

Ministério da Agricultura,
Pecuária e Abastecimento

Documentos

ISSN 0103 - 0205
Setembro, 2003

108

**Métodos de Predição do Comportamento de
de Populações de Melhoramento**



Embrapa

República Federativa do Brasil

Luiz Inácio Lula da Silva
Presidente

Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento

Roberto Rodrigues
Ministro

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária

Conselho de Administração

José Amauri Dimázio
Presidente

Clayton Campanhola
Vice-Presidente

Dietrich Gerhard Quast
Alexandre Kalil Pires
Sérgio Fausto
Urbano Campos Ribeiral
Membros

Diretoria Executiva da Embrapa

Clayton Campanhola
Diretor-Presidente

Gustavo Kauark Chianca
Herbert Cavalcante de Lima
Mariza Marilena Tanajura Luz Barbosa
Diretores Executivos

Embrapa Algodão

Eleusio Curvelo Freire
Chefe Geral

Alderí Emídio de Araújo
Chefe Adjunto de Pesquisa e Desenvolvimento

José Gomes de Souza
Chefe Adjunto de Administração

Odilon Reny Ribeiro Ferreira da Silva
Chefe Adjunto de Comunicação, Negócio e Apoio



ISSN 0103-0205
Setembro, 2003

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Centro Nacional de Pesquisa de Algodão
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento

Documentos, 108

**Métodos de Predição do Comportamento
de Populações de Melhoramento**

Exemplares desta publicação podem ser solicitados à:

Embrapa Algodão

Rua Osvaldo Cruz, 1143 – Centenário
Caixa Postal 174
CEP 58107-720 - Campina Grande, PB
Telefone: (83) 315-4300
Fax: (83) 315-4367
algodao@cnpa.embrapa.br
http://www.cnpa.embrapa.br

Comitê de Publicações

Presidente: Luiz Paulo de Carvalho
Secretária: Nívia Marta Soares Gomes
Membros: Demóstenes Marcos Pedrosa de Azevedo
José Wellington dos Santos
Lúcia Helena Avelino Araújo
Márcia Barreto de Medeiros Nóbrega
Maria Auxiliadora Lemos Barros
Maria José da Silva e Luz
Napoleão Esberard de Macêdo Beltrão
Rosa Maria Mendes Freire

Supervisor Editorial: Nívia Marta Soares Gomes
Revisão de Texto: Paulo Augusto Vianna Barroso
Tratamento das ilustrações: Maria do Socorro Alves de Sousa
Foto da capa: Raimundo Estrela Sobrinho
Editoração Eletrônica: Maria do Socorro Alves de Sousa

1ª Edição

1ª impressão (2003) 1.000 exemplares

Todos os direitos reservados

A reprodução não autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei nº 9.610).

EMBRAPA ALGODÃO (Campina Grande, PB).

Métodos de predição do comportamento de populações em melhoramentos, por Paulo Augusto Vianna Barroso e Lúcia Vieira Hoffmann. Campina Grande, 2003.

38p. (Embrapa Algodão. Documentos, 108).

1. Algodão - Melhoramento. I. Barroso, P.A.V. II. Hoffmann, L. III. Título. IV. Série.

CDD 633.51

©Embrapa 2003

Autores

Paulo Augusto Vianna Barroso
Dr. Engº Agrº da Embrapa Algodão, Rua Osvaldo Cruz, 1143
Centenário Caixa Postal 174 58107-720 - Campina Grande, PB
Tel.: 0xx83-315-4300
e-mail pbarroso@cnpa.embrapa.br

Lúcia Hofmann
Drª., EngªAgrª da Embrapa Algodão
e-mail hoff@cnpa.embrapa.br

Apresentação

A predição do comportamento de populações de melhoramento é uma ferramenta muito útil para melhoristas. Através destas predições pode-se conhecer o potencial de populações formadas na obtenção de cultivares superiores, aumentando-se a eficiência dos programas de melhoramento.

Este trabalho traz uma revisão sobre os métodos mais utilizados para se provar as médias e variâncias em populações e será de utilidade para aqueles que desejarem fazer revisão sobre o assunto, principalmente estudantes de pós-graduação e pesquisadores.

Luiz Paulo de Carvalho
Chefe Adjunto de Pesquisa e Desenvolvimento

Sumário

Métodos de Predição do Comportamento de Populações de Melhoramento.....	11
Introdução.....	11
Predição da Variância em Populações Endogâmicas	12
Predição da Média em Populações Endogâmicas.....	14
A Genealogia dos Genitores na Predição da Variância Genética.....	16
Marcadores Morfológicos ou Caracteres Quantitativos na Predição da Variância Genética.....	23
Média dos Genitores e a Média e Variâncias de Populações Endogâmicas.....	28
Marcadores Moleculares e a Predição das Variâncias.....	23
Marcadores Moleculares na Predição de Médias.....	28
Predição com Base na Avaliação em Gerações Precoces.....	29
Considerações Finais.....	32
Referências Bibliográficas.....	33

Métodos de Predição do Comportamento de Populações de Melhoramento

Paulo Augusto Vianna Barroso
Lúcia Vieira Hoffmann

1. Introdução

A quantidade de fecundação cruzada praticada por diferentes espécies vegetais varia de 0% a 100%. Aquelas que se reproduzem predominantemente por autofecundação (acima de 95%) são classificadas como autógamas e as que realizam autofecundação em frequência abaixo de 5% são denominadas alógamas. As demais espécies são classificadas como mistas ou intermediárias. Espécies com sistema misto de reprodução que praticam autofecundação de modo mais freqüente que fecundação cruzada, como o algodoeiro, podem ser classificadas como parcialmente autógamas. Os métodos de melhoramento utilizados por estas plantas são os mesmos empregados em autógamas e visam gerar variedades compostas por uma ou mais linhagens endogâmicas.

As seleções nos programas de melhoramento de espécie autógamas e parcialmente autógamas normalmente são realizadas em populações endogâmicas, obtidas através de hibridações artificiais seguidas por alguns ciclos de autofecundação. A probabilidade de sucesso do programa depende do potencial para o melhoramento das populações, que será mais alto quando a variância genética for elevada e as médias forem adequadas para a maioria dos caracteres de importância agronômica.

Muitas populações endogâmicas são formadas e avaliadas anualmente pelos programas de melhoramento, mas nem todas possuem potencial

suficiente para que genótipos com desempenho superior sejam selecionados e liberados como cultivares. Até que se determine se a população possui potencial para produzir genótipos superiores, parte dos recursos materiais e humanos disponíveis para o programa já foi consumida com sua obtenção e avaliação.

O conhecimento prévio do comportamento de populações pode aumentar a eficiência dos programas de melhoramento, evitando que populações pouco promissoras sejam formadas ou eliminando-as em estágios iniciais do processo de aumento da endogamia. Diversos métodos de predição do comportamento de populações foram desenvolvidos. Os procedimentos descritos na literatura se baseiam, principalmente, na avaliação genealógica dos genitores, no desempenho *per se* dos genitores, na utilização de delineamentos genéticos específicos para estimar parâmetros em gerações precoces e na obtenção de estimativas de diversidade entre os genitores. Com o advento dos marcadores moleculares, novas metodologias de predição foram propostas. Elas se baseiam em estimativas da distância genética obtidas a partir das diferenças existentes no DNA dos genótipos candidatos a genitores.

A incorporação de novos métodos preditivos na rotina dos programas de melhoramento genético de algodão e de outras espécies autógamas ou parcialmente autógamas somente deve ser realizada caso apresentem potencial preditivo maior ou similar aos métodos já utilizados. Esta revisão não visa esgotar o assunto. Ao contrário, pretende apenas apresentar, de maneira introdutória, os resultados obtidos por alguns poucos métodos utilizados para predizer o comportamento de populações endogâmicas.

2. Predição da Variância em Populações Endogâmicas

Quando se pretende trabalhar com populações segregantes visando objetivos convencionais do melhoramento de plantas autógamas ou parcialmente autógamas (maior produção, menor acamamento, etc), o ideal é realizar a seleção de linhagens endogâmicas em populações que apresentam média e variância genética altas (Cox et al., 1985).

Os efeitos de dominância são dissipados com o aumento da homozigose,

restando apenas os efeitos aditivos e epistáticos nas populações endogâmicas. Portanto, a média da população deve ser próxima à média dos genitores se os efeitos epistáticos não forem acentuados. A maioria dos programas de melhoramento utiliza apenas genitores com médias similares e elevadas, o que resulta em populações também similares em relação à média. Nesta situação a variância genética assume o papel de principal parâmetro para diferenciar as populações. Logo, os métodos preditivos devem buscar identificar populações com maior variância genética.

A variância genética total de uma população endogâmica é composta pela variância aditiva e pelas variâncias epistáticas do tipo aditivo x aditivo e de maior ordem (KEARSEY e POONI, 1996).

Segundo Falconer e Mackay (1996), a variância genética aditiva de um dado loco com dois alelos em uma população segregante é dada por:

$$V_A = 2pq [a + d(q - p)]^2 \quad (1)$$

onde: V_A é a variância aditiva; a é o componente genético aditivo, que corresponde ao afastamento de cada homozigoto da média; d é o componente genético dominante, que corresponde ao afastamento do heterozigoto da média, p é a frequência de um alelo e q a frequência do outro alelo.

Em uma população endogâmica qualquer, os valores de dominância são nulos ($d = 0$). Se esta população endogâmica for formada pelo cruzamento entre duas linhagens, a frequência dos dois alelos é a mesma e igual a 0,5 ($p = q = 0,5$). Substituindo-se esses valores na expressão (1) tem-se que a variância aditiva é igual a:

$$V_A = 0,5a^2 \quad (2)$$

Considerando-se n genes segregando, a variância genética aditiva desta população endogâmica torna-se:

$$V_A = 0,5 \sum_n a_n^2 \quad (3)$$

em que: a_n é o componente aditivo do enésimo loco; n é o número de locos segregando.

Se a variância aditiva apresentar valores muito mais altos que a epistática e os efeitos aditivos dos n locos não forem muito diferentes ($a_1 \approx a_2 \approx \dots \approx a_n$), a variância genética de uma população endogâmica será determinada, principalmente, pelo número de locos segregando.

Quando medidas de divergência entre genitores são estimadas, acredita-se que o número de locos segregando e a variância genética sejam maiores em populações formadas a partir de genitores mais divergentes. Logo, pode-se utilizar a estimativa de divergência para tentar prever o comportamento de populações, esperando que as mais promissoras sejam as obtidas a partir de cruzamentos entre genótipos com maior divergência (MOSEER e LEE, 1994; MANJARREZ-SANDOVAL et al., 1997b; HELMS et al., 1997).

3. Predição da Média em Populações Endogâmicas

Quando as médias apresentam valores semelhantes, a variância genética é o principal parâmetro que diferencia o potencial de populações para o melhoramento (COX et al., 1985). Porém, à medida que as médias vão se tornando diferentes entre si, a variância vai perdendo importância até que o comportamento relativo das populações seja praticamente independente de seu valor (THORNE e FEHR, 1970). Portanto, o papel da média na determinação do potencial das populações aumenta quando as populações apresentam médias mais diferentes. Uma das razões para que a média se torne mais importante que a variância é a utilização de linhagens genitoras com características diferentes das encontradas em cultivares, como o uso de genótipos não adaptados.

Uma série de artigos publicados pelo grupo liderado pelo Dr. W.R. Fehr mostra que a inserção de genitores com características diferentes das presentes nos materiais cultivados de soja não produzem resultados satisfatórios caso se deseje obter cultivares diretamente de suas populações, principalmente devido a grandes reduções ou aumentos indesejadas das médias (THORNE e FEHR, 1970; SHOENER e FEHR, 1979; VELLO et al., 1984; ININDA et al., 1996).

Deste modo, a utilização de genitores não adaptados não se justifica quando se deseja obter novas cultivares diretamente de cruzamentos em que estes genótipos estejam envolvidos, pois as médias inadequadas tornam pouco provável que linhagens com características superiores sejam detectadas nas populações. Portanto, as predições que visem maximizar a variância genética não seriam úteis, pois o parâmetro que diferenciaria as populações quanto ao potencial para o melhoramento é a média.

Contudo, os genitores não adaptados são amplamente utilizados como fonte de variabilidade para caracteres em que as cultivares não apresentam desempenho satisfatório (SHOENER e FEHR, 1979). Quando se deseja melhorar o desempenho de uma cultivar já existente, o programa se baseia em retrocruzamentos. Entretanto, se mais de um gene deve ser transferido ou se deseja aumentar a variabilidade de um caráter quantitativo específico, como comprimento da fibra em algodoeiro, os retrocruzamentos podem ser pouco eficientes ou muito laboriosos (FEHR, 1987). Nestes casos, costuma-se realizar cruzamentos para gerar linhagens que serão posteriormente utilizadas como genitoras em programas de melhoramento.

Nos retrocruzamentos, um dos fatores que determinam o número de gerações necessárias para a recuperação do genótipo recorrente é a semelhança entre os genitores recorrente e doador. Isto ocorre de tal modo que se o doador é muito inferior ao genitor recorrente é necessário um número maior de gerações de retrocruzamentos para reestabeler as médias do recorrente (FEHR, 1987). Portanto, quanto mais semelhantes forem os genitores, mais rápido e efetivo será o programa.

Nos casos em que a utilização de genitores não adaptados é realizada pela hibridação seguida de seleção, o uso de genótipos não adaptados com grandes diferenças aos adaptados deve gerar populações com grandes alterações indesejadas na média de caracteres quantitativos importantes (FEHR, 1987). As alterações devem ser maiores quando os genitores adaptados e não adaptados foram bastante diferentes. Caso se disponha de um conjunto de linhagens não adaptadas que possuam as qualidades necessárias para serem utilizadas, aquelas mais semelhantes aos genótipos adaptados devem ser preferidas. Se a escolha da linhagem não adaptada se basear em estimativas de divergência genética, as menos divergentes em

relação a um grupo de linhagens adaptadas devem resultar em populações mais promissoras (BARROSO, 2000).

4. A Genealogia dos Genitores na Predição da Variância Genética

A predição do comportamento de populações baseada na genealogia dos genitores geralmente é realizada empregando-se o coeficiente de parentesco de Malécot (1948) ou medidas desenvolvidas a partir dele. Este coeficiente expressa a probabilidade de dois indivíduos apresentarem um alelo idêntico por descendência em um loco tomado ao acaso. Espera-se que quanto menor o coeficiente de parentesco entre dois indivíduos, maior seja o número de locos segregando. Desta maneira, a escolha de genitores com coeficientes de parentesco mais baixos deve maximizar a variância genética e, em consequência, aumentar a probabilidade de detecção de segregantes transgressivos.

O coeficiente de parentesco pressupõe que os ancestrais originais não são aparentados, que a contribuição de cada um dos genitores é a mesma e que os descendentes foram formados na ausência de seleção (natural ou artificial), mutação, migração e deriva. A acurácia do coeficiente de parentesco depende da disponibilidade de genealogias detalhadas e precisas. Quando as informações estão ausentes ou são imprecisas, as predições são muito prejudicadas ou não são efetivas (MESSMER et al., 1993).

Os trabalhos publicados com aveia e trigo mostram que as correlações do coeficiente de parentesco com a variância genética e a heterose, quando presentes, são de baixa magnitude (COWEN e FREY, 1987a; SOUZA e SORRELLS, 1991; MOSER e LEE, 1994; BARBOSA-NETO et al., 1996; FABRIZIUS et al., 1998; BURKHAMER et al., 1998; PICARD et al., 1992). Contudo, as populações formadas por genitores com pouca ou nenhuma relação de parentesco tendem a apresentar, em média, melhor desempenho, sem que implique, necessariamente, que as maiores variâncias genéticas e heteroses sejam obtidas em populações com baixo nível de parentesco.

De modo similar, o coeficiente de parentesco também parece não ser capaz de realizar predições, com a acurácia necessária, sobre o comportamento da variância genética e da heterose em populações de soja (MANJARREZ-SANDOVAL et al., 1997a; KISHA et al., 1997; HELMS et al., 1997), embora correlações altas tenham sido verificadas por Manjarrez-Sandoval et al. (1997b).

Portanto, o coeficiente de parentesco apresenta capacidade limitada para prever o comportamento da heterose e da variância genética das populações. Parte da incapacidade preditiva pode ter origem nas pressuposições assumidas pelo coeficiente de parentesco - ancestrais não aparentados, igual contribuição dos genitores, ausência de seleção, mutação, migração e deriva - (MACLUER et al., 1983; LEFORT-BUSON et al., 1987; PICARD *et. al.*, 1992; MOSER e LEE, 1994; ABDELNOOR et al., 1995) e na falta de precisão das anotações genealógicas existentes (LEFORT-BUSON et al., 1987, PICARD *et. al.*, 1992; MESSMER et al., 1993; HELMS et al., 1997).

Outro fator que pode estar associado ao desempenho não satisfatório do coeficiente de parentesco e de outras medidas de diversidade como preditores é a utilização de estimativas pouco consistentes da variância e da heterose das populações (KISHA et al., 1997; FABRIZIUS et al., 1998). Pode-se reduzir o erro padrão da variância genética realizando-se experimentos com parcelas de tamanho adequado a herdabilidade do caráter, com grande número de repetições e em diferentes locais e anos (FEHR, 1987). Também é necessário que um grande número de descendentes seja avaliado para minimizar as alterações das frequências gênicas pelo efeito da deriva (GUMBER et al., 1999; KISHA et al. 1997).

Gumber et al. (1999) apresentaram boa discussão a respeito da ausência de correlações entre as estimativas de diversidade e variância genética, utilizando considerações biométricas interessantes. Supondo uma análise de correlação $r(X,Y)$ entre duas variáveis X e Y , que só podem ser estimadas com algum resíduo, isto é, $\hat{X} = \mathbf{x} + \varepsilon_x$ e $\hat{Y} = \mathbf{y} + \varepsilon_y$, e assumindo que ε_x e ε_y são independentes um do outro e também de X e de Y , a correlação entre \hat{X} e \hat{Y} é igual a: $r = (\hat{X}, \hat{Y}) = r(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) \mathbf{h}_x \mathbf{h}_y$

onde:

$$h_x^2 = \frac{\sigma_x^2}{\sigma_{\hat{x}}^2} \text{ e } h_y^2 = \frac{\sigma_y^2}{\sigma_{\hat{y}}^2} \text{ são as repetibilidades de } \hat{X} \text{ e } \hat{Y}.$$

Deste modo, uma baixa correlação entre a variância genética (\hat{X}) e um preditor (\hat{Y}) pode ser atribuída às seguintes razões:

- a variância genética estimada tem baixa repetibilidade devido ao seu alto erro padrão;
- a estimativa de diversidade genética (\hat{Y}) possui grande resíduo e/ou viés em relação à real diversidade genética (Y);
- a correlação entre a real variância genética e a real diversidade genética é baixa.

5. Marcadores Morfológicos ou Caracteres Quantitativos na Predição da Variância Genética

As estimativas de distância genética baseadas em características morfológicas e quantitativas, junto com o coeficiente de parentesco, são medidas clássicas de diversidade genética. Elas já foram utilizadas em quase todas as espécies vegetais cultivadas. Poucos devem ser os programas de melhoramento que, ao menos em seu início, não tenham utilizado estes estimadores de divergência na tentativa de predizer as melhores populações ou híbridos.

Um exemplo da utilidade de uso é na predição da heterose em híbridos. Em pimentão, Miranda *et al.* (1988) verificaram que a distância de Mahalanobis apresentou correlação significativa, mas baixa, com a heterose para produção de frutos. Em trabalho mais recente, Oliveira *et al.* (1998) verificaram que a heterose e a capacidade específica de combinação do caráter peso da matéria seca de híbridos de pimentão apresentaram correlações significativas com a distância de Mahalanobis, estimada a partir de oito características quantitativas. Os autores concluíram que a seleção de genitores de pimentão para a obtenção de híbridos com base na distância de Mahalanobis apresentaria nível de confiabilidade aceitável. Em tomate, a distância D^2 de Mahalanobis e a distância euclidiana

apresentaram correlações altas com a heterose para produção (MALUF et al., 1983). Os autores concluíram que ambas as estimativas de diversidade podem ser utilizadas para reduzir o número de cruzamentos a serem realizados em programas de melhoramento de tomate, principalmente em seus estágios iniciais.

A distância genética de Nei, obtida pela análise de características morfológicas, e a distância euclidiana, com base em caracteres quantitativos, apresentaram correlações significativas com o desempenho de híbridos F_1 de ervilha em parte dos caracteres avaliados (SARAWAT et al., 1994b). Também foram verificadas algumas correlações entre a distância euclidiana e a variância de populações F_5 . Comparando-se as estimativas de distância genética realizadas, a que apresentou melhor desempenho foi a distância euclidiana.

Cox e Murphy (1990) obtiveram seis estimativas de divergência genética entre linhagens de trigo com base em caracteres quantitativos. Eles verificaram que estas estimativas estavam pouco ou não correlacionadas com a heterose dos caracteres produção, peso e número de grãos. Os autores sugeriram a realização de uma seleção de genitores para maximizar a heterose em três estágios: no primeiro seriam selecionadas as linhagens com maior *performance per se*; no segundo, os materiais remanescentes seriam melhor avaliados e aqueles que apresentaram a maior distância genética calculada com base em caracteres quantitativos seriam submetidos ao terceiro estágio, no qual se elegeriam as linhagens que apresentassem maior distância genealógica.

Cowen e Frey (1987b) testaram três estimativas de distância genética obtidas a partir da avaliação de caracteres quantitativos em linhagens de aveia: distância euclidiana, calculada a partir dos cinco primeiros componentes principais, distância de Hanson e Casas e a distância de Cervantes. Eles obtiveram correlações baixas, porém significativas, com o número de segregantes transgressivos em parte dos caracteres avaliados.

A separação de genitores de populações de amendoim (*Arachis hypogea* L.) em quatro grupos de acordo com sua divergência genética, medida pela

distância D^2 de Mahalanobis, mostrou que há um nível ótimo de divergência genética entre genitores para se obter heterose, acima ou abaixo do qual as heteroses tendem a diminuir (ARUNACHALAM et al., 1984). Este nível ótimo seria encontrado entre genitores com níveis intermediários de divergência.

Gumber et al. (1999) utilizaram diversas características quantitativas e morfológicas de *Vicia faba* L. para estimar a distância D^2 de Mahalanobis. A distância foi utilizada para tentar prever a variância genética de caracteres quantitativos de populações $F_{2:4}$, mas nenhuma correlação significativa foi observada.

Correlações significativas e relativamente altas foram obtidas entre a heterose (da produção de grãos e de alguns componentes da produção) de populações F_2 de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) e a distância D^2 de Mahalanobis (GHADERI et al., 1984). Este mesmo trabalho relata correlações significativas entre a heterose em F_1 e F_2 em alguns caracteres de *Vicia faba* var *equina*. Em sua maioria, as correlações verificadas com *V. faba* foram negativas.

Em grão-de-bico, a distância D^2 de Mahalanobis, a análise fatorial e as variáveis canônicas foram utilizadas para determinar quais das 132 linhagens avaliadas deveriam ser os melhores genitores em programas de melhoramento (KHAN et al., 1991). Os autores concluíram que todas as técnicas foram inadequadas para prever com acurácia os melhores genitores.

Gizlice et al. (1993b) estimaram a similaridade genética entre cinco genitores ancestrais das cultivares de soja dos EUA. A similaridade foi obtida pela expressão: $S_y = 1 - (D_y/D_{max.})$, em que D_y é a distância genética obtida pela análise dos componentes principais e de seus autovetores, obtidos a partir da análise de 10 caracteres quantitativos. Verificou-se que a similaridade genética estava correlacionada com a heterose para produção de grãos.

Da mesma maneira que para o coeficiente de parentesco, as medidas de diversidade baseadas em características quantitativas e qualitativas nem

sempre são adequadas para realizar predições a respeito da variância genética e da heterose. O nível de correlação com esses parâmetros varia bastante entre espécies e entre conjuntos de populações da mesma espécie. Contudo, os resultados apontam que, em média, sejam preditores mais eficientes que o coeficiente de parentesco.

6. Média dos Genitores e a Média e Variâncias de Populações Endogâmicas

A média dos genitores é o principal método utilizado pelos melhoristas de espécies autógamas e de reprodução vegetativa na escolha dos genitores. A escolha de acordo com o comportamento *per se* é utilizada, principalmente, para maximizar a média das populações e tem por base o modelo aditivo-dominante, cujas expressões já foram apresentadas no item 2. Cabe ressaltar que as predições da média de populações serão mais efetivas quando o nível de endogamia é mais alto, os efeitos epistáticos são pequenos e os locos que atuam no caráter estão segregando de modo independente.

A seguir serão descritos trabalhos realizados para predizer parâmetros em populações através do comportamento *per se* dos genitores.

No caráter produtividade de algodão em caroço, Meredith & Brown (1998) observaram uma correlação de 0,42 entre as médias de 16 genitores e as 120 populações F_2 possíveis de serem obtidas em cruzamentos biparentais. Segundo os autores, o desempenho dos genitores é útil para a escolha daqueles mais promissores, mas que sozinho não é suficiente para determinar quais as combinações de genitores que darão origem a populações F_2 com as mais altas produtividades. A média da geração F_2 é composta pela média dos genitores mais a metade da heterose. É possível que o coeficiente de correlação relativamente baixo verificado neste trabalho seja causado por este componente adicional presente na média das populações F_2 .

Em trigo, Bush et al. (1974) verificaram que a média dos genitores foi capaz de predizer a média da produção de grãos de 25 populações F_4 e F_5 ,

bem como a média das cinco linhagens mais produtivas de cada população. Fabrizio et al. (1998) obtiveram altas correlações entre a média das linhagens genitoras e a média de seis populações nas gerações F_2 , F_3 , F_4 e $F_{4:5}$. O nível de endogamia interferiu no valor dos coeficientes de correlação, havendo um ligeiro aumento de sua magnitude com o aumento da endogamia. Os autores concluíram que o modelo aditivo explica adequadamente o comportamento das populações.

Em aveia, dois trabalhos relataram que a média dos pais tem a mesma magnitude que a de seus descendentes. O primeiro, realizado por Cowen & Frey (1987a), verificou que a altura média das plantas em progênies F_2 foi semelhante à média dos genitores. No segundo (SOUZA e SORRELS, 1991), a igualdade entre a média dos genitores e de seus descendentes foi verificada para três caracteres (produção de grãos, biomassa e peso dos grãos) em 20 populações F_4 .

Em feijão, a média dos genitores predisse a média de alguns componentes de produção e da produção de grãos em populações F_2 (ANTUNES et al., 1998) e em gerações com endogamia mais elevada (HAMBLIN e EVANS, 1976). Segundo Hamblin & Rosielle (1978) a predição é mais precisa quando os genitores são avaliados em condições ambientais semelhantes às existentes onde as populações serão selecionadas.

Gumber et al. (1999) relataram que a média dos pais predisse o comportamento da média de populações $F_{2:4}$ de *Vicia faba* L. com relação aos caracteres produção de grãos, dias para a antese, altura das plantas e número de sementes por plantas. Os autores também verificaram que a diferença absoluta entre a média dos pais ($|P_1 - P_2|$) não foi um bom preditor da variância genética de nenhum dos caracteres estudados. Em contrapartida, a diferença entre a média dos pais apresentou altas correlações com a variância genética de parte dos caracteres de ervilha avaliados por Sarawat et al. (1994a).

Em soja, Thorne e Fehr (1970) contataram que a média de populações formadas a partir do cruzamento entre linhagens adaptadas e não adaptadas foi diferente da média dos genitores, indicando a presença de efeitos epistáticos. Contudo, a classificação das populações condissu com o desempenho dos genitores *per se*, indicando que os efeitos aditivos foram mais importantes.

Kisha et al. (1997) encontraram correlação forte e positiva entre a média dos genitores e a média das cinco linhagens mais produtivas de populações de soja. A média do genitor mais produtivo também apresentou correlações significativas com as mesmas linhagens de cada população. Esses resultados foram obtidos para dois conjuntos de populações independentes. Ainda em soja, Barroso (2000) observou correlações elevadas entre a média dos genitores e de populações endogâmicas em todos os seis caracteres estudados.

7. Marcadores Moleculares e a Predição das Variâncias

As estimativas de diversidade genética obtidas pela análise das informações fornecidas por marcadores moleculares são as mais frequentes na literatura atual. Elas têm sido obtidas por diferentes tipos de marcadores moleculares e analisadas por uma grande quantidade de metodologias. A utilização destas estimativas de diversidade diretamente em programas de melhoramento ainda não foi relatada. Contudo, diversos estudos foram realizados para verificar se é possível realizar predições. A maioria das publicações diz respeito a estimativas de distâncias genéticas por marcadores moleculares a serem utilizados como preditores da variância genética e da heterose.

As distâncias genéticas entre dez linhagens endogâmicas das subespécies *indica* e *japonica* de *Oryza sativa* L. foram calculadas utilizando-se os marcadores RAPD e microssatélites conjuntamente (XIAO et al., 1996). Tais distâncias foram comparadas com o desempenho e a heterose de 43 das 45 combinações híbridas possíveis entre as dez linhagens. As correlações observadas entre a distância genética com o desempenho dos híbridos e com a heterose foram altas e positivas para parte dos caracteres estudados. Quando as populações foram subdivididas em três conjuntos de acordo com a subespécie dos genitores, as correlações com a *performance* e a heterose da produção de grãos foram significativas para as populações formadas pelo cruzamento entre genitores da mesma subespécie, mas não para as populações oriundas de cruzamentos entre subespécies. Segundo os autores, estes resultados indicam que a distância genética obtida pela

análise dos dois marcadores pode ser útil apenas para populações intra-subespecíficas, ou seja, aquelas formadas pelo cruzamento entre duas linhagens de uma mesma subespécie.

Sant et al. (1999) não detectaram relações lineares entre a distância genética de oito linhagens de grão-de-bico, estimada pela análise de marcadores RAPD e microssatélites, e a heterose dos 28 híbridos obtidos pelo intercruzamento das linhagens. No entanto, as maiores heteroses foram observadas nos híbridos formados pelo cruzamento entre linhagens pertencentes a grupos diferentes do dendrograma, obtido pela análise de agrupamento das distâncias genéticas.

Duarte et al. (1999) observaram que a heterose e a capacidade específica de combinação de populações F_4 de feijoeiro não foram correlacionadas com a distância genética baseada em marcadores RAPD. Segundo os autores, a correlação é uma estimativa que demanda variabilidade nos dois parâmetros envolvidos, o que não foi verificado para heterose e a capacidade específica de combinação, devido, provavelmente, à análise ter sido realizada em F_4 .

Burkhamer et al. (1998) verificaram que as distâncias genéticas estimadas a partir dos marcadores AFLP (*Amplified Fragment Length Polymorphism*) e STS-PCR (*Sequence Tagged Sites*) não foram bons preditores da variância genética e do número de segregantes transgressivos. Estes resultados foram obtidos em nove caracteres avaliados em 12 populações $F_{3;5}$ de trigo. A combinação das distâncias genéticas obtidas pelos dois tipos de marcadores não resultou em aumento da capacidade preditiva.

Constatou-se que as variâncias genéticas de seis caracteres de 28 populações de aveia não puderam ser preditas pela distância genética de seus genitores, calculadas a partir de marcadores RFLP (*Restriction Fragment Length Polymorphism*) (MOSER e LEE, 1994). De modo geral, a variância foi independente ou muito pouco correlacionada com a distância genética, mesmo quando distâncias genéticas baseadas nos marcadores, no grau de parentesco dos genitores e no desempenho dos genitores em caracteres quantitativos foram utilizadas simultaneamente.

Paz e Veilleux (1997) verificaram que a distância genética entre indivíduos duplo haplóides de *Solanum phurela* (JUZ. e BUK.), estimada por marcadores RAPD, não mostrou correlação com a produção de tubérculos. Porém, os descendentes de quatro genitores apresentaram tendência de aumento da produção com o aumento da distância genética.

A distância genética entre 20 linhagens de *V. faba*, estimada por marcadores RAPD, não se mostrou correlacionada com a variância genética de quatro caracteres em populações $F_{3;4}$ (GUMBER et al., 1999).

Embora a obtenção de vigor híbrido não seja um dos objetivos dos atuais programas de melhoramento de soja, alguns trabalhos buscaram identificar se a heterose pode ser predita pelas distâncias genéticas baseadas em marcadores moleculares.

Manjarrez-Sandoval et al. (1997a) encontraram correlações significativas entre a distância genética estimada a partir de marcadores RFLP e a heterose dos caracteres peso de 100 sementes e altura das plantas em populações F_2 de soja. A existência de correlação entre a heterose para a produção de grãos e a distância genética foi dependente do local e do ano em que as avaliações foram realizadas. Os autores concluíram que o valor preditivo da distância genética foi insuficiente para que possa ser utilizado em programas de melhoramento.

Cerna et al. (1997) realizaram uma seleção simulada para determinar quais combinações de genitores de híbridos F_1 de soja seriam escolhidas de acordo com: (i) a produção dos genitores, (ii) a origem geográfica das linhagens, (iii) as distâncias genéticas estimadas por marcadores isoenzimáticos e (iv) as distâncias genéticas baseadas em marcadores RFLP. Cada um dos critérios foi aplicado para um conjunto diferente de linhagens. Eles verificaram que os menores valores de heteroses foram os dos híbridos selecionados pela distância genética baseada em RFLP, enquanto os maiores valores de heterose foram daqueles híbridos selecionados por marcadores isoenzimáticos. Os autores destacaram que a confirmação da vantagem apresentada pelas estimativas de divergência baseadas em isoenzimas em relação às baseadas em RFLP requer que ambas sejam aplicadas a um mesmo conjunto de genótipos, o que não foi realizado.

Outros trabalhos foram realizados em soja para verificar se a distância genética baseada em marcadores moleculares pode prever o comportamento da variância genética.

Manjarrez-Sandoval et al. (1997b) observaram uma relação quadrática entre a distância genética baseada em marcadores RFLP e a variância genética da produção de grãos em populações endogâmicas de soja. Embora os resultados permitam concluir que a distância genética pode ser utilizada pelos programas de melhoramento de soja, os autores ressaltam que a conclusão deve ser considerada com cautela, pois foi obtida pela análise de apenas seis populações.

Helms et al. (1997) não detectaram associações entre a distância genética estimada por marcadores RAPD e a variância genética de quatro caracteres em seis populações $F_{3;4}$. Os autores sugeriram que a utilização de marcadores ligados a QTL's pode resultar em associações entre a distância genética e a magnitude da variância genética.

Kisha et al. (1997) realizaram um trabalho para verificar se a distância genética entre genitores, medida por marcadores RFLP, seria capaz de prever a variância genética de três conjuntos de populações. Para um dos conjuntos foi verificado que a distância genética mostrou correlação significativa com a variância genética da altura das plantas. Coeficientes de correlação relativamente altos (próximos de 0,60) também foram obtidos com as estimativas de variância genética da produção de grãos e da altura das plantas na maturação em um ano da avaliação. Para o segundo conjunto, todas as variâncias genéticas foram independentes da distância genética. Ainda, observou-se correlação alta e negativa entre a distância genética e a média das cinco progênies mais produtivas de cada uma das populações do segundo conjunto. Isto indica que quanto maior a distância genética entre os genitores, menor é a média das cinco progênies mais produtivas da população. Para o terceiro conjunto, correlações significativas foram obtidas com a variância da altura das plantas e do número de dias para a maturação, dependendo do ano em que a avaliação foi conduzida. Foi verificado que as correlações com a variância da produção de grãos do terceiro conjunto foram muito influenciadas pelo comportamento de uma população, que apresentou variância muito superior

ao que seria esperado segundo a distância genética. Quando esta população foi retirada da análise, as correlações passaram a ser significativas e altas. Os autores concluíram que a distância genética pode ser importante para identificar grupos de cruzamentos que podem produzir variâncias genéticas acima da média. Como se pode perceber, nenhuma estimativa de diversidade por marcadores moleculares foi capaz de prever de modo consistente a variância genética das populações.

As estimativas de diversidade genética baseadas em marcadores moleculares podem apresentar resíduos e/ou viés em função de problemas durante a obtenção dos marcadores. Entre estes problemas, estão incluídos os erros de leitura dos géis, a utilização de marcadores não consistentes e a incapacidade de separação de produtos de amplificação ou fragmentos de DNA com tamanho muito semelhante (GUMBER et al., 1999). Estes erros são maiores ou menores de acordo com a técnica utilizada e os cuidados tomados pelo pesquisador.

A distribuição dos marcadores pelo genoma depende da técnica utilizada, mas, dentro da região acessada pela técnica, espera-se que os marcadores estejam igualmente distribuídos. Contudo, as regiões acessadas pelo marcador podem não ter sido amostradas de mesmo modo, havendo regiões com maior concentração de marcadores que outras. Isto pode acontecer em função do número insuficiente de marcadores utilizados, do acaso, dos tipos de sequência preferencialmente detectadas pelo marcador ou de outro fator não identificado (GUMBER et al., 1999), mas as consequências serão sempre as mesmas: erros nas estimativas da distância genética.

Correlações entre a variância genética e estimativas de distância só devem estar presentes se a distribuição dos marcadores pelo genoma for semelhante à dos QTL's (*quantitative trait loci*) que afetam o carácter. Parte dos locos amostrados pelos marcadores pode não estar ligada a QTL's que influenciam no carácter e parte dos QTL's pode não estar ligada a nenhum marcador (BERNARDO, 1992). Também é provável que os diferentes QTL's que controlam um carácter apresentem efeitos diferentes e/ou que existam QTL's ligados, fazendo com que as regiões do genoma possuam diferentes pesos para a expressão do carácter. A distribuição dos

marcadores pelo genoma depende da técnica utilizada, mas dentro da região acessada pela técnica espera-se que a amostragem seja casualizada. Deste modo, quanto mais desigual for a distribuição dos QTL's pelo genoma e quanto maiores forem as diferenças na magnitude de seus efeitos sobre o caráter, menor deve ser a correlação entre a distância genética e a variância genética (CHARCOSSET e ESSIUX, 1994).

8. Marcadores Moleculares na Predição de Médias

A diversidade medida por marcadores também tem sido usada na tentativa de prever o comportamento da média de populações endogâmicas. Os melhores desempenhos têm sido obtidos em comparações entre conjuntos de populações em que genótipos adaptados e não adaptados foram usados. Trabalhos realizados em soja (BARROSO, 2000; KISHA et al., 1997) e algodão (GUTIÉRREZ et al., 2002) mostraram este comportamento. Para que tal fato ocorra, pelo menos duas premissas devem ser cumpridas: *i*) os genótipos adaptados devem compor um conjunto com distâncias genéticas relativamente pequenas, o que deve ser verdadeiro para boa parte das espécies autógamas devido à base genética estreita dos genótipos cultivados; *ii*) os genótipos não adaptados mais similares aos adaptados devem alterar menos a média das populações. As correlações serão mais fortes quanto mais verdadeiras forem estas premissas. Há que se considerar também o caráter em questão: aqueles com grande número de locos contrastantes nos dois grupos (adaptado e não adaptado), bem distribuído ao longo do genoma, cujos alelos apresentam efeitos fenotípicos similares e de alta herdabilidade devem ser melhor preditos.

A avaliação dos *clusters* formados pelas análises de agrupamento também podem fornecer informações importantes, conforme verificado por Liu et al. (1999). Os autores observaram que a heterose e a performance de híbridos de trigo não apresentavam correlações com a distância genética baseada em marcadores RAPD, mas que os clusters formados depois do agrupamento separaram as linhagens genitoras em grupos de acordo com sua *performance* com relação aos componentes da produção de grãos.

9. Predição com Base na Avaliação em Gerações Precoces

Ao contrário dos métodos anteriores, para que as predições sejam realizadas com base na avaliação em gerações precoces é necessário que todos os cruzamentos sejam realizados e que as populações sejam avaliadas, geralmente nas gerações F_1 e/ou F_2 . Apesar dos esforços necessários para realizar tais predições serem grandes, são métodos robustos e que geralmente resultam em predições acuradas. Entre estes métodos se incluem:

- 1) os dialelos, procedimento clássico e bastante utilizado;
- 2) o procedimento desenvolvido por Jinks e Pooni (1976), com uso menos difundido;
- 3) a simples comparação entre o desempenho de populações em gerações com endogamia mais baixa com populações mais avançadas.

O método idealizado por Jinks e Pooni (1976) baseia-se na predição da probabilidade de determinada linhagem oriunda de uma população endogâmica obtida por SSD (*single seed descent*) apresentar comportamento superior ou inferior a determinado padrão fenotípico, por meio da expressão:

$$PS = \frac{[d]}{\sqrt{D + E}}$$

Na expressão, d é o desvio em relação à média dos pais; D é a variância genética aditiva e E é a variância ambiental.

A predição considera que a média das linhagens de uma população é igual à média dos pais. Jinks e Pooni (1976) ressaltaram a necessidade de boas estimativas da variância genética aditiva e do conhecimento da magnitude dos efeitos epistáticos, sendo portanto necessário empregar delineamentos genéticos adequados. Três delineamentos genéticos foram testados para estimar estes componentes em populações de *Nicotiana rustica*: *Triple Test Cross* em F_2 ; F_2 e retrocruzamentos e *Triple Test Cross* em retrocruzamentos. Os autores concluíram que não é necessário avançar uma população para F_3 sem antes conhecer seu potencial.

Jinks e Pooni (1980) utilizaram as mesmas expressões para realizar predições a respeito de populações endogâmicas. Contudo, os autores empregaram famílias F_3 e consideraram desprezíveis os efeitos de dominância. Assim, foi considerado que a variância genética verificada em F_3 é devida exclusivamente a fatores aditivos. Foi observado que as estimativas da variância aditiva obtidas em famílias F_3 e por *Triple Test Cross* não diferiam das verificadas na geração F_7 . A possibilidade de utilização de famílias F_3 ao invés de um conjunto de populações para estimar a variância aditiva representa grande economia de esforços.

Toledo (1987) testou o método proposto por Jinks e Pooni (1980) em soja. Segundo o autor, os resultados confirmam a utilidade da metodologia, permitindo que o melhorista tenha acesso mais cedo a informações sobre o potencial das populações e possa tomar decisões importantes para o programa de melhoramento. Triller e Toledo (1996) verificaram que a utilidade da metodologia em soja independe da herdabilidade e da complexidade do controle genético do caráter, mas não da presença da interação entre genótipos e ambientes. Quando a interação está presente, os autores recomendam a utilização de mais de uma população de referência e a avaliação em mais de um ambiente.

As estimativas da capacidade geral de combinação obtidas a partir de cruzamentos dialélicos são rotineiramente utilizadas para realizar predições em espécies alógamas. Embora também venham sendo usadas em espécies autógamas, o número de trabalhos é muito menor, indicando que poucos têm utilizado este método para realizar predições. No entanto, algumas publicações mostram que este método pode ser bastante eficaz na predição do comportamento de populações endogâmicas.

Pulcinelli (1997) verificou correlações altas entre as estimativas dos efeitos da capacidade geral de combinação obtidas em avaliações de populações de soja na geração F_2 e $F_{2:n}$. Segundo o autor, a seleção dos genitores com base na capacidade geral de combinação da geração F_2 pode ser um indicador seguro do potencial das populações endogâmicas.

Resultado semelhante foi obtido por Sarawat et al. (1994a), que verificaram que a média de três caracteres (em oito avaliados) de

populações F_5 de ervilha apresentavam correlações com a capacidade geral de combinação na geração F_1 . Os autores também observaram que as médias das populações F_5 foram correlacionadas com a heterose e com a média dos genitores, sendo a magnitude dos coeficientes bastante semelhante.

Ramalho et al. (1988) realizaram um dialelo parcial utilizando quatro cultivares de feijão adaptadas à região sul de Minas Gerais e cinco outras linhagens introduzidas. Este dialelo parcial foi avaliado nas gerações F_2 , F_3 e F_4 . Eles não verificaram interação significativa entre genótipos e gerações, o que os levou a concluir que a capacidade geral de combinação não interagiu com a geração utilizada. Com base na maior capacidade de combinação verificada nos dois grupos de linhagens, eles elegeram uma população como a mais promissora para seleção.

Quando os cruzamentos dialélicos são avaliados em gerações com endogamia incompleta, para que a capacidade geral de combinação possa ser utilizada para prever o comportamento de populações endogâmicas é necessário que: i) não haja interação entre a capacidade geral com gerações (RAMALHO et al., 1988). ii) as magnitudes dos efeitos epistáticos do tipo aditivo x aditivo e de ordens superiores não sejam suficientes para alterar a classificação das populações realizada pela capacidade geral de combinação (STHUTHMAN e STUCKER, 1975; FREIRE FILHO, 1988).

Freire Filho (1988) realizou um cruzamento dialélico entre 10 linhagens precoces de soja e avaliou as populações formadas na geração F_2 . Os 10 caracteres avaliados apresentaram efeitos aditivos mais importantes que os efeitos de dominância. Resultado semelhante foi obtido por Nass (1989), que avaliou um dialelo em F_2 para verificar o potencial de genótipos de soja para o cultivo de inverno. O autor verificou que apenas os efeitos da capacidade geral de combinação foram significativos, indicando a maior importância dos efeitos aditivos e, possivelmente, epistáticos tipo aditivo x aditivo.

Em algodão, Meredith e Bridge (1972) verificaram que as progênies F_7 com melhor desempenho eram provenientes das melhores progênies F_2 e

consideraram que a *performance* em F_2 pode ser usada como indicador para realizar predições. Trabalhando com híbridos interespecíficos de *Gossypium hirsutum* e *G. barbadense*, Galanopoulou-Sendouca e Roupakias (1999) observaram que o desempenho das gerações F_1 e F_2 foi um bom indicador para determinar as populações mais promissoras.

10. Considerações Finais

Os métodos preditivos apresentam capacidade diferente de antever o comportamento de populações endogâmicas. Os resultados menos satisfatórios publicados na literatura foram verificados com a variância genética. Diversos fatores contribuem para este desempenho:

1. Para se obter estimativas consistentes da variância genética é necessário trabalhar com populações grandes, evitar que haja seleção natural ou artificial durante o processo de aumento da endogamia e realizar as avaliações em vários locais e anos. Como na maioria das vezes não é possível realizar as avaliações com este rigor, erros e vieses podem estar presentes.
2. A variância genética é uma medida do grau de similaridade em estado, ou seja, toda a similaridade existente entre dois indivíduos. Esta é, provavelmente, outra razão para a baixa capacidade preditiva do coeficiente de parentesco, pois ele mede o grau de similaridade por descendência, não sendo considerados aqueles que não são idênticos por descendência, mas o são em estado (HELMS et al., 1997).
3. A magnitude da variância genética é influenciada por fatores como o número de locos segregando, o efeito dos alelos no fenótipo, a distribuição dos locos nos cromossomos e a interação entre alelos de diferentes locos. Para que predições muito acuradas da variância possam ser realizadas seria necessário que o método fosse capaz de obter estimativas considerando-se esses fatores. Infelizmente nenhum dos métodos em que as avaliações são realizadas nos genitores é capaz de trabalhar com tal nível de detalhamento.

A média dos genitores e a distância genética medida por marcadores moleculares podem ser utilizadas para a predição de médias populações endogâmicas. O uso da distância genética para predição das médias parece ser particularmente eficaz para discriminar as populações mais promissoras em conjunto de populações formadas por genitores adaptados e não adaptados. É provável que a maior facilidade em se estimar este parâmetro e a maior robustez das estimativas sejam um fator bastante importante para o melhor desempenho.

Os métodos baseados na avaliação das populações em gerações precoces são, provavelmente, mais efetivos para realizar predições sobre a média e a variância. Contudo, o trabalho necessário para formar todas as populações para, só então, poder realizar a seleção daquelas mais promissoras, os torna dispendiosos. Deve-se ponderar a espécie com que se trabalha, o tipo de população a ser formada, a velocidade com que se deseja a informação, o nível de acurácia das predições necessário e os recursos disponíveis antes de realizar a opção por um dos métodos.

11. Referências Bibliográficas

ABDELNOOR, R.V.; BARROS, E.G.; MOREIRA, M.A. Determination of genetic diversity within Brazilian soybean germplams using random amplified polymorphic DNA techniques and comparative analysis with pedigree data. **Revista Brasileira de Genética**, v. 18, n.2, p.265-273, 1995.

ANTUNES, I.F.; VELLO, N.A.; TEIXEIRA, M.G.; SILVEIRA, E.P.; EMYGDIO, B.M.; ZONTA, E.P. Predição da produtividade de grãos em populações F_2 de feijoeiro a partir da média parental. **Ciência Rural**, v.28, n.3, p.357-360, 1998.

ARUNACHALAM, V.; BANDYOPADHYAY, A.; NIGAM, S.N.; GIBBONS, R.W. Heterosis in relation to genetic divergence and specific combining ability in groundnut (*Arachis hypogea* L.). **Euphytica**, v.33, n.1, p.33-39, 1984.

BARBOSA-NETO, J.F.; SORRELLS, M.E.; CISAR, G. Prediction of heterosis in wheat using coefficient of parentage and RFLP-based estimates of genetic relationship. **Genome**, v.39, p.1142-1149, 1996.

BARROSO, P.A.V. **Comparações entre métodos quantitativos e métodos baseados em marcadores RAPD para a predição do comportamento de populações de soja**. 2000.162p. Tese Doutorado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2000.

BERNARDO, R. Relationship between single-cross performance and molecular marker heterozygosity. **Theoretical and Applied Genetics**, v.83, p.628-634, 1992.

BURKHAMER, R.L.; LANNING, S.P.; MARTENS, R.J.; MARTIN, J.M.; TALBERT, L.E. Predicting progeny variance from parental divergence in hard red spring wheat. **Crop Science**, v. 38, p.243-248, 1998.

BUSH, R.H.; JANKE, J.C.; FROHBERG, R.C. Evaluation of crosses among high and low yielding parents of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) and bulk prediction of line performance. **Crop Science**, v.14, n.1, p.47-50, 1974.

CERNA, F.J.; CIANZIO, S.R.; RAFALSKI, A.; TIGERY, S.; DYER, D. Relationship between seed yield heterosis and molecular marker heterozygosity in soybean. **Theoretical and Applied Genetics**, v.95, p.460-467, 1997.

CHARCOSSET, A.; ESSIUX, L. The effect of population structure on the relationship between heterosis and heterozygosity at marker loci. **Theoretical and Applied Genetics**, v.89, p.336-343, 1994.

COWEN, N.M.; FREY, K.J. Relationships between genealogical distance and breeding behaviour in oats (*Avena sativa* L.) **Euphytica**, v.36, p.413-424, 1987a.

COWEN, N.M.; FREY, K.J. Relationships between three measures of genetic distance and breeding behaviour in oats (*Avena sativa* L.) **Genome**, v.29, p.97-106, 1987b.

COX, T.S.; KIANG, Y.T.; GORMAN, M.B.; RODGERS, D.M. Relationship between coefficient of parentage and genetic similarity indices in the soybean. **Crop Science**, v. 36, p.413-424, 1985.

COX, T.S.; MURPHY, J.P. The effect of parental divergence on F_2 heterosis in winter wheat crosses. **Theoretical and Applied Genetics**, v.79, p.241-250, 1990.

DUARTE, J.M.; SANTOS, J.B.; MELO, L.C. Genetic divergence among common bean cultivars from different races based on RAPD markers. **Genetics and Molecular Biology**, v.22, n.3, p.419-426, 1999.

FABRIZIUS, M.A.; BUSCH, R.H.; KHAN, K.; HUCKLE, L. Genetic diversity and heterosis of spring wheat crosses. **Crop Science**, v.38, p.1108-1112, 1998.

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

FEHR, W.R. **Principles of cultivar development**. New York: Macmillan , 1987. 536p.

FREIRE FILHO, F.R. **Análise genética de um dialelo entre genótipos precoces de soja (*Glycine max* (L.) Merrill)**. Piracicaba. 1998. 224p. Tese Doutorado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" , Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1998.

GALANOPOULOU-SENDOUCA, S.; ROUPAKIAS, D. Performance of cotton hybrids and its relation to the mean yield of advanced bulk generations. **European Journal of Agronomy**, v. 11, p.53-62, 1999.

GHADERI, A.; ADAMS, M.W.; NASSIB, A.M. Relationship between genetic distance and heterosis for yield and morphological traits in dry edible bean and faba bean. **Crop Science**, v.24, n.1, p.37-42, 1984.

GIZLICE, Z.; CARTER, T.E.; BURTON, J.W. Genetic diversity in North American soybean: II. Prediction of heterosis in F_2 populations of southern founding stock using genetic similarity measures. **Crop Science**, v.33, p.620-626, 1993b.

GUMBER, R.K.; SCHILL, B.; LINK, W.; KITTLITZ, E.V.; MELCHINGER, A.E. Mean, genetic variance, and usefulness of selfing progenies from inter- and inter pool crosses in faba beans (*Vicia faba* L.) and their prediction from parental parameters. **Theoretical and Applied Genetics**, v.98, n.3-4, p.569-580, 1999.

GUTIÉRREZ, O.A.; BASU, S.; SAHA, S.; JENKINS, J.N.; SHOEMAKER, D.B.; CHEATHAM, C.L. McCARTY, J.C. Genetic distance among selected cotton genotypes and its relationship with F_2 performance. **Crop Science**, v.42, p.1941-1947, 2002.

HAMBLIN, J.; EVANS, A. M. The estimation of cross yield using early generation and parental yield in dry beans (*Phaseolus vulgaris* L.). **Euphytica**, v.25, n.2, p.515-520, 1976..

HAMBLIN, J.; ROSIELLE, A.A. Effect of intergenotypic competition on genetic parameters estimation. **Crop Science**, v.18, p.51-54, 1978.

HELMS, T.; ORF, J.; MCCLEAN, P. Genetic variance, coefficient of parentage, and genetic distance of six soybean populations. **Theoretical and Applied Genetics**, v.94, n.1, p.20-26, 1997.

ININDA, J.; FEHR, W.R.; SILVIA, R.; SCHNEBLY, S.R. Genetic gain in soybean populations with different percentages of plant introduction parentage. **Crop Science**, v.36, p.1470-1472, 1996.

JINKS, J.L.; POONI, H.S. Comparing predictions of mean performance and environmental sensitivity of recombinant inbred lines based upon F_3 and triple test-cross families. **Heredity**, v. 45, n.3, p. 305-312, 1980.

JINKS, J.L.; POONI, H.S. Predicting the properties of recombinant inbred lines derived by single seed descent. **Heredity**, v.38, n.2, p.253-266, 1976.

KEARSEY, M.J.; POONI, H.S. **The genetical analysis of quantitative traits**. London: Chapman & Hall, 1996. 380p.

KHAN, I.A.; IMTIAZ, S.; MALIK, A. Selection of diverse parents of chickpea (*Cicer arietinum* L.) by multivariate analysis and the degree of heterosis of their F_1 hybrids. **Theoretical and Applied Genetics**, v.51, p.227-233, 1991.

KISHA, T.J.; SNELLER, C.H.; DIERS, B.W. Relationship between genetic distance among parents and genetic variance in populations of soybean. **Crop Science**, v. 37, p.1317-1325, 1997.

LEFORT-BUSON, M.; DATEE, Y.; GUILLOT-LEMOINE, B. Heterosis and genetic distance in rapessed (*Brassica napus* L.): use of kinship coefficient. **Genome**, v. 26, n.1, p.11-18, 1987.

LIU, Z.Q.; PEI, Y.; PU, Z.J. Relationship between hybrid performance and genetic diversity based on RAPD markers in wheat, *Triticum aestivum* L.. **Plant Breeding**, v. 119, p.119-123, 1999.

MACCLUER, J.W.; BOYCE, A.J.; DYBE, B.; WEITKAMP, L.R.; PFENNING, D.W.; PARSONS, C.J. Inbreeding and pedigree structure in standard bred horses. **Journal of Heredity**, v.74, p.394-399, 1983.

MALÉCOT, G. **Les mathématiques de l'hérédité**. Paris: Masson, 1948.

MALUF, W.R.; FERREIRA, P.E.; MIRANDA, J.E.C. Genetic divergence in tomatoes and its relationships with heterosis for yield in F_1 hybrids. **Revista Brasileira de Genética**, v.6, n.3, p.453-460, 1983.

MANJARREZ-SANDOVAL, P. CARTER Jr, T.E.; D.M. WEBB; BURTON, J.W. Heterosis in soybean and its prediction by genetic similarity measures. **Crop Science**, v.37, p.1443-1452, 1997a.

MANJARREZ-SANDOVAL, P.; CARTER Jr, T.E.; D.M. WEBB; BURTON, J.W. RFLP Genetic similarity and coefficient of parentage as genetic variance predictors for soybean yield . **Crop Science**, v.37, p.698-703, 1997b.

MELCHINGER, A.E.; LEE, M.; LAMKEY, K.R.; WOODMAN, W.L. Genetic diversity for restriction fragment length polymorphisms: relation to estimated genetic effects in maize inbreds. **Crop Science**, v.30, p.1033-1040, 1990b.

MEREDITH, W.R.; BRIDGE, R.R. Heterosis and gene action in cotton, *Gossypium hirsutum* L. **Crop Science**, v.12, p.304-310, 1972.

MEREDITH, W.R.; BROWN, J.S. Heterosis and combining ability of cottons originating from different regions of the United States. **The Journal of Cotton Science**, v.2, p. 77-84, 1998.

MESSMER, M.M.; MELCHINGER, A.E.; HERRMANN, R.G.; BOPPENMAIER, J. Relationships among early European maize inbreds: II. Comparison of pedigree and RFLP data. **Crop Science**, v.33, p.944-950, 1993.

MIRANDA, J.E.C.; CRUZ, C.D.; COSTA, C.P. Predição do comportamento de híbridos de pimentão (*Capsicum annuum* L.) pela divergência genética dos progenitores. **Revista Brasileira de Genética**, v.11, p.929-937, 1988.

MOSER, H.; LEE, M. RFLP variation and genealogical distance, multivariate distance, heterosis, and genetic variance in oats. **Theoretical and Applied Genetics**, v.87, n.947-956, 1994.

NASS, L.L. **Potencialidade de genótipos de soja (*Glycine max* (L.) Merrill) para cultivo de inverno através de cruzamentos dialélicos**. 112p. Dissertação Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1989.

OLIVEIRA, V.R.; SCAPIM, C.A.; CASALI, V.W.D. Diversidade genética e eficiência de predição do comportamento de híbridos de pimentão (*Capsicum annuum* L.). **Acta Scientiarum**, v.20, n.3, p.263-267, 1998.

PAZ, M.M.; VEILLEUX, R.E. Genetic diversity based on randomly amplified polymorphic DNA (RAPD) and its relationships with the performance of diploid potato hybrids. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v.122, n.6, p.740-747, 1997.

PICARD, B.; BRANLARD, G.; OURY, F.X.; BÉRARD, P.; ROUSSET, M. Étude de la diversité génétique du blé tendre. II. Application à la prédiction de l'hétérosis. **Agronomie**, v.12, p.683-690, 1992.

PULCINELLI, C.E. **Avaliação de cruzamentos dialélicos de soja em gerações avançadas de endogamia**. 167p. Tese Doutorado - Escola Superior de Agricultura «Luiz de Queiroz», Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1997.

RAMALHO, M.A.P.; SANTOS, J.B.; PEREIRA FILHO, I. Choice of parents for dry bean (*Phaseolus vulgaris* L.) breeding: I. Interaction of mean components by generation and by location. **Revista Brasileira de Genética**, v.11, n.2, p.391-400, 1988.

SANT, V.J.; PATANKAR, A.G.; SARODE, N.D.; MHASE, L.B.; SAINANI, M.N.; DESHMUKH, R.B.; RANJEKAR, P.K.; GUPTA, V.S. Potential of DNA markers in detecting divergence and in analyzing heterosis in Indian elite chickpea cultivars. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 98, p.1217-1225, 1999.

SARAWAT, P.; STODDARD, F.L.; MARSHALL, D.R. Genetic distance and its association with heterosis in peas. **Euphytica**, n.73, p.255-264, 1994b.

SARAWAT, P.; STODDARD, F.L.; MARSHALL, D.R. Derivation of superior F_5 lines from heterotic hybrids in pea. **Euphytica**, n.73, p.265-272, 1994a.

SCHOENER, C.S.; FEHR, W.R. Utilization of plant introductions in soybean breeding populations. **Crop Science**, v.19, p.185-188, 1979.

SOUZA, E.; SORRELLS, M.E. Prediction of progeny variation in oat from parental genetic relationships. **Theoretical and Applied Genetics**, v.82, n.233-241, 1991.

STUTHMAN, D.D.; STUCHER, R.E. Combining ability analysis of near homozygous lines derived from a 12-parent diallel cross in oats. **Crop Science**, v.15, n.6, p.800-803, 1975.

THORNE, J.C.; FEHR, W.R. Ecotic germplasm for yield improvement in 2-way and 3-way soybean crosses. **Crop Science**, v.10, p.677-678, 1970.

TOLEDO, J.F.F. Predicting the inbreeding and the outcrossing potential of soybean (*Glycine max* (L.) MERRIL) varieties. **Revista Brasileira de Genética**, v. 10, p.543-558, 1987.

TRILLER, C.; TOLEDO, J.F.F. Using the F₃ generation for predicting the breeding potential of soybean crosses. **Revista Brasileira de Genética**, v.19, n.2, p.289-294, 1996.

VELLO, N.A.; FEHR, W.R.; BAHRENFUS, J.B. Genetic variability and agronomic performance of soybean populations developed from plant introductions. **Crop Science**, v.24, p.511-514, 1984.

XIAO, J.; LI, J.; YUAN, L. MCCOUCH; S.R.; TANKSLEY, S.D. Genetic diversity and its relationship to hybrid performance and heterosis in rice as revealed by PCR-based markers. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 92, p. 637-643, 1996.

Embrapa

Algodão



Ministério da Agricultura,
Pecuária e Abastecimento

