

CONTROLE GENÉTICO DA CONCENTRAÇÃO DE 2-TRIDECANONA E DE 2-UNDECANONA EM CRUZAMENTOS INTERESPECÍFICOS DE TOMATEIRO⁽¹⁾

NORMA ELIANE PEREIRA⁽²⁾; NILTON ROCHA LEAL⁽²⁾;
MESSIAS GONZAGA PEREIRA⁽²⁾

RESUMO

Estudou-se o controle genético da concentração das metil-cetonas 2-tridecanona (2-TD) e 2-undecanona (2-UN) no cruzamento de *Lycopersicon esculentum* cv IPA-6 x *L. hirsutum* f. *glabratum* PI 134418. Para tal, as gerações parentais F₁ e F₂ foram avaliadas em experimento de casa de vegetação, sendo a quantificação das metil-cetonas foliares realizada por cromatografia gasosa com coluna capilar. Os resultados revelaram alta correlação (0,97; P > 0,001) entre as concentrações de 2-TD e 2-UN, possivelmente devido à ocorrência de efeitos pleiotrópicos ou de ligação gênica. O grau médio de dominância revelou a ocorrência de dominância parcial para as menores concentrações de 2-TD e 2-UN, cujas herdabilidades foram 0,75 e 0,78 respectivamente. A análise de média de gerações mostrou não haver adequação dos dados de concentração de 2-TD e 2-UN ao modelo aditivo-dominante, devido, possivelmente, a problemas de incongruidade ou a efeitos epistáticos.

Palavras-chave: 2-tridecanona, 2-undecanona, metil-cetonas, *L. hirsutum* f. *glabratum*, resistência a insetos, cruzamentos interespecíficos, melhoramento, tomate.

ABSTRACT

GENETIC CONTROL OF 2-TRIDECANONE AND 2-UNDECANONE CONCENTRATION IN TOMATO INTERSPECIFIC CROSS

Genetic control of methyl-ketones 2-tridecanone (2-TD) and 2-undecanone (2-UN) concentration was studied in a cross of *Lycopersicon esculentum* cv IPA-6 x *L. hirsutum* f. *glabratum* PI 134418. The progenitors F₁ and F₂ generations were evaluated in a green house experiment, and the level of methyl-ketones in the leaves were determined by capilar gas chromatography. The results indicate that there is high correlations between 2-TD and 2-UN concentrations (0.97; P > 0.001), indicating that pleiotropic or genic linkage effects may be occurring. The 2-TD and 2-UN showed complete dominance for low concentration and high heritability, 0.75 and 0.78, respectively. The generation means analysis showed that the results of 2-TD and 2-UN concentration can not be explained by the simple additive-dominant model, suggesting that the segregation distortion could be due to incongruity problems of interspecific crosses or epistatic gene action.

Key words: 2-tridecanone, 2-undecanone, methyl-ketone, *L. hirsutum* f. *glabratum*, insect resistance, interspecific hybridization, vegetable breeding, tomato.

⁽¹⁾ Parte da tese de doutorado da primeira autora. Recebido para publicação em 26 de março de 1999 e aceito em 4 de outubro de 2000.
⁽²⁾ Laboratório de Melhoramento Genético Vegetal (LMGV), Universidade Estadual do Norte Fluminense (UENF), Av. Alberto Lamego, 2000. 28015-620, Campos dos Goytacazes (RJ). E-mail: norma@uenf.br

1. INTRODUÇÃO

Entre as espécies silvestres de tomate, o *Lycopersicon hirsutum* tem se destacado como fonte de resistência a diversas espécies e ordens do filo Arthropoda, como ácaros (RODRIGUEZ et al., 1972), lepidópteros (ARAÚJO et al., 1985; FARRAR e KENNEDY, 1988), coleópteros (LOURENÇÃO et al., 1993), dípteros (PEREIRA, 1993), além de outros, sendo amplamente utilizado em programas de melhoramento visando à introgressão da resistência a insetos no tomate cultivado.

FERY e CUTHBERT (1975) foram os primeiros pesquisadores a sugerir que um fator não-identificado contido nas folhas de *L. hirsutum* f. *glabratum* era o responsável pelo efeito antibiótico dessa espécie em *H. zea*, e que tal efeito parecia ser de herança recessiva. Posteriormente, WILLIAMS et al. (1980) isolaram e quantificaram a 2-tridecanona (2-TD), metil-cetona de 13 carbonos, encontrada em folhagens de *L. hirsutum* f. *glabratum* PI 134417, em quantidade 72 vezes superior à encontrada em *L. esculentum*, e considerada o principal fator de resistência a insetos-pragas que incidem na espécie *L. hirsutum* f. *glabratum*.

DIMOCK e KENNEDY (1983) constataram em suas pesquisas que o conteúdo total de 2-tridecanona nos folíolos da PI 134417 é 0,3679% ($\pm 0,0288\%$) de sua massa fresca. Desse total, 99,5% foram encontrados no extrato superficial, enquanto 0,05% foi detectado em extrato homogeneizado dos folíolos. Assim, 2-TD está presente exclusivamente na superfície e não no interior dos folíolos da PI 134417 estabelecendo uma correlação positiva significativa entre sua concentração e a densidade do tricoma glandular tipo VI.

A descoberta da 2-TD como principal fator de resistência a insetos do *L. hirsutum* f. *glabratum*, constituiu-se no ponto central dos estudos de resistência a insetos do tomateiro, nas décadas de oitenta e noventa. Ensaio de laboratório foram realizados para confirmar a toxicidade da 2-TD a insetos-pragas (FARRAR e KENNEDY, 1987; KASHYAP et al., 1991; VENDRAMIM e GIUSTOLIN, 1993) e seu possível mecanismo de herança (ZAMIR et al., 1984; FARRAR e KENNEDY, 1987; NIENHUIS et al., 1987; BARBOSA E MALUF, 1996).

A 2-tridecanona pode ser encontrada em outros acessos de *L. hirsutum* f. *glabratum* e também apresentar quantidades próximas (PI 134418 e PI 126449) ou mesmo superiores (PI 126304) às encontradas na PI 134417 (EIGENBRODE e TRUMBLE, 1993).

Outra substância, 2-undecanona (2-UN), é citada juntamente com 2-TD como fator que confere a *L. hirsutum* f. *glabratum* resistência a insetos. Observou-se forte efeito letal de 2-TD em larvas de insetos-pragas e indício de possível efeito sinérgico de 2-UN com 2-TD (FARRAR e KENNEDY, 1987 e 1988).

ZAMIR et al. (1984), em estudos eletroforéticos com genitores F_1 , F_2 e retrocruzamentos do cruzamento de *L. esculentum* x *L. hirsutum* f. *glabratum*, relatam que, aparentemente, existe dominância para baixo nível de 2-TD, após demonstração de 5 locos de isoenzimas associados aos genes que controlam o nível de 2-TD nos 8 cromossomos rastreados. ZAMIR et al. (1984) sugerem, ainda, que há uma forte ligação entre o alelo *sp* (*Self-prunning*/porte determinado) e genes responsáveis pelo baixo nível de 2-TD, ou que existe um efeito pleiotrópico entre os mesmos. FERY e KENNEDY (1987), por sua vez, apresentaram resultados sugerindo que a alta concentração de 2-TD é condicionada por, no mínimo três genes recessivos, e a resistência à *Manduca sexta* apresenta herança similar.

Os resultados de NIENHUIS et al. (1987) em relação ao uso de RFLP sugerem que o tipo de ação gênica associada à expressão de 2-TD foi predominantemente aditiva, exceto para o QTL ligado ao loco C56, no qual a ação gênica foi não-aditiva. A interação observada entre os contrastes lineares, para alguns locos, pode sugerir que interações aditivas e epistáticas aditivas entre os locos de QTL's ligados são importantes nos valores de absorvância colorimétrica de 2-TD.

BARBOSA e MALUF (1996), em estudos com a população segregante do cruzamento de *L. esculentum* x *L. hirsutum* f. *glabratum*, estimaram que a herdabilidade no sentido amplo da concentração de 2-TD foi $0,61 \pm 0,18$, indicando que a seleção baseada em 2-TD pode ser efetiva como um critério de seleção indireta para resistência à traça do tomateiro (*Tuta absoluta*).

O presente trabalho - parte constituinte de um programa de melhoramento para resistência à traça do tomateiro - teve como intuito ampliar os conhecimentos acerca dos fatores de resistência a insetos no cruzamento entre *Lycopersicon esculentum* Mill e *L. hirsutum* f. *glabratum*, através do estudo do controle genético de 2-tridecanona e de 2-undecanona, bem como da relação entre as mesmas.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Material genético e condições experimentais

Foram semeados os parentais e as gerações F_1 e 216 indivíduos F_2 , do cruzamento de *Lycopersicon esculentum* cv IPA-6 x *L. hirsutum* f. *glabratum* PI 134418, e transplantadas para vasos com capacidade de 5 L de solo com substrato tratado, mantidos sobre bancadas a 80 cm do piso, em casa de vegetação modelo Venlo Van der Hoeven, localizada na área de convênio UENF/PESAGRO-RIO/EEC, em Campos dos Goytacazes (RJ). Desse material foram retirados propágulos vegetativos (brotações axilares),

colocados em bandejas de isopor com substrato e mantidos sob sombrite 50% e microaspersão, em casa de vegetação, até a data de instalação do experimento.

O experimento foi instalado em junho de 1997 em casa de vegetação, nas mesmas condições do ensaio de onde foram retirados os propágulos, composto por quatro blocos, e cada bloco contendo seis plantas de cada genitor e da F₁ e 53 plantas da geração F₂.

O substrato utilizado foi uma mistura 2:1 de solo e esterco de curral. Para cada 1.000 L de substrato foram adicionados 4 kg de superfosfato simples, 0,4 kg de cloreto de potássio, 2 kg de calcário dolomítico e 0,1 kg do micronutriente FTE Br. 10, sendo o mesmo desinfetado com brometo de metila. Realizaram-se três adubações em cobertura, segundo as recomendações de DE-POLLI (1988). Tratos culturais como irrigação (gotejamento), desbrota e amarrio foram realizados sempre que necessários. A temperatura média no período de condução do experimento manteve-se em torno de 25 °C.

2.2. Análise das metil-cetonas 2-tridecanona/2-undecanona

A coleta de material para a quantificação de 2-tridecanona e de 2-undecanona foi realizada segundo o método descrito por EIGENBRODE e TRUMBLE (1993). Foram retirados da quinta folha colhida, aproximadamente 30 cm² de folíolos com medidor de área foliar LICOR 3100 - Nebraska, os quais foram pesados em balança eletrônica Sartorius – precisão de 0,0001 g e, logo após, imersos em 10 mL de hexano grau HPLC. O material foi mantido em agitação por uma hora e meia, sendo o extrato, em seguida, filtrado em filtro Whatmann n° 4, restaurado ao volume de 10 mL com hexano e, finalmente, armazenado em freezer a -20 °C, até a ocasião da análise.

A análise foi realizada de outubro a dezembro de 1997, em cromatógrafo a gás, modelo Shimadzu GC-14B, com detector de ionização de chama (FID) e integrador (Shimadzu Chromatopac CR-6). O tipo de injeção empregada foi *splitless*, utilizando-se uma coluna capilar LM-1 de 30 m x 0,25 mm i.d. x 0,25 µm de espessura de filme (L & M Scientific, São Carlos, SP, Brasil). A temperatura do injetor foi 250 °C e do detector 300 °C. A programação de aumento de temperatura foi 50 a 100 °C (30 °C/min); 100 a 150 °C (5 °C/min); 150 a 170 °C (4 °C/min); 170 a 200 °C (20 °C/min) e 200 °C (por 5 min). O gás hélio foi o carreador utilizado (99,9% de pureza) a um fluxo aproximado de 1 mL por minuto.

Como padrão externo de 2-tridecanona (2-TD) e de 2-undecanona (2-UN) foram utilizados compostos

sintéticos com 99% de pureza (2-TD, Fluka Chemical Corp.; 2-UN, Pfaltz & Bauer, Inc.).

2.3. Análises genéticas

2.3.1. Análise de médias de gerações

Teste de escala conjunta do modelo aditivo-dominante

Para a realização das análises utilizaram-se quatro gerações [duas gerações parentais (P₁ e P₂), F₁ e F₂] conduzidas no experimento, tendo sido analisados os caracteres 2-TD e 2-UN. As análises foram realizadas segundo procedimento proposto por ROWE e ALEXANDER (1980), para o teste de escala conjunta de Cavalli (1952), citados por MATHER e JINKS (1971 e 1984).

A estimativa da variância das gerações parentais F₁ e F₂ foi realizada por meio de análise de variância por geração, eliminando-se o efeito de repetição (SINGH e CHAUDHARY, 1985).

2.3.2. Grau médio de dominância (GMD)

Os desvios de dominância podem assumir valores positivos ou negativos, ou mesmo serem nulos, como no caso em que não são unidirecionais. O grau médio de dominância (GMD), o qual torna possível analisar a magnitude e a direção dos desvios, foi estimado por meio de: $Gmd = d/a$ em que:

d = estimativa do desvio do heterozigoto em relação à média dos genitores;

a = estimativa do desvio dos homozigotos em relação à média dos genitores, calculados pelo teste de escala conjunta descrito no item anterior.

Para caracterização do efeito verificado a partir da estimativa do grau médio de dominância foi utilizada a escala proposta por STUBER et al. (1987), a saber: zero a 0,20 = aditivo; 0,21 a 0,80 = dominância parcial; 0,81 a 1,2 = dominância completa; >1,2 = sobredominância.

2.3.3. Estimativas de herdabilidade no sentido amplo (h^2_a)

Para cálculo da herdabilidade no sentido amplo, baseada em variâncias de gerações (FEHR, 1987; RAMALHO et al., 1993), foram utilizados os dados fenotípicos da concentração das metil-cetonas 2-tridecanona e 2-undecanona.

$$\sigma_E^2 = (\sigma^2_{P1} \cdot \sigma^2_{P2} \cdot \sigma^2_{F1})^{1/3}$$

em que:

$$\sigma^2_{P1} = \text{variância entre plantas de } P_1(\text{IPA-6}).$$

$$\sigma^2_{P2} = \text{variância entre plantas de } P_2(\text{PI134418}).$$

$$\sigma^2_{F1} = \text{variância entre plantas de } F_1.$$

$$\sigma_E^2 = \text{variância ambiental.}$$

2.3.4. Estimativa de correlação simples

Para análise da correlação linear simples de Pearson (CRUZ e REGAZZI, 1994), entre a concentração de 2-TD e 2-UN, foram utilizados os dados fenotípicos de 169 plantas da população F₂.

2.3.5. Programas Estatísticos

As análises citadas foram realizadas através dos programas SAS (SAS INSTITUTE, 1990) e Genes (CRUZ, 1997).

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1. Controle genético de 2-tridecanona

A concentração de 2-tridecanona encontrada no *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum* foi, em média, 46 vezes superior à encontrada no *Lycopersicon esculentum* (Quadro 1), não havendo sobreposição dos limites de variação dessa concentração observados entre o genitor silvestre, o genitor comercial e F₁. Nota-se que a distribuição da população F₂ tendeu para as menores concentrações de 2-TD. Padrão semelhante de segregação foi observado por ZAMIR et al. (1984), FERY e KENNEDY (1987) e BARBOSA e MALUF (1996).

FERY e KENNEDY (1987), analisando gerações do cruzamento de *Lycopersicon esculentum* cv Walter x *L. hirsutum* f. *glabratum* PI 134417, verificaram uma frequência de distribuição que sugere, no mínimo, três genes recessivos controlando altas concentrações de 2-tridecanona. O padrão de distribuição da geração F₂ e a significância do teste de escala conjunta, verificados no presente estudo, não são suficientemente seguros para a dedução do número de genes que estariam controlando esse caráter.

O teste de escala conjunta da concentração de 2-tridecanona (Quadro 2), apresenta qui-quadrado altamente significativo, denotando que o resultado não se ajusta ao modelo aditivo-dominante proposto. Os altos valores verificados de média e de variância do acesso PI 134418, diferindo em magnitude das médias e variâncias das demais gerações, provavelmente tenham sido responsáveis pela falta de ajuste

Quadro 2. Teste de escala conjunta e estimativas de parâmetros genéticos nas gerações parentais F₁ e F₂ (análise ponderada) para o caráter concentração de 2-tridecanona ($\mu\text{g}/\text{cm}^2$ de folha)

| Genótipos | Média | |
|----------------------|---------------------------|----------|
| | Observada | Estimada |
| IPA-6(P1) | 0,1524 | 0,1480 |
| PI 134418(P2) | 7,0352 | 1,2135 |
| F ₁ | 0,4139 | 0,3966 |
| F ₂ | 0,4426 | 0,5387 |
| Parâmetros do modelo | Estimativa | |
| m | 0,68097 \pm 0,6107435 | |
| a | 0,532559 \pm 0,633933 | |
| d | -0,284773 \pm 0,7652205 | |
| Gmd (d/a) | 0,55 | |
| | $\chi^2 = 81,97^{***}$ | |
| h_a^2 | 0,75 | |

***Qui = quadrado significativo a 0,1%.

h_a^2 = herdabilidade no sentido amplo.

Gmd = grau médio de dominância.

ao modelo proposto, ou mesmo, indicariam que o acesso PI 134418 não é tão estável quanto a cultivar IPA-6. Além disso, a segregação da população F₂ não apresenta todos os possíveis genótipos recombinantes, sendo de ocorrência rara genótipos com alta concentração de 2-TD.

Tal padrão anormal de distribuição foi atribuído à incongruidade. HOGENBOOM (1973) define incongruidade como uma barreira pré ou pós zigótica, causada pelo isolamento entre espécies, gerando distúrbios em cruzamentos interespecíficos devido ao não reconhecimento de parte das informações genéticas de um genitor pelo outro. A incongruidade seria uma deficiência, devido à falta de informações entre o gametófito masculino e o gametófito/espórofito feminino (LIEDL e ANDERSON, 1993). Esse fato seria, portanto, o responsável pela falha na recombinação da população F₂ do cruzamento de IPA-6 com PI 134418

Quadro 1. Número de plantas nas gerações parentais F₁ e F₂ do cruzamento de *Lycopersicon esculentum* x *L. hirsutum* f. *glabratum*, média, variância e limite de variação da concentração de 2-tridecanona ($\mu\text{g}/\text{cm}^2$ de folha)

| Genótipos | Número de plantas | Média $\mu\text{g}/\text{cm}^2$ de folha | Variância | Limite de variação | |
|----------------|-------------------|--|-----------|--------------------|-------|
| | | | | Min. | Max. |
| IPA-6 (P1) | 20 | 0,1524 | 0,0060 | 0,0 | 0,34 |
| PI 134418(P2) | 22 | 7,0352 | 9,7574 | 3,14 | 14,28 |
| F ₁ | 18 | 0,4139 | 0,01186 | 0,10 | 0,55 |
| F ₂ | 198 | 0,4426 | 0,3627 | 0,0 | 4,40 |

e da não-adequação dos dados ao modelo aditivo-dominante (Quadro 2).

Uma alternativa para diminuir a alta variância verificada em PI 134418 seria o uso de reproduções vegetativas de uma mesma planta. O procedimento é de extrema importância para caracteres sensíveis a alterações ambientais, visto que minimiza as diferenças genéticas entre plantas, atribuindo toda diferença verificada a fatores ambientais.

ZAMIR et al. (1984), avaliando gerações do cruzamento de *Lycopersicon esculentum* com *L. hirsutum* f. *glabratum* quanto à concentração de 2-tridecanona, observaram distorções na segregação dos dez marcadores agronômicos e isoenzimáticos utilizados; em 6 locos houve um excesso de homozigotos de *L. esculentum* e, em 3, um excesso de homozigotos de *L. hirsutum* f. *glabratum*. BARBOSA e MALUF (1996) também observaram a falta de adequação da segregação de 2-tridecanona ao modelo aditivo-dominante, através do uso do teste de escala conjunta simples.

O grau médio de dominância (Quadro 2), calculado a partir da análise ponderada de médias de gerações, apresentou dominância parcial para baixos valores de 2-TD. A herdabilidade de 2-TD, no sentido amplo, foi 0,75. No entanto essa estimativa é pouco confiável, tendo em vista a influência da baixa variância verificada no IPA-6, F₁ e F₂. Nesse sentido, a precisão da estimativa foi prejudicada em virtude da natureza dos dados e do alto erro-padrão das estimativas de **a** e **d**. A diferença entre as variâncias dos genitores e do F₁ fez com que houvesse uma subestimativa da variância ambiental, ao se estimar o efeito ambiental por meio da média geométrica das variâncias dos genitores e do F₁. Entretanto não foi possível estimá-la de maneira distinta, pois o uso de outras fórmulas para estimativa da variância ambiental tornou a herdabilidade no sentido amplo negativa.

LINCH e WALSH (1998) relatam que muitos autores preferem considerar herdabilidade negativa igual a zero, para evitar embaraços na discussão de seus dados, sendo assim possível a ocorrência de herdabilidade negativa quando a variância genética é baixa.

Cabe ao pesquisador avaliar a natureza de seus dados e optar pela fórmula ideal. Na presente pesquisa optou-se pelo uso da média geométrica para estimativa da variância ambiental, por se considerar que a alta variância verificada no genitor silvestre é consequência das altas concentrações de 2-TD encontradas no mesmo (o que não foi observado no genitor cultivado), e pelo uso de um método de quantificação sensível, a cromatografia gasosa com injeção do tipo *splitless*.

NIENHUIS et al. (1987) verificaram, através de locos marcados com RFLP's, ação gênica predominante-

mente aditiva em gerações de *Lycopersicon esculentum* x *L. hirsutum* f. *glabratum* PI 134417 e interações entre contrastes lineares para três locos, o que poderia sugerir interações epistáticas do tipo aditiva x aditiva entre os QTL's ("locos de caracteres quantitativos"). No presente estudo observa-se que, tanto efeitos aditivos como de dominância, estariam ocorrendo no cruzamento da cultivar IPA-6 com PI 134418.

3.2. Controle genético de 2-undecanona

Semelhante ao verificado com 2-tridecanona, a concentração de 2-undecanona em *L. hirsutum* f. *glabratum* PI 134418 é bastante superior ao que se observou no *Lycopersicon esculentum* (54 vezes maior) e nas gerações F₁ e F₂, fazendo com que a variância verificada na PI 134418 seja superior às das demais gerações (Quadro 3). A distribuição de 2-UN na geração F₂ assemelha-se à distribuição de 2-TD, sendo os recombinantes para altas concentrações de 2-UN raros, o que torna a curva com tendência para as menores concentrações. O grau médio de dominância -0,62 indicou dominância parcial para as menores concentrações de 2-UN.

O Qui-quadrado do teste de escala conjunta foi significativo ($P < 0,001$), conforme mostra o quadro 4, e seu valor influenciado pelo alto valor de média observada do genitor silvestre, ou mesmo devido a possíveis problemas de incongruidade ou efeitos epistáticos, que causaram desvio de segregação na análise de médias de gerações do caráter concentração de 2-TD.

A herdabilidade no sentido amplo foi 0,78, tendo sido extremamente influenciada pela discrepância entre variâncias, surgidas devido à grande diferença de magnitude da concentração de 2-UN, nos genitores e em F₁.

A falta de informações acerca do controle genético de 2-UN está ligada à noção de ser fator secundário na determinação da resistência a insetos. No entanto, um possível controle genético ou de ligação genética comum às duas metil-cetonas, faria com que altas concentrações de 2-TD fossem invariavelmente acompanhadas de altas concentrações de 2-UN, restringindo as recombinações.

Segundo Anderson, citado por BRIGGS e KNOWLES (1967), quatro fatores restringem a recombinação do caráter em F₂: eliminação gamética, eliminação zigótica, pleiotropia e ligação gênica. Entre estes, BRIGGS e KNOWLES (1967) destacam a pleiotropia como o mais importante na restrição de combinações não usuais.

FARRAR e KENNEDY (1987) acreditam que a junção de 2-undecanona com 2-tridecanona encontradas normalmente na PI 134417 de *L.h.* f. *glabratum*, nas concentrações 0,066% e 0,368% de massa fresca,

Quadro 3. Número de plantas nas gerações parentais F₁ e F₂ do cruzamento de *Lycopersicon esculentum* × *L. hirsutum* f. *glabratum*, média, variância e limite de variação da concentração de 2-undecanona (µg/cm² de folha)

| Genótipos | Número de plantas | Média µg/cm ² de folha | Variância | Limite de variação | |
|----------------|-------------------|-----------------------------------|-----------|--------------------|--------|
| | | | | Min. | Máx. |
| IPA-6 (P1) | 20 | 0,02078 | 0,00008 | 0,0 | 0,0372 |
| PI 134418(P2) | 22 | 1,14053 | 0,282776 | 0,43 | 2,2548 |
| F ₁ | 19 | 0,04759 | 0,000048 | 0,0 | 0,0659 |
| F ₂ | 198 | 0,057045 | 0,007812 | 0,0 | 0,6797 |

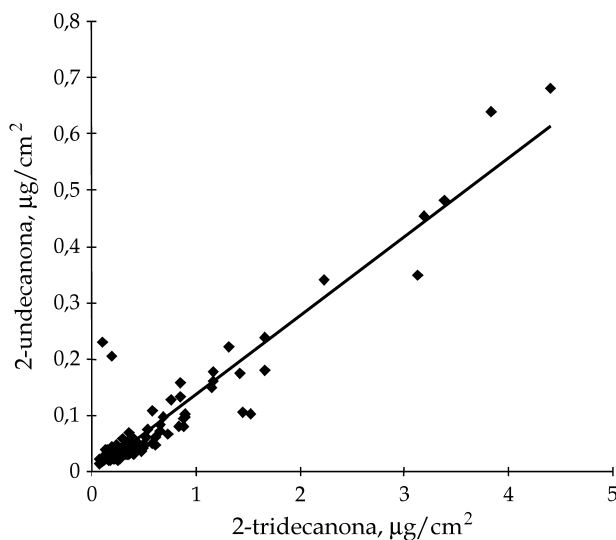
Quadro 4. Teste de escala conjunta e estimativas de parâmetros genéticos nas gerações parentais F₁ e F₂ para o caráter concentração de 2-undecanona (µg/cm² de folha)

| Genótipos | Média | |
|-----------------------------|---------------------------|----------|
| | Observada | Estimada |
| IPA-6(P1) | 0,0210 | 0,0206 |
| PI 134418(P2) | 1,1378 | 0,1680 |
| F ₁ | 0,0462 | 0,0452 |
| F ₂ | 0,05689 | 0,0697 |
| Parâmetros do modelo | Estimativa | |
| m | 0,0909 ± 0,01196 | |
| a | 0,07047 ± 0,01226 | |
| d | -0,0437 ± 0,0011779 | |
| Gmd (d/a) | -0,62 | |
| h _a ² | χ ² = 78,33*** | |
| | 0,78 | |

***Qui quadrado significativo a 0,1%.
h_a² = herdabilidade no sentido amplo.
Gmd = grau médio de dominância.

contribuiria de forma sinérgica para o aumento da mortalidade larval e viabilidade pupal de *Helicoverpa zea*. LIN et al. (1987) suspeitam, porém, que 2-UN existente nos tricomas foliares de *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum* serviria para manter 2-TD em estado líquido, ao passo que a mistura existente entre as duas metil-cetonas ajudaria a retardar a evaporação d 2-UN existente nos tricomas. A hipótese apóia-se na observação do aprisionamento dos insetos por uma substância viscosa que se forma quando o ápice dos tricomas foliares é rompido.

O coeficiente de correlação fenotípico entre 2-TD e 2-UN foi 0,97 (P = 0,001) (Figura 1), comprovando forte relação entre os dois caracteres, o que indicaria um possível efeito pleiotrópico, ou mesmo de ligação genética. Possíveis efeitos pleiotrópicos e de ligação gênica podem estar ocorrendo em outros caracteres,

**Figura 1.** Relação entre a concentração (r = 0,97) de 2-tridecanona e 2-undecanona na geração F₂ do cruzamento de *Lycopersicon esculentum* cv IPA-6 × *L. hirsutum* f. *glabratum* PI 134418.

não mencionados no presente estudo, mas que podem ser relevantes nas etapas futuras deste programa de melhoramento.

AGRADECIMENTOS

À FENORTE, pelo financiamento da pesquisa; ao professor Wilson Roberto Maluf (UFLA), por suas sugestões; ao professor José Djair Vendramim (ESALQ), por, gentilmente, ceder os padrões de 2-TD e 2-UN; ao professor Goulab Jham (UFV) e seu orientado Sérgio Tinoco, pelo esclarecimento quanto ao uso do cromatógrafo; aos bolsistas de IC e ao técnico agrícola da UENF, José Manoel e sua equipe, cujo auxílio foi primordial nos trabalhos mais intensos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ARAÚJO, M.L. DE; LEAL, N.R.; CRUZ C. DE A. DA. Avaliação de acessos de tomateiro em relação à incidência da broca das ponteiras (*Scrobipalpus* sp.). In:

- CONGRESSO BRASILEIRO DE OLERICULTURA, 25., 1985, Blumenau. *Resumos...* Blumenau: SOB, *Horticultura Brasileira*, Brasília, v.3, n.1, p.59, 1985.
- BARBOSA, L.V.; MALUF, W.R. Heritability of 2-tridecanone mediated arthropod resistance in an interespecific segregating generation of tomato. *Brazilian Journal of Genetics*, Ribeirão Preto, v.19, n.3, p.465-468, 1996.
- BRIGGS, F.N.; KNOWLES, P.F. *Introduction to plant breeding*. New York: Reinhold Publishing, 1967. 426p.
- CRUZ, C.D. *Programa Genes: aplicativo computacional em genética e estatística*. Viçosa: UFV, 1997. 442p.
- CRUZ, C.D.; Regazzi, A.J. *Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético*, 1.ed. Viçosa: UFV, Imprensa Universitária, 1994. 390p.
- DE-POLLI, H. (Coord.) *Manual de adubação para o Rio de Janeiro*. Itaguaí: Universidade Rural, 1988. 179p. (Coleção Universidade Rural. Ciências Agrárias, 2).
- DIMOCK, M.B.; KENNEDY, G.G. The role of glandular trichomes in the resistance of *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum* to *Heliothis zea*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, Dordrecht, v.33, p.263-268, 1983.
- EIGENBRODE, S.D.; TRUMBLE, J.T. Antibiosis to beet armyworm (*Spodoptera exigua*) in *Lycopersicon* accessions. *HortScience*, Alexandria, v.28, n.9, p.932-934, 1993.
- FARRAR JR, R.R.; KENNEDY, G.G. 2-undecanone a constituent of the glandular trichomes of *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum*: Effects on *Heliothis zea* and *Manduca sexta* growth and survival. *Entomologia experimentalis et Applicata*, Dordrecht, v.43, p.17-23, 1987.
- FARRAR JR, R.R.; KENNEDY, G.G. 2-undecanone, a pupal mortality factor in *Heliothis zea* sensitive larval stage and in planta activity in *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, Dordrecht, v.47, p.205-210, 1988.
- FEHR, W.R. (1987) *Principles of cultivar development*. Iowa: McGraw-Hill, 1987. 36p.
- FERY, R.L.; CUTHBERT JR, F.P. Antibiosis in *Lycopersicon* to the tomato fruitworm (*Heliothis zea*). *Journal of American Society for Horticultural Science*, Alexandria, v.100, n.3, p.276-278, 1975.
- FERY, R.L.; KENNEDY, G.G. Genetic analysis of 2-tridecanone concentration, leaf trichome characteristics, and tobacco hornworm resistance in tomato. *J. American Society Horticultural Science*, Alexandria, v.112, n.5, p.886-891, 1987.
- HOGENBOOM, N.G. A model for incongruity in intimate partner relationships. *Euphytica*, Dordrecht, v.22, p.219-233, 1973.
- KASHYAP, R.K.; KENNEDY, G.G.; FARRAR, JR. R.R. Mortality and inhibition of *Helicoverpa zea* parasitism rates by *Trochogramma* in relation to trichome/ methyl ketone mediated insect resistance of *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum*. *Journal of Chemical Ecology*, New York, v.17, n.12, p.2381-2395, 1991.
- LIEDL, B.E.; ANDERSON, N.O. Reproductive Barriers: identification, uses, and circumvention. In: JANICK, J. (Ed.). *Plant Breeding Reviews*. New York: John Wiley & Sons, 1993. v.11, cap.2, p.11-154, 1993.
- LIN, S.Y.H.; TRUMBLE, J.T.; KUMAMOTO, J. Activity of volatile compounds in glandular trichomes of *Lycopersicon* species against two insect herbivores. *Journal of Chemical Ecology*, New York, v.13, n.4, p.837-850, 1987.
- LOURENÇÃO, A.L.; NAGAI, H.; SIQUEIRA, W.J. Resistência de tomateiros (*Lycopersicon* spp.) a *Scrobipalpuloides absoluta*, *Tetranychus evansi* e ao vírus do vira-cabeça. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA, 14., 1993, Piracicaba. *Resumos...* Piracicaba: SEB, 1993. p.378.
- LYNCH, M.; WALSH, B. *Genetics and Analysis of Quantitative Traits*. Sunderland, Sinauer Associates, 1998. 980p.
- MATHER, K.; JINKS, J.L. *Biometrical genetics*. London: Chapman and Hall, 1971. 382p.
- MATHER, K.; JINKS, J.L. *Introdução à genética biométrica*. Tradução de DUARTE, F.A.M.; SENE, F de M.; ROTH-SCHILD, H.A.; LÔBO, R.B.; MORTARI, N.; Schlindwein, A.P. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1984. 242p.
- NIENHUIS, J.; HELENTJARIS, T.; SLOCUM, M.; RUGGERO, B.; SCHAEFER, A. Restriction fragment length polymorphism analysis of locos associated with resistance in tomato. *Crop Science, Madison*, v.27, p.797-803, 1987.
- PEREIRA, N.E. *Utilização da espécie silvestre Lycopersicon hirsutum no melhoramento do tomateiro, para resistência às pragas larva minadora Liriomyza sativae Blanchard, 1938 e traça da ponteira Scrobipalpuloides absoluta (Meyrick, 1917)*. Itaguaí-RJ, 1993. 122p. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) - Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ).
- RAMALHO, M.A.; SANTOS, J.B. DOS; ZIMMERMANN, M.J. DE O. *Genética quantitativa em plantas autógamas: aplicações no melhoramento do feijoeiro*. Goiânia: Editora UFG, 1993. 271p.
- RODRIGUEZ, J. G.; KNAVEL, D.E.; AINA, O.J. Studies in the resistance of tomatoes to mites. *Journal of Economic Entomology*, Madison, v.65, n.1, p.50-53, 1972.
- ROWE, K.E.; ALEXANDER, W.L. Computations for estimating the genetic parameters in joint-scaling test. *Crop Science*, Madison, v.20, p.20-109, 1980.
- SAS Institute. *SAS/STAT user's guide*. Cary, N.C.: SAS Institute, 1990.

- SINGH, R.K.; CHAUDHARY, B.D. Biometrical methods in quantitative genetic analysis. New Delhi: Kalyany Publishers, 1985. 318p.
- STUBER, C.W.; EDWARDS, M.D.; WENDEL, J.F. Molecular marker-facilitated investigations of quantitative trait loci in maize. II. Factors influencing yield and its component traits. *Crop Science*, Madison, v.27, p.639-648, 1987.
- VENDRAMIM, J.M.; GIUSTOLIN, P.L. Efeito dos alelos químicos 2-tridecanona e 2-undecanona, incorporados em dieta artificial, sobre a biologia de *Scrobipalpus absoluta* (Meyrick, 1917). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA, 14., 1993, Piracicaba. *Resumos...* Piracicaba: Sociedade Entomológica do Brasil, 1993. p. 377.
- WILLIAMS, W.G.; KENNEDY, G.G.; YAMAMOTO, R.T.; THACKER, J.D.; BORDNER, J.C. 2-Tridecanone: A naturally occurring insecticide from the wild tomato *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum*. *Science*, Washington, v.207, p.888, 1980.
- ZAMIR, G.W.; BEN-DAVID, T.S.; RUDICH, J.; JUVIK, J.A. A frequency distributions and linkage relationships of 2-tridecanone in interspecific segregating generations of tomato. *Euphytica*, Dordrecht, v.33, p.481-488, 1984.