.E.P.D.S., Silveira, S.F. Da., Fontes, R.V., Pereira, M.G. (2010b) Escala diagramática para avaliação da severidade da pinta-preta em frutos de mamoeiro. *Summa Phytopathol* 36: 161–163.
- Wai, C.M., Moore, P.H., Paull, R.E., Ming, R., Yu, Q. (2012) An integrated cytogenetic and physical map reveals unevenly distributed recombination spots along the papaya sex chromosomes. *Chromosom Res* 20: 753–767.
- Wang, H., Jin, X., Zhang, B., Shen, C., Lin, Z. (2015) Enrichment of an intraspecific genetic map of upland cotton by developing markers using parental RAD sequencing. *DNA Res* 22: 147–160.
- Wright, S. (1921) Wright\_Correlation and Causation.pdf. *J Agric Res* 20: 557–585.

- Wright, S. (1923) The theory of path coefficients a reply to niles's criticism. *In: Genetics*. p. 239–255 239–255
- Wu, R., Ma, C.-X., Casella, G. (2007) *Statistical Genetics of Quantitative Traits - Linkage, Maps, and QTL*.
- Xu, Y., Crouch, J.H. (2008) Marker-Assisted Selection in Plant Breeding: From Publications to Practice. *Crop Sci* 48: 391–407.
- Yamanishi, O.K., Mello, R.M. de., Martins, V.A., Lima, L.A. de., Fagundes, G.R. (2006) Comportamento do mamoeiro Sekati nas condições do oeste da Bahia. *Rev Bras Frutic* 28: 79–82.
- Yang, W., Kang, X., Yang, Q., Lin, Y., Fang, M. (2013) Review on the development of genotyping methods for assessing farm animal diversity. *J Anim Sci Biotechnol* 4: 2–7.
- Zeng, Z.B. (1993) Theoretical basis for separation of multiple linked gene effects in mapping quantitative trait loci. *Proc Natl Acad Sci* 90: 10972–10976.
- Zeng, Z.B. (1994) Precision mapping of quantitative trait loci. *Genet Bethesda* 136: 1457–1468.
- Zhu, Y.J., Jia, R. (2016) Papaya genome analysis for disease resistance genes and molecular markers in *Carica papaya* and wild relative: *Vasconcellea goudotiana*. *Acta Hortic* 1111: 1–6.