

Melhoramento de plantas

8ª EDIÇÃO

Alúzio Borém | Glauco V. Miranda | Roberto Fritsche-Neto

oficina de textos

Copyright © 2021 Oficina de Textos

Grafia atualizada conforme o Acordo Ortográfico da Língua Portuguesa de 1990, em vigor no Brasil desde 2009.

CONSELHO EDITORIAL Cylon Gonçalves da Silva; Doris C. C. K. Kowaltowski;
José Galizia Tundisi; Luis Enrique Sánchez; Paulo Helene;
Rozely Ferreira dos Santos; Teresa Gallotti Florenzano

CAPA E PROJETO GRÁFICO Malu Vallim
DIAGRAMAÇÃO Luciana Di Iorio
PREPARAÇÃO FIGURAS Maria Clara
PREPARAÇÃO DE TEXTOS Natália Pinheiro Soares
REVISÃO DE TEXTOS Renata Sangeon
IMPRESSÃO E ACABAMENTO BMF gráfica e editora

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
(Câmara Brasileira do Livro, SP, Brasil)

Borém, Aluizio
Melhoramento de plantas / Aluizio Borém, Glauco
Vieira Miranda, Roberto Fritsche-Neto. -- 8. ed. --
São Paulo : Oficina de Textos, 2021.

Bibliografia
ISBN 978-65-86235-25-8

1. Plantas - Bancos de genes 2. Plantas -
Biotecnologia I. Miranda, Glauco Vieira. II.
Fritsche-Neto, Roberto. III. Título.

21-72340

CDD-581.4

Índices para catálogo sistemático:

1. Plantas : Botânica 581.4

Aline Grazielle Benitez - Bibliotecária - CRB-1/3129

Todos os direitos reservados à Editora Oficina de Textos
Rua Cubatão, 798
CEP 04013-003 São Paulo SP
tel. (11) 3085-7933
www.ofitexto.com.br atend@ofitexto.com.br

prefácio

à 8^a edição

O melhoramento de plantas vem adicionando novas técnicas e conceitos da agricultura sustentável aos tradicionais métodos de seleção praticados nos últimos 120 anos e que foram responsáveis para que as previsões catastróficas de Malthus não se realizassem.

As novas técnicas de melhoramento genético estão relacionadas ao uso da biotecnologia, como os marcadores moleculares, o sequenciamento de DNA, a engenharia genética, os transgênicos, entre outros. Esses assuntos são tratados no livro de forma simples e objetiva.

A agricultura sustentável, baseada nos aspectos econômicos, sociais e agroecológicos, executa e prioriza os diversos aspectos da seleção de plantas associados com a preservação do ambiente, da variabilidade genética e da interação com o homem e suas condições sociais, culturais e econômicas, tudo isso para aumentar a distribuição de riqueza e conhecimento, de forma ecologicamente responsável.

Durante o preparo deste livro, tivemos cuidado especial com a apresentação dos fundamentos teóricos do melhoramento de plantas e sua aplicação. A integração da teoria com os aspectos práticos é essencial para o melhorista de sucesso. Assim, esta obra foi escrita com o objetivo de tornar acessíveis os conhecimentos atualizados de melhoramento de plantas aos estudantes de graduação em Agronomia e pós-graduação em Genética e Melhoramento, Fitotecnia e Fitopatologia, bem como aos profissionais das áreas de Melhoramento de Plantas e Produção de Sementes. Além disso, extensa e atualizada bibliografia foi incluída no final do livro, visando estimular os leitores que desejarem aprofundar-se em qualquer tópico abordado.

Escrevemos este livro como parte de nossa modesta contribuição à formação intelectual daqueles que se dedicam ao desenvolvimento de novos cultivares. Mesmo tendo sido tarefa dura e desgastante, esta obra foi realizada com o entusiasmo de um melhorista, que, ao registrar um cultivar, pretende encontrar nele o produto do seu trabalho e sua contribuição para a melhoria do bem-estar da população.

Esta oitava edição foi acrescida de novos capítulos, vários outros receberam acréscimos e muitos foram atualizados, à luz de novos paradigmas dos cenários científico e econômico. Além disso, outros capítulos foram eliminados em razão de outras obras dos autores já abordarem, com mais detalhes, os seus conteúdos.

Esperamos que esta obra estimule os jovens melhoristas e sirva de referência aos mais experientes na tão nobre e empolgante atividade de melhoramento de plantas.

Viçosa, janeiro de 2021.

Borém, Glauco e Roberto

prefácio

à 1ª edição

(FOREWORD)

I take pleasure in writing the foreword for this plant breeding book because plant breeding offers outstanding opportunities to contribute to the well-being of mankind. The contribution to mankind comes about when new varieties of food, feed, and fiber crops are developed that increase productivity and reliability. Such varieties have become available and are being grown by large as well as small farmers. Ultimately the improved performance benefits society as a whole. Furthermore, good opportunities exist to increase contributions in the future through plant breeding. In the major crops many traits such as resistance to disease and insects deserve more attention, and in small acreage crops plant breeding programs are deserving a greater effort.

Dr. Borém's first exposure to plant breeding was at Universidade Federal de Viçosa where he was inspired by gifted teachers such as Drs. Tuneo Sedyama and Clibas Vieira (*in memoriam*). He subsequently studied at two of the largest and most prestigious plant breeding graduate centers in North America, i.e., at Iowa State University and the University of Minnesota. These programs are noted for providing excellent in-depth courses in applied and basic subjects and for a rich research experience. At these institutions, Dr. Borém had the benefit of associating with and taking courses from such prominent plant breeder/geneticists as Walter Fehr, Arnell Hallauer, and Ronald Philips. It was my pleasure to serve as his advisor for his doctorate program at the University of Minnesota.

This book was written to provide a broad integrated treatment of the subject of plant breeding and relies heavily on information gleaned by Dr. Borém during his study of plant breeding at Iowa State University and the University of Minnesota. Fundamental principles about plant breeding and genetics, background information needed in making plant breeding decisions and methods of breeding are emphasized. Information from related fields of knowledge such as plant pathology, plant physiology, agronomy, experimental design, cytogenetics, quantitative and molecular genetics is incorporated in selected chapters. The first several chapters provide introductory and background information. Chapters 13-20 focus on selection and breeding methods. The later chapters, 21-27, concentrate on special techniques and newer technologies.

The book is intended to be used by beginning and advanced students, as well as to serve as a reference for those interested in independent study of plant breeding. Instructors using this book are encouraged to select specific chapters to meet classroom needs depending on the desired level of instruction and the time available. Some readers will benefit from the list of references that accompany each chapter.

Finally, I would like to thank Dr. Borém for accepting the challenge of writing this book. It is not a surprise that he would undertake such a task as Dr. Borém was an unusually attentive and hard-working student.

Donald C. Rasmusson
University of Minnesota

sumário

1	MELHORAMENTO DE PLANTAS E A SOCIEDADE	19
1.1	Importância do melhoramento de plantas	20
1.2	Produtividade	24
1.3	Resistência a doenças	25
1.4	Resistência a insetos	25
1.5	Qualidade nutricional	26
1.6	Tolerância às condições adversas de clima e solo	26
1.7	Introdução de caracteres exóticos	27
1.8	Plantas ornamentais	27
1.9	Biocombustíveis	27
2	MELHORAMENTO EM ALGUMAS ESPÉCIES AGRONÔMICAS	29
2.1	Milho	29
2.2	Soja	31
2.3	Feijão	31
2.4	Arroz	31
2.5	Aveia	32
2.6	Algodão	32
2.7	Girassol	33
2.8	Maçã	33
3	PLANEJAMENTO DO PROGRAMA DE MELHORAMENTO	35
3.1	A oportunidade de negócios com a pequena empresa de melhoramento de plantas	39

4	SISTEMAS REPRODUTIVOS.....	41
4.1	Reprodução sexual	42
4.2	Reprodução assexual.....	47
4.3	Os métodos de melhoramento e os sistemas reprodutivos.....	47
5	RECURSOS GENÉTICOS	49
5.1	Centros de diversidade das plantas cultivadas	49
5.2	Uso e manutenção de germoplasma.....	55
6	VARIABILIDADE GENÉTICA DE NOVO	65
6.1	Mutações	65
6.2	Agentes mutagênicos	66
6.3	Indução de mutações no melhoramento de plantas.....	68
6.4	Transformação gênica	69
6.5	Variação somaclonal.....	70
7	HERDABILIDADE.....	72
7.1	Componentes da herdabilidade	72
7.2	Fatores que afetam a herdabilidade	75
7.3	Métodos para estimação da herdabilidade.....	77
7.4	Considerações finais.....	89
8	INTERAÇÃO GENÓTIPO × AMBIENTE.....	92
8.1	Principais causas da interação genótipo × ambiente.....	94
8.2	Uso das informações sobre a interação genótipo × ambiente.....	95
9	ADAPTABILIDADE E ESTABILIDADE DE COMPORTAMENTO.....	100
9.1	Homeostase	101
9.2	Tipos de estabilidade.....	102
9.3	Métodos de análise da estabilidade	103
9.4	Estimando a adaptabilidade e a estabilidade	111
9.5	Melhoramento visando à estabilidade.....	112

10	SELEÇÃO DE GENITORES	113
10.1	Tipos de cruzamento	114
10.2	Importância da seleção de genitores	115
10.3	Genitores potenciais	117
10.4	Filosofias de seleção de genitores	118
10.5	Métodos de seleção de genitores	120
11	CULTIVARES	128
11.1	Tipos de cultivares.....	129
12	INTRODUÇÃO DE GERMOPLASMA.....	134
12.1	Uso da introdução de germoplasma.....	135
13	SELEÇÃO NO MELHORAMENTO DE PLANTAS.....	137
13.1	Teoria das linhas puras	138
13.2	Seleção genealógica	139
13.3	Seleção massal	141
14	HIBRIDAÇÃO NO MELHORAMENTO DE PLANTAS	144
14.1	Tipos de população	146
14.2	Número <i>versus</i> tamanho de populações	149
15	MÉTODO DA POPULAÇÃO	153
15.1	Descrição do método	154
15.2	Princípio do método da população.....	157
15.3	Modificações no método da população.....	159
16	MÉTODO GENEALÓGICO	163
16.1	Descrição do método	164
16.2	Princípio do método genealógico	166
16.3	Seleção durante as gerações segregantes.....	168
16.4	Modificações no método genealógico	171
16.5	Considerações finais.....	176

17	MÉTODO DESCENDENTE DE UMA ÚNICA SEMENTE	177
17.1	Descrição do método.....	179
17.2	Princípios do método SSD.....	181
17.3	Seleção durante as gerações segregantes.....	182
17.4	Modificações no método SSD.....	183
17.5	Consequências genéticas do SSD.....	184
18	MÉTODO DOS RETROCRUZAMENTOS	186
18.1	Teoria dos retrocruzamentos.....	187
18.2	Estratégias para transferência de mais de uma característica.....	193
18.3	Potencial de sucesso do método.....	195
18.4	Retrocruzamentos para introgressão de germoplasma.....	196
18.5	Procedimentos.....	196
18.6	Retrocruzamentos em espécies alógamas.....	199
18.7	Considerações finais.....	199
19	POPULAÇÕES ALÓGAMAS	201
19.1	Equilíbrio de Hardy-Weinberg.....	203
19.2	Estruturas de populações alógamas.....	209
19.3	Comparação de estrutura genética.....	210
19.4	Seleção.....	211
20	SELEÇÃO RECORRENTE	216
20.1	Métodos de seleção recorrente.....	218
20.2	Métodos intrapopulacionais.....	220
21	ENDOGAMIA E HETEROSE	234
21.1	Endogamia.....	234
21.2	Heterose.....	238
22	CULTIVARES HÍBRIDOS	246
22.1	Híbridos comerciais.....	249
22.2	Fases para desenvolvimento dos híbridos.....	250

22.3	<i>Top cross</i>	253
22.4	Grupos heteróticos	255
22.5	Predição de comportamento de híbridos	257
22.6	Heterose em espécies autógamas	258
22.7	Produção comercial de híbridos	260
22.8	Tecnologia SPT (<i>seed production technology</i>).....	262
23	MELHORAMENTO DE ESPÉCIES	
	ASSEXUADAMENTE PROPAGADAS	264
23.1	Estrutura genética	265
23.2	Origem da variabilidade e escolha de genitores.....	266
23.3	Esquema geral de seleção	266
23.4	Vantagens × desvantagens.....	269
24	MELHORAMENTO VISANDO	
	À RESISTÊNCIA A DOENÇAS.....	271
24.1	Fontes de resistência	272
24.2	Interação patógeno × hospedeiro	274
24.3	Base molecular da interação patógeno × hospedeiro	275
24.4	Raças fisiológicas	280
24.5	Tipos de resistência	282
24.6	Estratégias de melhoramento	285
25	MELHORAMENTO POR MEIO DE IDEÓTIPOS.....	288
25.1	Fundamentos do melhoramento por meio de ideótipos	289
25.2	Procedimento.....	290
25.3	Fatores que limitam o progresso genético	292
25.4	Ideótipo de trigo	293
25.5	Ideótipo de milho	294
25.6	Ideótipo de feijoeiro	295
25.7	Ideótipo de cevada.....	296
26	PRODUÇÃO DE DUPLO-HAPLOIDES	298
26.1	Obtenção de indivíduos haploides	300
26.2	Cultura de anteras	301

26.3	Cruzamentos interespecíficos	303
26.4	Obtenção dos duplo-haploides	311
27	REGISTRO E PROTEÇÃO DE CULTIVARES	317
27.1	Proteção de cultivares	321
28	PERSPECTIVAS DO MELHORAMENTO	
	DE PLANTAS	326
28.1	Iniciativa privada e o setor público	328
28.2	Empresas da iniciativa privada.....	329
29	EXEMPLOS DE PROGRAMAS DE	
	MELHORAMENTO	331
	GLOSSÁRIO.....	345
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	371

introdução

O melhoramento de plantas é a mais valiosa estratégia para o aumento da produtividade de forma sustentável e ecologicamente equilibrada. Inicialmente era uma arte, pois desde a época dos primeiros agricultores as sementes dos tipos mais desejáveis eram separadas para a propagação da espécie. Atualmente, os vastos conhecimentos científicos têm conduzido o melhorista a resultados previsíveis, acompanhando a evolução tecnológica e contribuindo para o bem-estar da humanidade.

Estima-se que metade do incremento da produtividade das principais espécies agronômicas nos últimos 50 anos seja atribuída ao melhoramento genético. Em face da crescente preocupação com a ética ecológica e valorização da agricultura sustentável, o melhorista assume ainda maior responsabilidade na elevação da produção mundial de alimentos, buscando reduzir a quantidade dos insumos utilizados.

O melhoramento de plantas é uma ciência biológica, o que significa que não existem métodos únicos para se atingirem objetivos específicos, ou seja, não há receita que possa ser generalizadamente prescrita para o desenvolvimento de novos cultivares. O melhorista deve, de forma crítica, avaliar cada situação e otimizar os recursos disponíveis para alcançar os objetivos dentro da melhor relação custo-benefício.

O mercado atual exige melhoristas ecléticos e dinâmicos e com afinidade para o trabalho em equipe; por isso, o melhorista moderno necessita de sólida formação em vasto e inesgotável campo científico. Além disso, com as novas tecnologias nas áreas de genética molecular, cultura de

tecidos e bioquímica, entre outras, o melhorista do terceiro milênio precisa estar apto para avaliar os novos recursos e adotar aqueles que contribuirão para o aumento do ganho genético a um custo aceitável.

Aluizio Borém
Glauco V. Miranda
Roberto Fritsche-Neto



MELHORAMENTO DE PLANTAS E A SOCIEDADE

É perturbador saber que cerca de 840 milhões de pessoas se encontram famintas ou subnutridas. São também impressionantes os fatos de que a população mundial de 7,5 bilhões alcançará 9 bilhões no ano de 2050 e que a produção agrícola precisa aumentar em 60% para atender a essa demanda de alimentos em apenas 38 anos. Isso significa a quantidade adicional por ano de um bilhão de toneladas de cereais e 200 milhões de toneladas de carne.

Muitos desafios têm que ser superados por todos os atores do setor agrícola. Entre esses desafios, pode-se destacar que: o crescimento populacional e econômico tem ocorrido de forma mais acelerada nos países em desenvolvimento que não possuem ciência, tecnologia e recursos adequados para atender a essa necessidade de mais alimentos, tanto em quantidade como em qualidade; a área de expansão agrícola é limitada, podendo ser aumentada em apenas 5% (69 milhões de hectares); o aumento da produtividade agrícola precisa ser pelo menos o mesmo dos últimos 50 anos, inclusive para conter o preço dos alimentos, restringindo ainda mais o acesso aos países em desenvolvimento; a necessidade de produção de não alimentos concorre com a área de produção de alimentos; há necessidade de aumentar a sustentabilidade da produção agrícola, com melhor aproveitamento do uso da água e outros recursos não renováveis, florestas e biodiversidade; por volta de 25%

1.5 QUALIDADE NUTRICIONAL

Aproximadamente três bilhões de pessoas sofrem com os efeitos da deficiência de micronutrientes porque não têm condições financeiras para adquirir carne vermelha, frango, peixe, frutas, legumes e hortaliças em quantidade suficiente. As principais deficiências na população humana são de ferro, vitamina A, iodo e zinco.

O melhoramento de plantas contribui para reduzir essa situação indesejável, desenvolvendo cultivares que apresentam maior conteúdo de minerais e vitaminas de maneira sustentável e de baixo custo, para alcançar as populações com limitado acesso aos alimentos enriquecidos com vitaminas e outros nutrientes.

Atualmente existe uma iniciativa internacional para o desenvolvimento de cultivares biofortificados que produzam alimentos enriquecidos com vitaminas e micronutrientes, denominada *HarvestPlus*. Essa iniciativa tem atendido às regiões mais afetadas pela deficiência nutricional, e as espécies priorizadas por esse projeto são feijão, mandioca, milho, arroz, batata-doce e trigo.

Diversos outros projetos foram executados para a melhoria da qualidade nutricional, como o milho com alta qualidade proteica (QPM), que apresenta teor de triptofano e lisina 33% acima do normalmente encontrado nos cultivares de milho. Outro exemplo de cultivo com alta qualidade nutricional é o arroz *Golden Rice*, desenvolvido via biotecnologia e com elevado conteúdo de β -caroteno, um precursor da vitamina A.

1.6 TOLERÂNCIA ÀS CONDIÇÕES ADVERSAS DE CLIMA E SOLO

O melhor exemplo da contribuição do melhoramento de plantas à adaptação de uma espécie às condições adversas de clima ocorreu com a soja no Brasil. Na década de 1970, cultivares dessa espécie floresciam muito precocemente quando plantados na região central do Brasil e, conseqüentemente, a produtividade de grãos era muito baixa e economicamente inviável. Com esforços de diversas instituições brasileiras de pesquisa, conseguiu-se desenvolver variedades de soja com período juvenil longo, a partir de uma variedade exótica que não florescia precocemente. Essa variedade permitiu que a sojicultura pudesse expandir para as regiões de baixa latitude no Brasil, sendo plantada hoje até nos Estados do extremo norte. Além desse exemplo, Fritsche-Neto e Borém (2012) descrevem inúmeros exemplos do melhoramento para estresses abióticos.

dois

MELHORAMENTO EM ALGUMAS ESPÉCIES AGRONÔMICAS

No Brasil, diversas instituições têm-se dedicado ao melhoramento genético das plantas, como as universidades, as empresas estaduais de pesquisa, a Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa) e várias empresas privadas. No entanto, o mercado de sementes e mudas é quase que atendido na sua totalidade pelas empresas privadas principalmente pelas espécies agronômicas de alto valor comercial, como soja, milho, algodão, cana-de-açúcar, entre outras.

2.1 MILHO

O progresso genético obtido com a cultura do milho nos Estados Unidos, de 1930 a 2004, foi avaliado por Duvick (2005). Os cultivares de polinização aberta foram os primeiros a serem utilizados e predominaram até 1930. A partir daí, os híbridos se tornaram mais utilizados pelos agricultores, ressaltando-se que até 1960 prevaleciam os híbridos duplos (Fig. 2.1). Na década de 1960, os híbridos simples modificados e os triplos cresceram em popularidade. De 1970 até 1995, os híbridos simples se tornaram quase totalidade dos cultivares plantados. A partir de 1995, os híbridos simples transgênicos se estabeleceram, com predomínio de híbridos Bt para a resistência à broca europeia do milho (*Ostrinia nubilalis* Hubner). Associado à mudança dos tipos de híbridos, o manejo cultural também foi bastante



PLANEJAMENTO DO PROGRAMA DE MELHORAMENTO

O programa de melhoramento está vinculado a metas e mercados da empresa ou à necessidade dos agricultores, caso não haja interesse comercial no desenvolvimento de um novo cultivar. O melhorista de plantas está associado às necessidades das empresas, agricultores ou consumidores e deve atendê-los; caso isso não ocorra, o programa de melhoramento não terá seus cultivares semeados. Muitos interesses serão contraditórios, e a negociação entre as partes será necessária para se chegar a um senso comum, caso contrário não haverá sucesso. De toda forma, o melhorista não atua sozinho, mas sim dentro de um cenário empresarial ou do arranjo produtivo.

Antes de iniciar o programa de melhoramento de plantas, deve-se fazer seu planejamento. Uma das primeiras etapas é a definição específica dos objetivos no curto, médio e longo prazo, o que facilitará o planejamento e a sincronia das etapas específicas do melhoramento quanto às atividades subsequentes, como a fonte de germoplasma; o desenvolvimento de germoplasma-elite; a obtenção de linhagens endogâmicas; a avaliação de híbridos; a introgressão de eventos transgênicos; a produção de sementes genética dos genitores ou comercial dos híbridos; os ensaios de valor de cultivo e uso; as unidades de demonstração para os agricultores; e o registro e proteção dos cultivares e lançamento comercial.

Entre os objetivos mais comuns nos programas de melhoramento estão o desenvolvimento de cultivares

quatro

SISTEMAS REPRODUTIVOS

O modo de reprodução da espécie é um dos fatores que define os métodos de melhoramento que serão usados no desenvolvimento dos cultivares e o tipo de cultivar.

Para algumas espécies, os cultivares podem ser propagados sem alteração de sua constituição genética (clones), como a batata e a cana-de-açúcar. Nesses casos, os direitos de melhorista, protegidos pela Lei nº 9.456, de 25 de abril de 1997, podem não ser respeitados, e podem ocorrer prejuízos para todos na cadeia produtiva com a produção de sementes não certificadas ou não fiscalizadas.

Em espécies em que híbridos são comercializados, como milho, girassol, sorgo, arroz, tomate, entre outras, a produção dos híbridos somente pode ser realizada pelos cruzamentos dos genitores que dão origem ao híbrido; dessa forma, não é possível a multiplicação de sementes por terceiros. Assim, o direito do melhorista é garantido e todos da cadeia produtiva se beneficiam, com sementes de qualidade genética e fisiológica necessária para o sucesso de uma lavoura comercial de grãos.

Os exemplos anteriores ilustram a importância do sistema reprodutivo das espécies na definição do tipo de cultivar mais apropriado para cada caso ou situação: para a soja, são as linhas puras ou linhagens homozigotas; para o milho, os híbridos; e para a cana-de-açúcar, os cultivares clonais.

cinco

RECURSOS GENÉTICOS

A descoberta do Novo Mundo e a conseqüente migração das espécies cultivadas pelos cinco continentes foram importantes fatores para o desenvolvimento da agricultura mundial. O intercâmbio de espécies ainda é uma atividade essencial nos tempos atuais. As mais importantes culturas de determinado país não são, em geral, nativas. Por exemplo, as culturas de milho, soja, feijão, café e arroz não são nativas do Brasil. A batata, a beterraba-açucareira e a cevada destacam-se na Alemanha e em outros países europeus e, no entanto, são originárias de outras nações.

Além da diversidade de espécies que o homem cultiva, há variabilidade dentro de cada uma, de natureza genética e ambiental. A genética é de especial interesse para o melhorista; sem ela, não seria possível o melhoramento de plantas. Cabe ao melhorista determinar a proporção da ação gênica e do ambiente na expressão das características de interesse para, então, fazer predição do progresso ou ganho genético esperado.

A discussão dos métodos de melhoramento nos capítulos seguintes evidenciará o profundo efeito da seleção sobre a variabilidade genética das espécies.

5.1 CENTROS DE DIVERSIDADE DAS PLANTAS CULTIVADAS

Cabem ao geneticista russo Nikolai Ivanovich Vavilov os créditos do primeiro e mais importante trabalho

cana-de-açúcar, milho, sorgo, soja, batata-doce e batata) são responsáveis por 76% do volume total. Amaranto e jojoba apresentam características de alto valor econômico e, por isso, têm sido citadas como espécies que merecem maior atenção dos melhoristas de plantas, para que sejam eliminadas características indesejáveis que inviabilizem a sua exploração em escala maior.

No Quadro 5.1 são apresentadas algumas espécies agrônômicas com os respectivos centros de origem.

Quadro 5.1 CENTRO DE ORIGEM DE ALGUMAS ESPÉCIES DE IMPORTÂNCIA AGRONÔMICA

Espécie <i>Agrônômica</i>	Centro principal	Espécie <i>Fruteiras e outras</i>	Centro principal
Alfafa	Ásia Menor	Banana	Etiópia
Amendoim	Brasil/Paraguai		Sudeste Asiático
Cevada	Ásia Menor Etiópia	Castanha-do-pará	Amazônia
Trigo-mourisco	China	Cereja	Ásia Menor China/Japão
Milho	América Central Andes	Coco	Sudeste Asiático
		Tâmara	Ásia Menor
Linho	Etiópia Ásia Menor	Figo	Ásia Menor
		Uva	Ásia Central
Mandioca	Brasil/Paraguai	Cidra	Sudeste Asiático
Aveia	Ásia Menor Mediterrâneo	Limão	Índia/Birmânia
		Melão	Ásia Central Índia/Birmânia
Arroz	África Ocidental Índia/Miamar Sudeste Asiático	Manga	Índia/Birmânia
		Azeitona	Mediterrâneo Ásia Menor
Centeio	Ásia Menor	Laranja	China
Trigo	Etiópia Ásia Menor		Índia
			Birmânia
<i>Olerícolas</i>		Mamão	Sudeste Asiático América Central
Aspargo	Mediterrâneo	Pêssego	China
Beterraba	Ásia Menor	Pera	Ásia Menor
Fava	Ásia Central Ásia Menor	Romã	Ásia Menor
		Cabaça	América Central
Couve	Mediterrâneo	Seringueira	América do Sul
		Abacaxi	América Central
Cenoura	Ásia Central Ásia Menor	Maracujá	Brasil/Paraguai
Couve-flor	Mediterrâneo		

VARIABILIDADE GENÉTICA DE NOVO

A variabilidade genética é um dos princípios da vida, e o reino vegetal, com sua vasta complexidade, não teria se desenvolvido na sua ausência. Pode-se adicionar uma nova variabilidade genética *de novo* ao germoplasma por meio de mutações *crossing over* desigual, transformação via técnicas do DNA recombinante e mutações somaclonais. Novos genes mutantes podem ser então incorporados ao genoma dos cultivares melhorados. Um bom exemplo disso é o gene mutante de tolerância à imidazolinona, uma molécula herbicida utilizada na cultura do arroz. Cultivares de arroz que possuem esse gene são tolerantes a esse herbicida, e o arroz-vermelho, importante invasor e da mesma espécie do arroz, pode ser controlado. Esse gene é originário da própria espécie e foi patenteado nos Estados Unidos. Variedades com esse gene são transgênicas.

6.1 MUTAÇÕES

O termo *mutação* foi cunhado pelo botânico holandês Hugo de Vries. Entre 1901 e 1903, ele publicou duas monografias sobre a teoria da mutação. Vries iniciou seu trabalho vários anos antes que as leis de Mendel fossem redescobertas. Trabalhando com *minuana* (*Oenothera lamarckiana*), uma planta campestre de pétalas amarelas, da família das Enoteráceas, ele demonstrou que essa espécie produzia mudanças hereditárias que refletiam em profundas alterações

sete

HERDABILIDADE

A proporção genética da variabilidade total é denominada herdabilidade. No sentido restrito, herdabilidade é a proporção da variabilidade observada em razão dos efeitos aditivos dos genes.

O conhecimento da variabilidade fenotípica, resultado da ação conjunta dos efeitos genéticos e de ambiente, é de grande importância para o melhorista na escolha dos métodos de melhoramento, dos locais para condução dos testes de avaliação da produtividade e do número de repetições, bem como na predição dos ganhos de seleção. Obviamente, as variações de ambiente ofuscam as de natureza genética. Quanto maior for a proporção da variabilidade decorrente do ambiente em relação à variabilidade total, mais difícil será selecionar genótipos de forma efetiva.

7.1 COMPONENTES DA HERDABILIDADE

O fenótipo é o resultado da expressão gênica modificada pelo ambiente. Algebricamente, o fenótipo pode ser expresso por:

$$P_i = \mu + g_i + e_i + (ge)_i$$

em que:

P_i = fenótipo observado;

μ = média geral;

g_i = efeito do genótipo;

7.3.3 MÉTODO DOS COMPONENTES DE VARIÂNCIA

A estimação da herdabilidade com base nos componentes de variância é um método que permite ao melhorista a utilização de dados normalmente disponíveis em um programa de melhoramento, como os dados das linhagens de um cruzamento que se encontram em avanços de geração. Esse método permite também que o melhorista estime os componentes de variância por intermédio de um dos delineamentos de acasalamento. Cada delineamento difere quanto ao material genético avaliado, o que determina os tipos de variância que podem ser estimados.

Três exemplos serão utilizados para ilustrar a obtenção de estimativas de herdabilidade com espécies autógamas em diferentes situações:

Exemplo 1

Experimento em blocos ao acaso envolvendo genótipos avaliados em uma localidade, com repetições (Tab. 7.6).

Tab. 7.6 ANÁLISE DE VARIÂNCIA DE EXPERIMENTO ENVOLVENDO LINHAGENS AVALIADAS EM UMA LOCALIDADE, COM REPETIÇÕES

Fontes de variação	GL	QM	E (QM)
Blocos (B)	$(b - 1)$	-	-
Genótipos (G)	$(g - 1)$	QM_3	$\sigma_e^2 + r\sigma_g^2$
Repetição (R)	$(r - 1)$	QM_2	$\sigma_e^2 + g\sigma_r^2$
Resíduo (G × R)	$(g - 1)(r - 1)$	QM_1	σ_e^2

Analisando os componentes de variância pertinentes, chega-se às expressões seguintes:

$$\hat{\sigma}_e^2 = QM_1$$

$$\hat{\sigma}_g^2 = \frac{QM_3 - QM_1}{r}$$

Então, pode-se obter a estimativa da herdabilidade:

a) Com base nas parcelas:

$$h^2 = \frac{\hat{\sigma}_g^2}{\hat{\sigma}_g^2 + \hat{\sigma}_e^2}$$

b) Com base na média dos genótipos:

oito

INTERAÇÃO GENÓTIPO × AMBIENTE

As condições edafoclimáticas, associadas a práticas culturais, ocorrência de patógenos e outras variáveis que afetam o desenvolvimento das plantas, são coletivamente denominadas ambiente. Em outras palavras, o ambiente é constituído de todos os fatores que afetam o desenvolvimento das plantas que não são de origem genética.

Historicamente, a agricultura tem evoluído para uma situação de maior controle das condições de ambiente. A agricultura moderna apoia-se no uso de fertilizantes, no controle de plantas daninhas, doenças e insetos, na irrigação e, em alguns casos, no uso de casas de vegetação climatizada. Embora alguns dos fatores climáticos variem inconsistentemente, como temperatura, chuva, umidade relativa e nebulosidade, há possibilidade de prever essas variáveis no curto e médio prazo.

É óbvio que um cultivar de soja com alto potencial de produção de grãos na região central do Brasil não seria tão produtivo em condições de clima temperado, como na região central da Argentina. Cultivares recomendados em diferentes ambientes podem ter desempenhos relativos distintos, isto é, um cultivar pode ser extremamente produtivo em um ambiente, enquanto um segundo cultivar mais adaptado a outro ambiente não sobressairia neste. Por exemplo, o crescimento de uma espécie em solos de alta fertilidade pode ser limitado pela capacidade de absorção do sistema radicular, ao

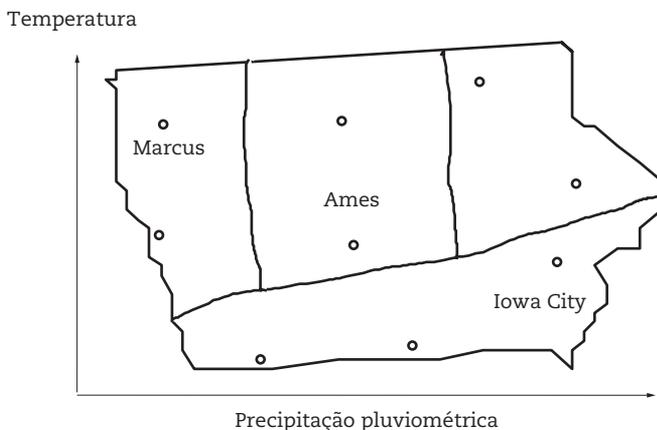


FIG. 8.2 *Subdivisão do Estado de Iowa em quatro microrregiões, com a localização das nove estações experimentais e os gradientes de temperatura e precipitação pluviométrica*

Fonte: Horner e Frey (1957).

8.2.3 ESCOLHA DE CAMPOS EXPERIMENTAIS

Em condições ideais, deve-se utilizar um campo experimental para cada nicho, dentro da região para a qual se desenvolvem cultivares.

A localidade de condução dos ensaios comparativos de produtividade deve favorecer a expressão máxima do potencial relativo dos genótipos. Todavia, muitas vezes a escolha é arbitrária, em razão de áreas previamente alocadas para instituições de pesquisa. Tem sido relatado que ambientes com condições para máxima produtividade são os melhores para a seleção de genótipos altamente produtivos (Frey, 1964; Whitehead; Allen, 1990). Esses ambientes são comumente descritos como favoráveis, de baixo estresse ou ideais.

Alguns autores argumentam que os ambientes favoráveis, em geral, são pouco representativos das condições comerciais e que a seleção deveria ser conduzida em localidades semelhantes àquelas onde o futuro cultivar será plantado (Hanson, 1970; Atlin; Frey, 1990). Outros autores afirmam que as proposições anteriores estão incorretas e que a melhor opção é definir os atributos de uma localidade ideal e, então, tentar encontrá-la (Hamblin; Fisher; Ridings, 1980). O ambiente ideal para avaliação de genótipos, segundo os autores, deve:

- a. favorecer a expressão do potencial dos genótipos;
- b. maximizar a variância genética;
- c. minimizar a variância de ambiente e da interação $G \times E$;

nove

ADAPTABILIDADE E ESTABILIDADE DE COMPORTAMENTO

A adaptabilidade de um cultivar refere-se à sua capacidade de aproveitar vantajosamente as variações do ambiente. Já a estabilidade de comportamento refere-se à sua capacidade de apresentar-se altamente previsível mesmo com as variações ambientais.

A adaptabilidade e a estabilidade de um cultivar dependem da sua constituição genética, isto é, do número de genótipos que a constitui e da heterozigose dos genótipos. São características do cultivar e lhe permitem responder aos fatores limitantes do ambiente e usufruir dos fatores favoráveis.

Um cultivar deve apresentar, em diferentes condições de ambiente, alta produtividade, e sua superioridade deve ser estável. Os melhoristas estão de acordo sobre a importância da estabilidade da alta produtividade, mas divergem quanto à definição mais apropriada de estabilidade e aos métodos para quantificá-la.

Diversas revisões sobre os temas adaptabilidade e estabilidade foram publicadas. Comstock e Moll (1963) apresentaram uma abordagem estatística das interações $G \times E$, que fornece os fundamentos para o melhor entendimento do fenômeno da estabilidade.

Freeman (1973), revisando trabalhos sobre interação, também discutiu a estabilidade. Em sua pesquisa, ele fez referência a quase 100 artigos sobre esse assunto. Talvez a mais substancial revisão publicada sobre as aplicações das análises de estabilidade no melhoramento de plantas

9.3.7 MÉTODO DAS DIFERENÇAS DO RANK

Método não paramétrico, proposto por Hühn (1979), que utiliza as alterações de ordem (*rank*) de um genótipo para quantificar a sua estabilidade de desempenho.

A ordem dos genótipos incluídos no estudo é estabelecida para cada ambiente separadamente. As variações de ordem de um genótipo é que estabelecem a sua estabilidade. Por exemplo, vê-se na Fig. 9.3 que o cultivar A apresentou maior produtividade nos três ambientes considerados e, portanto, ficou em primeiro lugar nos *ranks* dos três ambientes. O cultivar B foi o segundo no *rank* nos ambientes E_1 e E_3 e o terceiro em E_2 . De maneira similar, o cultivar C foi o terceiro no *rank* nos ambientes E_1 e E_3 e o segundo em E_2 . Por esse método,

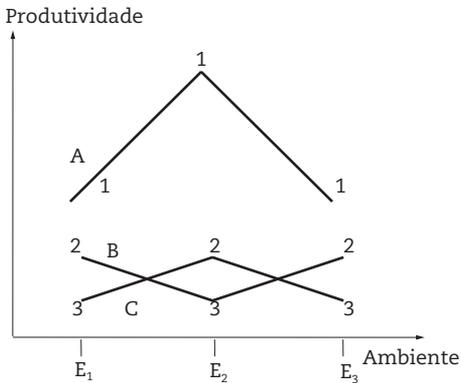


FIG. 9.3 Esquema da variação de rank de três cultivares em três ambientes

o cultivar A apresentou maior estabilidade de desempenho, uma vez que sua colocação no *rank* não mudou com a variação de ambientes.

Se o método de Eberhart e Russell fosse utilizado, os cultivares B e C seriam mais estáveis do que o cultivar A.

Algumas modificações no procedimento original proposto por Hühn (1979) foram apresentadas, como a correção dos valores das características dos genótipos pela média de ambiente proposta por Leon (1985).

9.3.8 MÉTODO DAS VARIÂNCIAS DE RANK

É um método não paramétrico, similar ao das diferenças de *rank*. Nesse procedimento, utilizam-se as variâncias de *rank* de um genótipo para quantificar a sua estabilidade de desempenho. Detalhes adicionais a respeito desse método são discutidos por Nassar e Hühn (1987) e Hühn (1990).

9.3.9 MÉTODO DA ANÁLISE DE AGRUPAMENTO

Método de análise multivariada que visa agrupar genótipos em subgrupos, com base na homogeneidade de estabilidade. Dentro de cada subgrupo, os genótipos não apresentam interação $G \times E$, enquanto as diferenças entre subgrupos ocorrem em virtude dessas interações.

dez

SELEÇÃO DE GENITORES

A escolha dos genitores e o planejamento dos cruzamentos são provavelmente as mais importantes etapas para o sucesso de um programa de melhoramento. Isso porque tudo o que se deseja encontrar nos indivíduos recombinantes tem que, de certo modo, estar presente nos seus genitores. Assim, o planejamento cuidadoso dos cruzamentos aumenta as chances de desenvolvimento de cultivares superiores, pois maximiza a utilização de alelos desejáveis.

Os programas de melhoramento envolvem recursos humanos e financeiros, infraestrutura para testes e avaliações, métodos de melhoramento, germoplasma e ferramentas tecnológicas, laboratórios de apoio ou serviços terceirizados. A escolha inadequada de qualquer um desses componentes limita o progresso do programa, mas a escolha inapropriada do germoplasma talvez seja o fator mais crítico e limitante. Mesmo que o germoplasma possa ser substituído, esse procedimento, em geral, resulta em substancial perda de tempo e recursos.

Talvez um dos maiores dilemas dos melhoristas seja como escolher corretamente os genitores para um programa de desenvolvimento de cultivares, pois, embora de importância indiscutível, muito pouco foi elucidado sobre as bases científicas da seleção do germoplasma. A literatura científica está repleta de estudos sobre métodos de melhoramento e seleção, mas, sobre a escolha de genitores, pouco se encontra publicado.

contribuir para a Revolução Verde de Norman Borlaug, foi obtido a partir de um genitor de baixo desempenho: Norin 10.

10.5.2 FENÓTIPO PARA CARACTERÍSTICAS IMPORTANTES

Este método enfatiza a complementaridade entre os genitores para características correlacionadas com a característica principal do programa. Nesse caso, procura-se otimizar as características correlacionadas à característica-objeto do programa.

Quando a seleção para a característica de interesse é relativamente difícil, pode-se fazer a seleção indireta, isto é, por meio de outras características correlacionadas com a primeira. Esse critério também tem sido adotado para a escolha de genitores. Para a seleção de genitores com o objetivo de desenvolver um cultivar altamente produtivo, podem-se considerar outras características agrônômicas correlacionadas com a produtividade. Grande número de características tem sido correlacionado com produtividade de grãos: índice de área foliar, ângulo de inserção foliar, índice de colheita, número de sementes, tamanho de sementes, capacidade de perfilhamento ou ramificação, eficiência no uso da água e taxa fotossintética (Grafius, 1978). Com base nesse método, o melhorista deve escolher genitores que se complementam. A presença de características desejáveis em ambos os genitores pode resultar na reunião destas em um único indivíduo, portanto superior aos seus genitores.

Evidências experimentais mostram que, em muitos casos, o aumento de produtividade foi alcançado com o uso de genitores com outras características importantes, provavelmente porque a maioria destas não estava no seu nível ótimo, mesmo nos melhores cultivares. A escolha de genitores visando otimizar as características correlacionadas com a produtividade pode resultar em aumentos substanciais na produtividade, como aconteceu com o cultivar de trigo Gaines. Norin 10, um dos genitores de Gaines, apresentou produtividade medíocre no estado de Washington e, mesmo assim, foi usado no cruzamento que deu origem a esse cultivar. Caso o desempenho *per se* fosse utilizado na seleção de genitores, Norin 10 não seria escolhido. Esse cultivar foi incluído em vários cruzamentos, por apresentar pequena altura de planta.

10.5.3 HISTÓRICO DO GENITOR

Este é um importante critério para a escolha de genitores para o melhoramento animal. O velocista da raça quarto-de-milha, *Signed to Fly*, pai de outros reconhecidos equinos campeões, teve em 1996 suas coberturas avaliadas em

onze

CULTIVARES

Cultivar é um grupo de indivíduos de qualquer gênero ou espécie vegetal superior que seja claramente distinguível de outros por uma margem mínima de descritores e que possua denominação própria, homogeneidade e estabilidade quanto aos descritores em sucessivas gerações. Os descritores e características agronômicas que conferem identidade aos cultivares podem ser: ciclo, cor das sementes, caracteres morfológicos, reação a doenças, produção de grãos e padrões isoenzimáticos ou de ácidos nucleicos. A estabilidade do cultivar é importante para sua identificação, geração após geração.

O termo *cultivar* foi cunhado a partir da contração das palavras inglesas *cultivated variety* (variedade cultivada). Há discussão sobre o gênero desse termo. Alguns periódicos científicos nacionais consideram-no feminino, como a Revista da Pesquisa Agropecuária Brasileira (PAB) enquanto a Revista Ceres considera-o masculino.

Na maioria das vezes, quando o melhorista inicia um programa de melhoramento, o tipo de cultivar a ser desenvolvido já está definido. Em alguns casos, como na cultura do milho, a substituição dos cultivares de polinização aberta pelos híbridos ocorreu em razão da descoberta do vigor híbrido ou da heterose e da viabilização da produção comercial de sementes dos híbridos. Mais recentemente, os produtores de tomate também vêm substituindo os cultivares de linha pura pelos híbridos F_1 .

doze

INTRODUÇÃO DE GERMOPLASMA

Embora a introdução de germoplasma seja mais conhecida como introdução de plantas, esta terminologia não é tão abrangente quanto a primeira, que inclui a introdução de sementes, partes vegetativas, grãos de pólen, células e DNA.

A migração das espécies cultivadas tem sido um dos mais importantes fatores de desenvolvimento da agricultura mundial. A introdução de cultivares de outras regiões pode resultar na disponibilidade imediata de tipos superiores, à semelhança daqueles desenvolvidos em programas de melhoramento.

A curiosidade e o interesse do homem pelas espécies resultaram no intercâmbio de germoplasma entre as regiões. Com as grandes expedições comerciais estabelecidas inicialmente entre Europa Ocidental, África e Ásia e, numa segunda fase, entre estas e as Américas, durante o século XVI, houve substancial aumento no intercâmbio de espécies cultivadas. A introdução de espécies das Américas na Europa e Ásia, e vice-versa, provocou profundas mudanças na agricultura e nos hábitos alimentares dos povos desses continentes. Na viagem de Cristóvão Colombo às Índias, em 1493, sementes das mais importantes espécies agrônômicas nativas das Américas foram levadas para a Espanha.

Os colonizadores do Brasil trouxeram cana-de-açúcar, trigo, arroz, cevada, pimenta, citros e diversas outras fruteiras e espécies olerícolas. Das Américas, os

treze

SELEÇÃO NO MELHORAMENTO DE PLANTAS

O maior desafio do melhorista é desenvolver cultivares superiores aos que se encontram no mercado.

Para entender os resultados da seleção em uma população, é necessário conhecer a sua estrutura genética. Nas espécies autógamas, os indivíduos, em geral, encontram-se em homozigose, uma vez que os indivíduos homozigóticos (AA ou aa), com a autofecundação, produzem progênies homozigóticas, enquanto indivíduos heterozigóticos (Aa) segregam progênies homozigóticas e heterozigóticas em igual proporção.

Após várias gerações de autofecundação, a proporção de indivíduos heterozigóticos na população é substancialmente reduzida. Embora a homozigose completa teoricamente nunca seja atingida com as sucessivas autofecundações, na prática a uniformidade fenotípica é alcançada após cinco a oito gerações de autofecundação para a maioria das características agrônômicas.

Conforme mencionado, as autofecundações conduzem à homozigose, mas não à homogeneidade, pois resultam na formação de 2^n linhas na população, em que n é o número de genes segregantes.

A proporção de indivíduos homozigóticos, após determinado número de gerações de autofecundação, pode ser calculada de acordo com a seguinte fórmula:

$$IH = \left(\frac{2^m - 1}{2^m} \right)^n$$

quatorze

HIBRIDAÇÃO NO MELHORAMENTO DE PLANTAS

Hibridação é a fusão de gametas geneticamente diferentes de dois indivíduos, que resulta em descendentes híbridos heterozigóticos para um ou mais loci. Após a hibridação, o objetivo do melhoramento é obter indivíduos superiores por meio de sucessivas gerações de avaliação e seleção. Para isso, indivíduos com as características desejáveis de ambos os genitores são selecionados na população segregante. Nesse processo, esses recombinantes são avaliados em testes comparativos de produtividade (teste de valor de cultivo e uso), sendo os comprovadamente superiores lançados e registrados como cultivares.

Na hibridação de espécies autógamas, os genitores são cruzados artificialmente. A hibridação artificial é relativamente simples nas espécies com grandes partes florais. A técnica de cruzamento consiste na emasculação da flor a ser utilizada no genitor feminino antes que as anteras iniciem a derriça do pólen. Coleta-se o pólen do genitor masculino, que é aplicado sobre o estigma da flor emasculada. Obviamente, o procedimento varia de acordo com as espécies. Por exemplo, na soja, a remoção das anteras das flores do genitor feminino a serem polinizadas é desnecessária, desde que o cruzamento seja realizado antes da abertura da flor.

Conforme mencionado anteriormente, a seleção massal foi um dos principais métodos nos primórdios do melhoramento de plantas. Os primeiros cultivares das

policruzamentos apresenta mais de 40 genitores, a exemplo da alfafa AV 89-14B (Erwin; Khan, 1993).

Além do aumento do número de genitores, também há o aumento na variabilidade genética dentro de cada progênie, em que o número de genótipos possíveis (N) pode ser estimado por:

$$n = \left[\frac{a(a+1)}{2} \right]^g$$

sendo a o número médio de alelos por locus e g o número de genes.

Conforme há aumento no número de genitores envolvidos na obtenção de progênies, o número de cruzamentos necessários para amostrá-las corretamente também precisa ser levado em questão e um maior tempo é requerido para a obtenção das populações, de maneira que, para obter uma população MAGIC com oito genitores, levam-se três épocas sucessivas de cruzamentos.

14.2 NÚMERO *VERSUS* TAMANHO DE POPULAÇÕES

O sucesso na obtenção de novos cultivares depende da escolha correta dos genitores; como a segregação genética se inicia na geração F_2 , o tamanho dessa população deve ser criteriosamente definido, levando em consideração a intensidade de seleção e o número de genes ou eventos transgênicos que serão eliminados ou selecionados. Por exemplo, para a introgressão de um evento transgênico em que é possível eliminar os indivíduos homocigotos não transgênicos, é necessário praticamente o dobro na população segregante para que a população remanescente possua o tamanho e a variabilidade desejados nas gerações seguintes.

Durante a definição dos cruzamentos, os primeiros pontos a serem considerados são: (i) quais cultivares ou linhagens incluir no bloco de cruzamentos; (ii) em que combinações elas devem ser cruzadas; e (iii) quantas polinizações devem ser realizadas em cada cruzamento.

Muitos melhoristas optam pela condução de centenas de cruzamentos por ano, enquanto alguns preferem conduzir menor número deles, cuidadosamente planejados, associados ao maior tamanho das populações. Em empresas, são realizados centenas de cruzamentos baseados em informações genéticas, genômicas e fenômicas, e, para isso, a infraestrutura e o pessoal qualificado para as hibridações demandam alto investimento e são considerados estratégicos para atingir os objetivos do programa de melhoramento.

quinze

MÉTODO DA POPULAÇÃO

O método da população, também conhecido como método *bulk*, foi inicialmente proposto por Nilsson Ehle, em 1908, quando desenvolvia seus trabalhos no Instituto Svalöf, na Suécia. Quatro anos mais tarde, Newman (1912 apud Florell, 1929) descreveu o recém-criado método em uma reunião de melhoristas no Canadá. Em seu artigo, Florell (1929) apresentou as principais vantagens do método da população. Esse autor discutiu as bases teóricas para determinar o número de gerações necessárias antes de se iniciar a seleção de plantas. Outros melhoristas incorporaram o método da população em seus programas de melhoramento de espécies autógamas (Harlan; Martini, 1937; Mac Key, 1962; Qualset; Vogt, 1980), conforme Fig. 15.1.



(A)



(B)

FIG. 15.1 Melhoristas pioneiros no uso do método da população:
(A) Nilsson Ehle e (B) H. V. Harlan

dezesseis

MÉTODO GENEALÓGICO

O método genealógico, também denominado método *pedigree*, foi inicialmente proposto por Hjalmar Nilsson. Aproximadamente na mesma época, Louis de Vilmorin (Allard, 1971) usava a seleção individual de plantas com teste de progênie, metodologia que deu origem ao método genealógico convencional, o qual tem sido utilizado tanto no melhoramento de espécies autó-gamas quanto no de alógamas para o desenvolvimento de linhagens endogâmicas.

Este método foi o mais popular para o desenvolvimento de linhagens de espécies autó-gamas até meados da década de 1970, mas, a partir de então, vem sendo substituído. Em 1985, 18% das linhagens americanas de soja foram desenvolvidas pelo método genealógico, sendo superado apenas pelo método SSD. Por sua vez, o desenvolvimento de linhagens para espécies alógamas tem sido realizado basicamente por esse método e pela técnica de duplo-haploides.

O método genealógico baseia-se na seleção individual de plantas na população segregante com a avaliação de cada progênie separadamente. O mérito dos indivíduos selecionados é avaliado pelo teste de progênie *per se* ou por cruzamentos, quando em espécies alógamas. Dessa forma, a seleção é praticada com base no genótipo dos indivíduos. A diferença entre esses dois métodos é evidente se for considerada uma população de soja segregando para a habilidade de nodulação. Indivíduos

Cada indivíduo selecionado é plantado em uma fileira, separadamente, na geração F_3 . As melhores progênes F_3 são selecionadas e, dentro delas, as melhores plantas. As plantas selecionadas são conduzidas em fileiras, na geração F_4 .

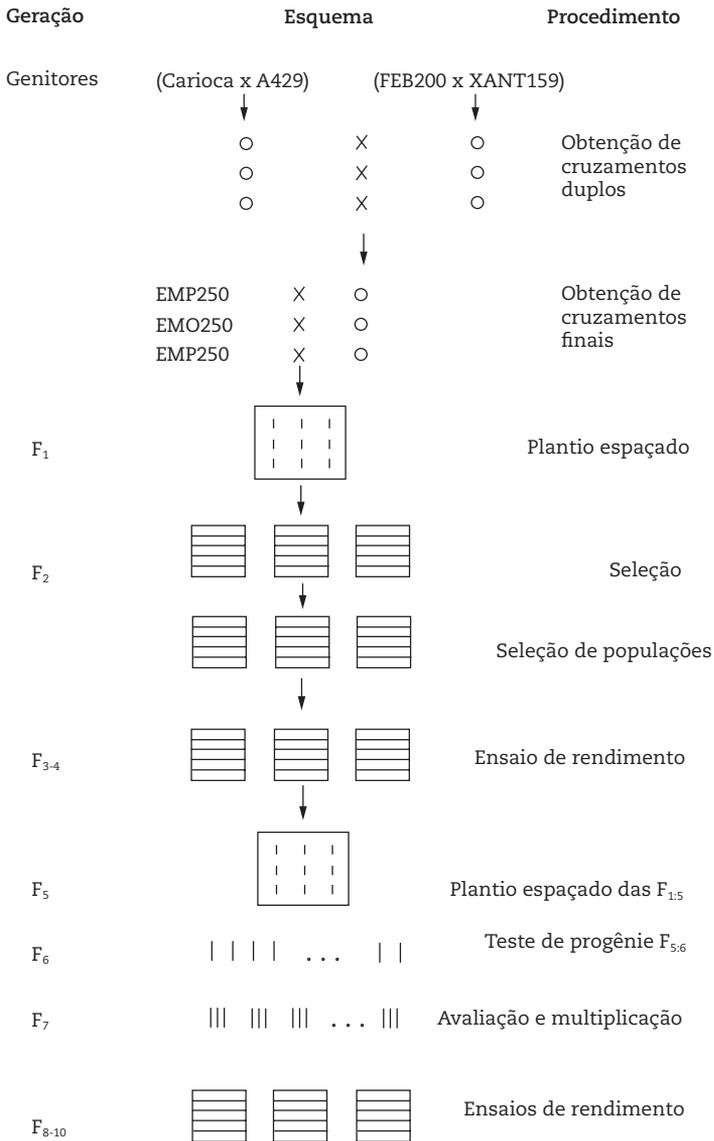


FIG. 16.5 Método da seleção gamética em progênes derivadas da geração F_1 , utilizando-se como exemplo o cruzamento EMP250///Carioca/A489// FEB200/XANT159

dezesete

MÉTODO DESCENDENTE DE UMA ÚNICA SEMENTE

O método descendente de uma única semente é mais conhecido como SSD (do inglês *single seed descent*) entre os melhoristas no Brasil e, por essa razão, essa será a terminologia utilizada neste livro. Ele tem como princípio separar totalmente as fases de seleção e de aumento da endogamia da população. Assim, as seleções naturais e artificiais só se iniciam após a obtenção das linhagens praticamente endogâmicas.

A primeira referência ao princípio deste método data de 1939, quando Goulden propôs a maximização do número de linhagens em homozigose descendentes de diferentes indivíduos da geração F_2 . Esse procedimento busca garantir que cada linhagem homozigótica na população final corresponda a uma planta F_2 , o que, entretanto, não significa que todas as plantas F_2 estarão representadas na população final. De fato, o tamanho da população é reduzido a cada geração, em virtude da incapacidade de germinação das sementes e de algumas plantas não completarem o ciclo.

Em 1961, Kaufmann propôs o “método aleatório” para melhoramento de aveia, utilizando os mesmos princípios empregados por Goulden (1939). Esse autor sugeriu que os avanços de geração a partir da F_2 fossem realizados de forma aleatória, separando esta fase da etapa de seleção (Kaufmann, 1961).

dezoito

MÉTODO DOS RETROCRUZAMENTOS

Harlan e Pope (1922), percebendo o potencial do método dos retrocruzamentos para o melhoramento de plantas, demonstraram sua aplicação ao desenvolver uma nova versão do cultivar de cevada Manchuria, com duas aristas lisas. A partir daí, este método foi adotado em diversos programas de melhoramento. O Programa de Melhoramento de Cereais da Universidade da Califórnia, sob a liderança do Dr. Frederick N. Briggs, refletiu a importância que tal método assumiu nas décadas de 1930 a 1950, quando esse pesquisador o estudou extensivamente. Por meio desse método, diversos cultivares de trigo foram desenvolvidos para a Califórnia (EUA). Nos últimos anos, o método dos retrocruzamentos está sendo utilizado para a introgressão de eventos transgênicos nas linhagens-elites dos programas de melhoramento.

Mac Key (1986), discutindo os métodos de melhoramento utilizados pela Associação Sueca dos Produtores de Sementes, enfatizou a importância dos retrocruzamentos como metodologia complementar de outros métodos clássicos de melhoramento, afirmando que este método é comumente empregado em cruzamentos divergentes, visando elevar a frequência de genes favoráveis na população. Este método tem sido também aplicado na adaptação de germoplasma exótico, reduzindo a sua contribuição genética na formação das populações segregantes.

a característica em transferência possa ser expressa. Uma vez que a seleção durante o programa é realizada apenas para a característica em transferência, a incorporação das demais características do genitor recorrente ocorre automaticamente durante o procedimento, permitindo que o melhorista conduza tantas gerações de retrocruzamentos por ano quanto possível.

18.4 RETROCRUZAMENTOS PARA INTROGRESSÃO DE GERMOPLASMA

O método dos retrocruzamentos tem sido utilizado quase exclusivamente para transferir genes de genitores doadores para recorrentes; entretanto, a sua utilidade para a introgressão de germoplasma exótico no germoplasma-elite também tem sido comprovada por diversos autores (Lawrence; Frey, 1975; Eaton; Busch; Youngs, 1986; Carpenter; Fehr, 1986; Singh; Kollipara; Hymowitz, 1993).

Eaton, Busch e Youngs (1986) avaliaram três estratégias para a introgressão de germoplasma exótico em trigo e concluíram que os retrocruzamentos e os cruzamentos triplos são superiores aos cruzamentos simples.

Carpenter e Fehr (1986) cruzaram dois cultivares de soja (*Glycine max*) com dois acessos silvestres (*Glycine soja*) e retrocruzaram os híbridos F₁ com os respectivos genitores recorrentes da espécie *G. max*. Foram obtidas populações

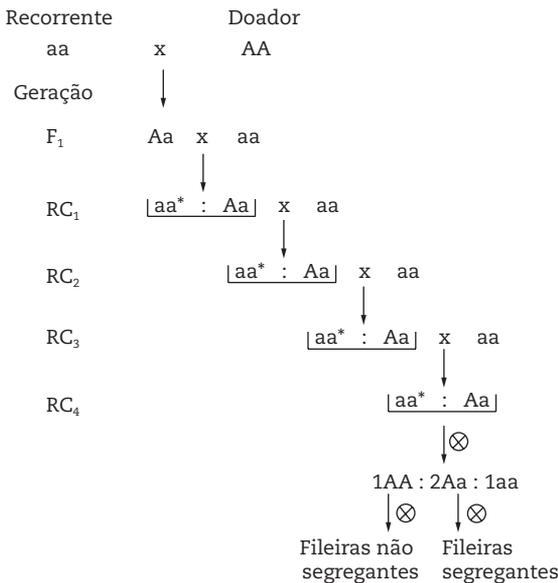


FIG. 18.4 Transferência de um alelo dominante pelo método dos retrocruzamentos. Indivíduos marcados com asterisco são descartados após a inoculação com o patógeno

com até cinco retrocruzamentos. Esses autores concluíram que dois ou três retrocruzamentos foram suficientes para elevar o nível das populações sem perder demasiadamente as características dos tipos silvestres.

18.5 PROCEDIMENTOS

18.5.1 TRANSFERÊNCIA DE ALELO DOMINANTE

A transferência de alelo dominante via retrocruzamentos é relativamente simples, conforme ilustrado na Fig. 18.4. Nesse exemplo, o genitor recorrente é suscetível a uma doença bacteriana e o genitor

dezenove

POPULAÇÕES ALÓGAMAS

As espécies vegetais alógamas são muito importantes comercialmente para o agronegócio, e a obtenção de cultivares e a sua manutenção na natureza exigem conhecimentos pouco intuitivos, em relação aos necessários para espécies autóгамas.

As populações de plantas alógamas são definidas como um grupo de indivíduos que constituem um conjunto de genes e são mantidas por meio da fecundação cruzada em um mesmo local e época. A sua estrutura genética-populacional baseia-se nos alelos, que são considerados a unidade básica dos estudos genéticos das populações. Assim, as populações possuem propriedades que transcendem as dos indivíduos que as compõem, apresentando uma coesão genética entre si e um conjunto de genes organizados, com propriedades complexas e integradas. Diante dessas características, o grupo de indivíduos que convive ao mesmo tempo da espécie alógama é tratado como população. Podem-se também definir populações alógamas por:

1. Grupo de plantas que potencialmente podem se interacasalar livremente.
2. Comunidade reprodutiva composta de organismos de fertilização cruzada, os quais participam de um mesmo conjunto gênico (Dobzhansky, 1951).
3. Conjunto de genes compartilhados por indivíduos, sendo a população seu reservatório genético.

vinte

SELEÇÃO RECORRENTE

Seleção recorrente é qualquer sistema designado para aumentar gradativamente a frequência de alelos favoráveis para características quantitativas, por meio de repetidos ciclos de seleção, sem reduzir a variabilidade genética da população. Este método envolve três etapas: (i) obtenção de progênies; (ii) avaliação de progênies; e (iii) recombinação das progênies superiores para formar a geração seguinte.

A maior parte dos conhecimentos sobre a seleção recorrente foi gerada com o milho, espécie alógama. Atualmente, este método vem sendo empregado tanto em espécies alógamas quanto em autógamas. Alguns programas de melhoramento de espécies autógamas fundamentados em seleção recorrente utilizam a macho-esterilidade genética para facilitar a recombinação gênica e obter cultivares híbridos.

Richey (1927) é considerado o criador do conceito de seleção recorrente. Esse pesquisador propôs o melhoramento convergente, por meio da seleção recorrente, para aumentar o vigor de duas populações, sem alterar a sua capacidade de combinação.

Cabe a Hull (1945) a primeira citação da terminologia que, mais tarde, veio a ser universalmente adotada para se descrever o método da seleção recorrente.

A Fig. 20.1 ilustra o progresso de uma população submetida à seleção recorrente, sem a redução da sua variabilidade, mas com aumento da média da população.

macho-esterilidade ou outros que facilitem os cruzamentos. O uso de gametocidas, produtos químicos que inviabilizam os grãos de pólen, pode facilitar a execução da seleção recorrente nessas espécies.

A seleção recorrente tem sido avaliada em diversas espécies e para as mais variadas características agrônômicas, e a sua eficiência tem sido comprovada por muitos pesquisadores. Alguns programas de melhoramento têm-se destacado pelo seu uso. Alguns exemplos são listados no Quadro 20.1.

Quadro 20.1 ALGUMAS INSTITUIÇÕES QUE CONDUZEM PROGRAMAS DE MELHORAMENTO COM SELEÇÃO RECORRENTE

Espécie	País	Instituição
Alógamas		
Milho	Brasil	Universidade Federal de Viçosa
Milho	Brasil	Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz
Milho	EUA	Universidade Estadual de Iowa
Centeio	Alemanha	Universidade de Hohenheim
Autógamas		
Arroz	Brasil	Embrapa Arroz e Feijão
Feijão	Brasil	Universidades Federais de Lavras e Viçosa
Soja	Brasil	Embrapa - Soja
Cevada	Canadá	Universidade de Guelph
Aveia	EUA	Universidade de Minnesota

A população inicial, denominada população-base, a ser submetida à seleção recorrente pode ser constituída de cultivares de polinização aberta, cultivares sintéticos ou gerações avançadas de híbridos.

A população deve apresentar elevado comportamento médio e suficiente variabilidade genética para assegurar contínuo progresso nos vários ciclos de seleção. Entretanto, pode ser difícil atender a essas duas condições simultaneamente, uma vez que os genótipos com melhor comportamento em geral são aparentados.

20.1 MÉTODOS DE SELEÇÃO RECORRENTE

A seleção recorrente pode ser conduzida para aumento da frequência dos alelos favoráveis de uma única população, sendo, nesse caso, denominada intrapopulacional. Os métodos intrapopulacionais, em geral, são de mais fácil execução e aplicáveis à maioria das características agrônômicas e, por essa e outras razões, são mais comumente utilizados do que os interpopulacionais.

vinte e um

ENDOGAMIA E HETEROSE

A endogamia e a heterose caracterizam um fenômeno genético que proporcionou a obtenção dos híbridos em espécies agrícolas. Para a cultura do milho, por exemplo, a heterose é responsável por a produtividade desse cereal ter triplicado em 50 anos.

21.1 ENDOGAMIA

A endogamia é decorrente de sistemas de acasalamento que aumentam a homozigose, como os cruzamentos entre indivíduos aparentados (Fig. 21.1). Os efeitos prejudiciais da endogamia em plantas e animais são conhecidos pelo homem há vários séculos. Desde a mais remota história, o casamento entre pessoas com estreito grau de parentesco era desestimulado, com base nas observações de nascimentos de crianças com defeitos congênitos.

Durante o século XVI, quando diversas raças bovinas eram purificadas, os melhoristas de animais encontraram sérios problemas relativos à fertilidade quando cruzamentos entre indivíduos aparentados eram rotineiros.

Koelreuter (1776 apud Davenport, 1908), notável biólogo alemão, foi um dos primeiros a observar o vigor híbrido originário de cruzamentos entre indivíduos não aparentados. Diversos outros biólogos estudaram a endogamia nos cem anos que sucederam os trabalhos de Koelreuter, mas os primeiros estudos cientificamente

Malecot (1948), endogamia é a probabilidade de dois alelos de um *locus* terem origens idênticas.

Good e Hallauer (1977) demonstraram que a depressão causada pela endogamia não ocorre em razão do sistema de acasalamento, mas sim do coeficiente de endogamia.

21.1.3 ENDOGAMIA EM POLIPLÓIDES

A redução do vigor em diploides é diretamente proporcional à do número de loci em heterozigose, isto é, $F_1 = Aa$, $F_2 = 1 AA: 2 Aa: 1 aa$, com 50% de redução na heterozigose. Em tetraploides, espécies com quatro alelos em cada *locus*, a taxa de redução da heterozigose ocorre lentamente com as gerações de autofecundação. O resultado de uma autofecundação em um duplex (Aaaa) é dado por $(AA + 4Aa + aa)^2$, e o desenvolvimento algébrico dessa equação resulta em: $1AAAA + 8AAAA + 18AAaa + 8Aaaa + 1aaaa$, isto é, um indivíduo completamente recessivo, nulíplex, em 36. À medida que a ploidia aumenta, a heterozigose é reduzida ainda mais lentamente com as autofecundações. Enquanto em indivíduos F_1 diploides uma geração de autofecundação reduz a heterozigose em 50%, em tetraploides essa taxa é de somente 5,6%.

Em geral, a redução do vigor em autopoliplóides pode não seguir um padrão definido, como observado em diploides, em virtude da segregação dissômica em contraste com a segregação polissômica, e a segregação de cromossomos e cromátides pode ocorrer de forma polissômica. Como consequência, a redução de vigor observada pode ser intermediária entre a esperada de diploides e a de poliplóides, com herança polissômica completa.

Na Fig. 21.2 apresenta-se, de forma esquemática, a redução de vigor em razão do coeficiente de endogamia para espécies diploides e tetraploides.

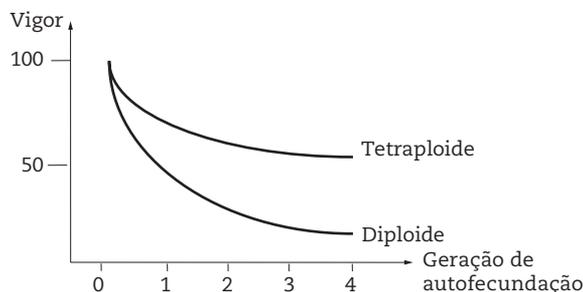


FIG. 21.2 Redução do vigor híbrido em indivíduos diploides e tetraploides

vinte e dois

CULTIVARES HÍBRIDOS

A estrutura genética das populações das espécies alógamas é caracterizada pelo seu conjunto gênico e pela sua recombinação durante o processo de reprodução.

No melhoramento das espécies alógamas, procura-se explorar a natureza heterozigótica dos genótipos. Nessas populações, o indivíduo é portador de loci em homozigose e heterozigose, porém são os loci em heterozigose que caracterizam a sua estrutura genética. De maneira diferente, no melhoramento das espécies autógamias, procura-se obter indivíduos em homozigose, e essas espécies são, em geral, constituídas de um único genótipo homozigótico ou de uma mistura de genótipos homozigóticos.

Com as espécies alógamas, no melhoramento populacional, o melhorista prioriza a população e as progênies em vez dos indivíduos. Conseqüentemente, nesse grupo de plantas, mais do que nas espécies autógamias, é dada maior atenção aos aspectos quantitativos da população. Em razão da heterozigose nas espécies alógamas, estas tendem a ser menos uniformes do que as autógamias, e, devido às inúmeras possibilidades de recombinação gênica dentro do conjunto gênico, a probabilidade de dois indivíduos em uma população pan-mítica serem idênticos é infinitesimal.

Cultivar híbrido, *lato sensu*, é a progênie produzida pelo cruzamento entre dois genitores geneticamente diferentes. Na prática, o desenvolvimento do cultivar

vinte e três

MELHORAMENTO DE ESPÉCIES ASSEXUADAMENTE PROPAGADAS

Significante número de espécies de importância econômica é propagado assexuadamente, como cana-de-açúcar, batata, batata-doce, mandioca e inúmeras fruteiras, ornamentais e forrageiras.

Por meio da propagação vegetativa é possível multiplicar exponencialmente um determinado genótipo de forma integral (aditividade, dominâncias e epistasias) ao longo das gerações. Isso porque este método de propagação não depende de meiose e gametas. Com isso, o que muda no valor fenotípico de um determinado clone ao longo das gerações é apenas o efeito do ambiente (Fig. 23.1).

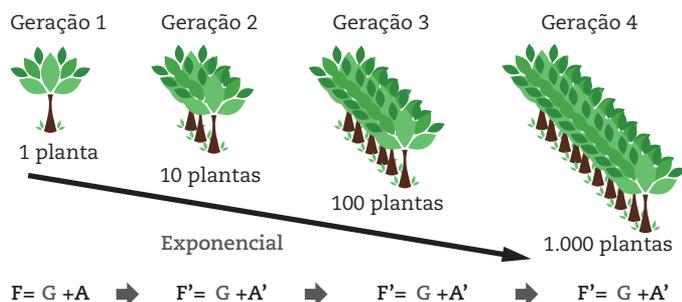


FIG. 23.1 Multiplicação exponencial de clones de um determinado genótipo por meio de propagação vegetativa

Embora algumas espécies se reproduzam exclusivamente por propagação vegetativa (assexuadas restritas, como o alho), muitas apresentam alternativamente a reprodução sexual (assexuadas facultativas), como a batata. Entre as que apresentam os dois modos de reprodução,

vinte e quatro

MELHORAMENTO VISANDO À RESISTÊNCIA A DOENÇAS

A redução de produtividade das culturas, em razão da incidência de doenças, tem contribuído para o desequilíbrio da demanda e da oferta de alimentos em todo o mundo. É difícil estimar as perdas decorrentes de doenças específicas, porque as culturas são atacadas por mais de um agente etiológico ao mesmo tempo (Fritsche-Neto; Borém, 2012).

A Tab. 24.1 apresenta algumas estimativas de redução na produtividade do feijoeiro, causada por diversas espécies de patógenos. Essas estimativas ilustram a importância econômica das doenças, especialmente quando se consideram grandes áreas de plantio.

Por estimativas, sabe-se que a área infestada pelo “nematóide de cisto” da soja no Brasil chega a milhões de hectares, causando prejuízos de milhões de dólares. As perdas decorrentes da ferrugem asiática da soja somente em 2006/7 foram estimadas em US\$ 2,19 bilhões.

A resistência a doenças constitui um dos principais objetivos dos programas de melhoramento da maioria das espécies agrônômicas e olerícolas. Os sucessos obtidos nessa área têm sido de grande importância para a estabilização da produtividade das culturas de safra para safra. Estima-se que 25% dos recursos destinados ao melhoramento convencional sejam utilizados no desenvolvimento de cultivares resistentes a doenças. Apesar da intensa atividade dos melhoristas nesse sentido, o uso de produtos químicos para o controle das

24.4.1 IDENTIFICAÇÃO DE RAÇAS FISIOLÓGICAS

Inúmeros genes de resistência têm sido identificados em hospedeiros pelo teste da série diferenciadora com diversos isolados. Para que os resultados sejam comparáveis, um sistema internacional de identificação de genes de resistência e de raças fisiológicas foi estabelecido (Boskovic, 1980). Por exemplo, Menezes e Dianese (1988), trabalhando com isolados provenientes de 16 estados brasileiros, identificaram nove raças fisiológicas do agente causador da antracnose-do-feijoeiro (*Colletotrichum lindemuthianum*).

O Quadro 24.1 apresenta a série de cultivares diferenciadores e as nove raças fisiológicas, designadas pelo alfabeto grego.

Trabalhando também com a antracnose-do-feijoeiro, Pastor-Corrales (1991) propôs o sistema binário de Habgood (1970) para a nomenclatura das raças fisiológicas do patógeno dessa doença com base em séries diferenciadoras padronizadas (Quadro 24.2), em substituição ao sistema utilizado por Menezes e Dianese (1988). Cada cultivar da série diferenciadora recebe valores (2^n) de acordo com o nível de suscetibilidade, em que n varia de zero ao número de cultivares incluídos na série diferenciadora menos 1. Por exemplo, para a série diferenciadora utilizada para identificar raças de *C. lindemuthianum*, os valores são os seguintes: Michelite ($2^0 = 1$), Michigan Dark Red Kidney ($2^1 = 2$), Perry Marrow ($2^2 = 4$), Cornell 49-242 ($2^3 = 8$), Widusa ($2^4 = 16$), Kaboon ($2^5 = 32$), México 222 ($2^6 = 64$), PI 207262 ($2^7 = 128$), TO ($2^8 = 256$), TU ($2^9 = 512$), AB 136 ($2^{10} = 1.024$) e G 2333 ($2^{11} = 2.048$).

Quadro 24.1 RAÇAS FISIOLÓGICAS DE *COLLETOTRICHUM LINDEMUTHIANUM* IDENTIFICADAS POR MENEZES E DIANESE (1988)

Cultivares diferenciadores	Raças ¹								
	Alfa ²	Delta	Epsilon	Zeta	Eta	Teta	Capa	Lambda	Mu
Michelite	S	S	S	S	S	S	S	S	S
Aiguille Vert	S	S	S	S	S	S	S	S	S
Michigan DRK	R	S	R	R	R	S	S	S	S
Widusa	S	S	R	S	S	R	S	S	S
Imuna	R	S	R	S	R	S	S	S	S
BO 22	R	R	R	R	R	S	R	S	R
Sanilac	R	S	R	S	R	S	S	S	S
Cornell 49-242	R	R	R	R	R	R	S	R	R
Kaboon	R	R	R	R	R	S	R	S	R
TO	R	R	R	S	R	R	R	R	R
PI 207262	R	R	R	S	R	R	R	R	R
México 222	R	R	R	R	S	S	R	R	S

¹ R: resistente; S: suscetível.

² Raça mais comum no Brasil.

vinte e cinco

MELHORAMENTO POR MEIO DE IDEÓTIPOS

A maioria dos programas de melhoramento que objetivam o aumento da produtividade tem pelo menos uma destas três filosofias: (i) eliminação de defeitos nas culturas; (ii) aumento do potencial de produção por si; e (iii) otimização das características morfofisiológicas das plantas.

A eliminação de defeitos na cultura compreende a introgressão de genes de resistência a fatores bióticos e abióticos ou a introdução de características que facilitam a colheita mecanizada.

Nos programas que visam aumentar o potencial de produção por si não há preocupação com determinadas características que possam estar correlacionadas com a produtividade. Nesses programas, são cruzados os genitores com características complementares e, nas populações segregantes, selecionados genótipos altamente produtivos. Quando o objetivo é a exploração do vigor híbrido, procura-se cruzar genitores que apresentem boa capacidade de combinação.

Na terceira filosofia, isto é, otimização individual da produtividade pela manipulação de diversas características morfofisiológicas da planta, define-se previamente um fenótipo-modelo para as características de interesse.

O melhoramento de plantas por ideótipo tem se destacado para espécies ornamentais ou flores nas quais uma ou poucas características podem dar um diferencial de mercado. Em espécies comercializadas como

25.3 FATORES QUE LIMITAM O PROGRESSO GENÉTICO

Para uma consideração pragmática do melhoramento por meio de ideótipos, deve-se reconhecer a complexidade das relações entre as características neles incluídas e a sua produtividade.

Exemplos de três fatores ou tipos de associação entre características que podem limitar o progresso de melhoramento por meio de ideótipos são apresentados nos tópicos subsequentes.

25.3.1 HARMONIA NO TAMANHO DAS PARTES DA PLANTA

Donald (1968) propôs um ideótipo de trigo que apresentava folhas pequenas, estreitas e eretas, e uma espiga grande e ereta. Embora tais características isoladamente sejam desejáveis, não podem ser associadas em um único indivíduo, por limitações morfogenéticas. Grafius (1978) demonstrou que as plantas tendem a apresentar elevado grau de proporcionalidade entre diferentes órgãos. Esse autor relatou ainda que a plasticidade ou habilidade de manipulação de características é inversamente proporcional à proximidade ontogenética, isto é, as características que se desenvolvem próximo ou simultaneamente a partir do mesmo meristema são de difícil manipulação independente.

25.3.2 PLEIOTROPIA

A característica arista múltipla em cevada exemplifica a limitação que a pleiotropia pode exercer em um programa baseado em ideótipos. Johnson, Willmer e Moss (1975) relataram que genótipos de cevada portadores de aristas múltiplas apresentam maior taxa fotossintética do que genótipos monoaristados. Entretanto, os genótipos multiaristados tendem a apresentar menor número de grãos por espiga, menor peso médio do grão e, conseqüentemente, menor produtividade. Enquanto elevada taxa fotossintética é desejável, o menor número de grãos por espiga e o menor peso médio de grãos, associados à primeira característica, inviabilizam-na para uso em um programa aplicado.

25.3.3 EFEITO DE COMPENSAÇÃO

Um típico efeito de compensação em cereais e leguminosas ocorre com os componentes da produção. Por exemplo, um aumento do número de grãos por vagem, em geral, está associado a uma redução do peso médio destes.

vinte e seis

PRODUÇÃO DE DUPLO-HAPLOIDES

Indivíduos haploides são portadores de uma única cópia de cada cromossomo característico da espécie e apresentam no tecido somático o número n de cromossomos típicos dos gametas do organismo. Assim, uma planta haploide é considerada em estágio esporofítico, porém com número de cromossomos de estágio gametofítico.

Os primeiros relatos de identificação e/ou trabalhos com indivíduos haploides remontam à década de 1920. Segundo Dunwell (2010), a primeira angiosperma haploide identificada foi uma planta anã de algodão. Nos anos seguintes, novos trabalhos foram publicados com *Datura stramonium* (Blakelsee et al., 1922), *Nicotiana tabacum* (Clausen; Mann, 1924) e *Triticum compactum humboldtii* (Gaines; Aase, 1926).

Hoje, são vários os métodos de obtenção de duplo-haploides (DH), como: uso de gene indutor da haploidia, cultura de anteras e micrósporos e cruzamentos interespecíficos. Esses métodos vêm fortalecer a tendência de aceleração dos processos de melhoramento com redução do número e do tempo de gerações ou entre gerações, atualmente denominados *speed breeding*.

Em termos de aplicação direta na agricultura, como cultivares, os haploides têm pouco valor, pois geralmente produzem plantas menores e menos vigorosas do que os diploides. Além disso, são mais sensíveis a estresses bióticos e abióticos e, sobretudo, apresentam alto grau de esterilidade.

26.3.2 MARCADORES FENOTÍPICOS

Em milho, para identificação de haploides obtidos pelos métodos *in vivo*, utiliza-se o sistema de marcador morfológico de pigmentação com antocianina (Nanda; Chase, 1966). Nesse sistema, o gene R-navajo (R_1-nj) é utilizado para distinguir haploides de diploides, pois promove pigmentação tanto no endosperma quanto no embrião. Com indutores gimnogenéticos ou androgenéticos, sementes da população-alvo que apresentam coloração roxa no endosperma e com o embrião descolorido são selecionadas como possíveis haploides (Fig. 26.4).



FIG. 26.4 Marcador morfológico da coloração das sementes de milho, para identificação da ploidia. A quarta semente da esquerda para a direita é a que apresenta haploidia

Fonte: ESALQ-USP.

O endosperma é um tecido triploide, sendo um conjunto haploide do genoma do parental masculino e dois do feminino. Já o embrião é um tecido diploide. Como o marcador é dominante, em um cruzamento ele sempre será expresso no endosperma; no caso de um embrião haploide, o marcador não estará presente, pois esse tipo de embrião não contém o genoma da linhagem indutora que carrega o alelo R-navajo e dá a coloração roxa (Belicuas, 2004). No entanto, o sistema não é 100% efetivo, pois o marcador pode ser expresso em uma taxa muito baixa no embrião, que visualmente passa a impressão de o marcador não estar sendo expresso. Nessa situação, o melhorista acaba por selecioná-lo como um falso-positivo para haploidia, sendo descartado, por exemplo, na próxima fase de plantio em campo, em que as plantas serão mais vigorosas e muito contrastantes em relação às demais. Essa variação na expressão do marcador está diretamente ligada à genética da população-alvo que se deseja induzir ou a casos em que há inibidores de genes (C1-I) nas fêmeas, muito comum em milho com grãos do tipo duro (Rotarenco et al., 2010). No que se refere à colheita, é

vinte e sete

REGISTRO E PROTEÇÃO DE CULTIVARES

O cultivar somente poderá ser comercializado no Brasil se estiver cadastrado no Registro Nacional de Cultivares (RNC) do Ministério da Agricultura. O RNC é, portanto, o cadastro de cultivares habilitados para produção e comercialização de sementes e mudas certificadas e fiscalizadas, em todo o território nacional. Seu objetivo é ordenar o mercado para proteger o agricultor da venda de cultivares não avaliados nas diferentes condições brasileiras e durante os anos. Além disso, o Ministério da Agricultura exige o registro no RNC dos genitores de híbridos importados.

O Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento, por intermédio do Serviço Nacional de Proteção de Cultivares, da Secretaria de Desenvolvimento Rural, estabeleceu os mecanismos e os instrumentos necessários à inscrição de cultivares no RNC.

Os objetivos do RNC foram substituir os antigos sistemas de avaliação e recomendação e de registro de cultivares, por meio da implantação de sistema de informações cadastrais fornecidas pelo obtentor ou detentor dos direitos de exploração do cultivar, promover a inscrição prévia de cultivares nacionais e estrangeiros, habilitando-se para a produção e a comercialização de sementes e mudas certificadas e outras classes, implementar a elaboração da listagem atualizada das espécies e dos cultivares disponíveis no mercado, cadastrar informações sobre o valor de cultivo e uso (VCU) dos cultivares,

vinte e oito

PERSPECTIVAS DO MELHORAMENTO DE PLANTAS

Com o acréscimo populacional de aproximadamente três bilhões de pessoas no mundo nos últimos 50 anos, a pressão sobre a oferta de alimentos aumentou e, assim, novas técnicas aplicadas à agricultura foram desenvolvidas. Por exemplo, no período de 1960 a 1990, a produção mundial de cereais passou de 800 milhões para dois bilhões de toneladas, sendo mais de 80% desse incremento devido a maiores produtividades. Acredita-se que pelo menos metade desse aumento seja decorrente do desenvolvimento e da utilização de cultivares geneticamente superiores.

O melhoramento de plantas é considerado estratégico para a humanidade, a segurança alimentar, os efeitos das mudanças climáticas e o desenvolvimento econômico e social de países, e economicamente básico e fundamental para a geração de negócios agrícolas e para o desenvolvimento regional.

A avaliação de alguns dos principais desenvolvimentos científicos do século XX permite analisar as perspectivas de evolução e possíveis tendências do melhoramento de plantas para o futuro. O Quadro 28.1 apresenta algumas das principais descobertas que tiveram impacto no melhoramento de plantas. Embora exista superposição entre alguns períodos em que esses desenvolvimentos ocorreram, eles foram convenientemente separados por décadas. Uma das conclusões que podem ser tiradas dessas informações é que o tempo

vinte e nove

EXEMPLOS DE PROGRAMAS DE MELHORAMENTO

Programa de melhoramento refere-se à organização geral do processo conduzido pelo melhorista para o desenvolvimento de novas variedades ou de germoplasma, e envolve o uso de germoplasma, recursos humanos e financeiros, infraestrutura para testes e avaliações, métodos de seleção e métodos de melhoramento. Assim, esses programas diferem entre si de forma surpreendente. Por exemplo, os programas de melhoramento de milho grão, milho doce e milho pipoca compartilham os mesmos métodos de melhoramento, mas são conduzidos de forma distinta, com base nos objetivos e métodos de seleção.

Neste capítulo são apresentados alguns exemplos de programas de melhoramento de espécies autógamas, alógamas e de propagação assexuada, nas iniciativas pública e privada, com o intuito de ilustrar para o jovem melhorista em início de carreira algumas possíveis estratégias e planos de ação. Em nenhum momento os autores deste livro estão endossando as estratégias aqui apresentadas, pois os métodos de melhoramento e as ferramentas à disposição dos melhoristas variam com a espécie, os objetivos do programa e os recursos humanos, genéticos e financeiros disponíveis, além de outros fatores. Deve-se também lembrar que os programas de melhoramento são dinâmicos e, com o avanço dos novos conhecimentos e a redução dos custos de aplicação das novas tecnologias, aquelas que hoje não são

Para iniciar um programa convencional, os melhoristas selecionam o germoplasma e os locais para testes (Fig. 29.1A). Os genótipos são testados em vários anos e locais, e os dados fenotípicos são analisados. A seleção de genótipos é realizada com base no comportamento fenotípico dos genótipos. Em programas de melhoramento moderno (Fig. 29.1B), os melhoristas iniciam as atividades de forma similar ao convencional, mas os genótipos são genotipados usando plataformas de genotipagem de alto rendimento, melhoramento acelerado (*speed breeding*) e fenotipagem de alto rendimento, realizados em várias localidades (Araus et al., 2018; Li et al., 2018). Modelos de predição genômica baseados em modelos de crescimento de plantas são usados para estimar o desempenho de genótipos não fenotipados em ambientes testados ou para estimar o desempenho de genótipos em ambientes não testados. Essas estimativas são empregadas para obter valores genômicos estimados para os genótipos e, assim, apoiar a seleção de genótipos.

Na Fig. 29.2 é apresentado, de forma resumida, um exemplo das principais etapas de um programa público de melhoramento de soja em sua maturidade. Deve-se lembrar que para essa cultura há o domínio das grandes empresas multinacionais e que a maioria dos programas públicos estão focados no desenvolvimento de variedades para nichos específicos e na formação das novas gerações de melhoristas.

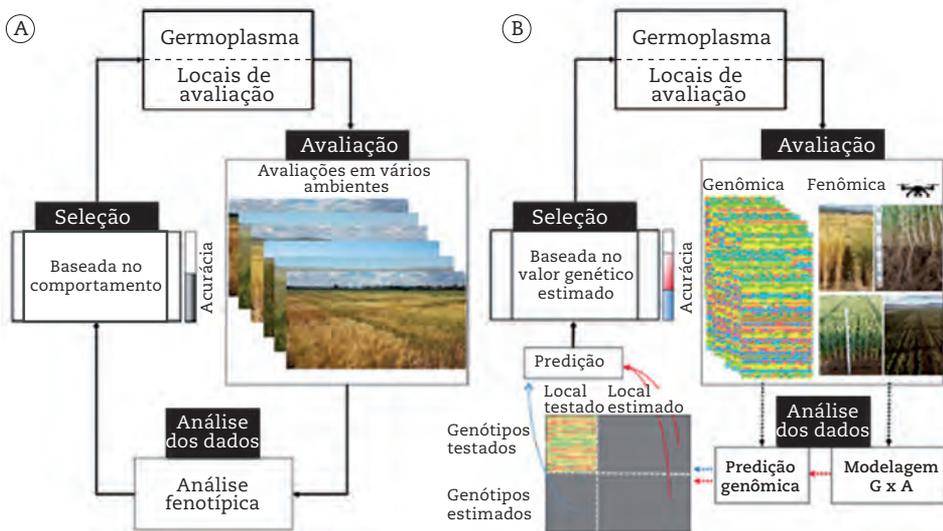


FIG. 29.1 Esquema de programas de melhoramento (A) convencional e (B) moderno

Fonte: Voss-Fels, Cooper e Hayes (2018).

glossário

Aberração cromossômica: anormalidade da estrutura ou do número cromossômico.

Abiótico: relativo a fatores físicos e químicos do ambiente; que não possuem condições de adaptabilidade, como água, temperatura, solo etc.

Abscisão: separação de uma das partes da planta (exemplo: folhas, flores, vagens etc.).

Acamamento: tombamento das plantas, devido à sua fragilidade, sem a ruptura das hastes.

Ação gênica: maneira pela qual o gene ou os genes controlam a expressão de uma característica.

Acasalamento ao acaso: tipo de acasalamento em que todos os indivíduos de uma população possuem a mesma chance de polinizar e de serem polinizados.

Acesso: amostra de germoplasma representativa de um indivíduo ou de vários indivíduos da população. Em caráter mais geral, qualquer registro individual constante de uma coleção de germoplasma (exemplo: uma plântula, uma maniva etc.).

Ácido abscísico (ABA): hormônio com propriedades inibitórias do crescimento celular, isto é, inibição da síntese proteica e de ácidos nucleicos. Está associado a dormência, dominância apical, abscisão de folhas e frutos, e fechamento da abertura estomatal.

Aclimatização: processo de adaptação do indivíduo às condições ambientais antes do transplante da planta cultivada *in vitro* para a casa de vegetação ou para o campo.

Adaptação: processo pelo qual indivíduos, populações ou espécies mudam de forma ou função para sobrevivência em determinadas condições de ambiente.

Aditividade: somatório dos efeitos dos genes.

Adventício: órgão vegetal formado em posição diferente daquela onde se forma no desenvolvimento natural (por exemplo: folhas a partir de raiz e folhas a partir de calos).

Albino: indivíduo com ausência de pigmentação normal.