

Fatores genéticos relacionados com a herança em populações de plantas autógamas

Genetics factors related with the inheritance in autogamous plant populations

Joana Neres da Cruz Baldissera¹, Giseli Valentini¹, Marlon Mathias Dacal Coan¹, Altamir Frederico Guidolin^{1*}, Jefferson Luís Meirelles Coimbra¹

Recebido em 25/06/2010; aprovado em 18/12/2013.

RESUMO

O conhecimento do controle genético de determinada característica é essencial para obter sucesso no programa de melhoramento, pois dessa forma é possível direcionar os trabalhos e empregar o melhor método de condução das populações segregantes. Nas espécies autógamas o controle genético pode ser estudado utilizando populações segregantes. É a partir delas que podem ser estimados os parâmetros genéticos de como a herdabilidade, que reflete na proporção da variância fenotípica que pode ser herdada, o número de genes, que indica o tipo da herança que compõe o caráter estudado e a heterose, que é a superioridade de uma geração híbrida sobre a média parental. Além desses parâmetros, ainda podem ser estimadas a capacidade geral de combinação, que avalia o comportamento médio de um progenitor em uma série de combinações híbridas, estando associada aos efeitos aditivos dos alelos e às ações epistáticas do tipo aditiva, e a capacidade específica de combinação, que considera as combinações híbridas que são superiores ou inferiores ao esperado em relação ao desempenho médio de seus genitores, enfatizando a importância das interações não aditivas resultantes da complementação gênica entre os pais.

PALAVRAS-CHAVE: Cruzamentos, parâmetros genéticos, herança genética.

SUMMARY

The knowledge of the genetic control of a particular trait is essential for success in the breeding program, because then it is possible to direct the work and choose the best method of conducting the segregant population. In autogamous species genetic control can be studied using segregated populations. It is from them that the genetic parameters of importance can be estimated, such as the heritability, which reflects the proportion of phenotypic variance that can be inherited, the number of genes, that indicates the type of inheritance that the studied character composes, heterosis that is the superiority of a hybrid generation over the parental average. In addition to these parameters, it can be estimated the general combining ability, that assesses the average behavior of a parent in a series of hybrid combinations being associated with additive effects of alleles and the action of epistatic type additive, and specific combining ability, that considers the hybrid combinations that are higher or lower than the expected relative to average performance for their parents, emphasizing the importance of interactions resulting from non-additive genetic complementation between the parents.

KEY WORDS: Crossings, genetic parameters, inheritance.

¹ Universidade do Estado de Santa Catarina, Centro de Ciências Agroveterinárias – CAV/UDESC, Departamento de Agronomia, Programa de Pós Graduação em Produção Vegetal, Instituto de Melhoramento e Genética Molecular (IMEGEM). Av. Luiz de Camões, 2090, Bairro: Conta Dinheiro, CEP 88520-000, Lages, SC. Brasil. Email: altamir.guidolin@udesc.br. *Autor para correspondência.

INTRODUÇÃO

A herança genética está relacionada com a hereditariedade, que é a transmissão das informações genéticas por meio da transferência do DNA para a descendência, e pode ser estudada através de parâmetros genéticos utilizando populações segregantes. As populações utilizadas para o estudo da herança genética são obtidas a partir de cruzamentos controlados que vão desde cruzamentos simples envolvendo dois genitores até os mais complexos envolvendo mais de quatro genitores (BORÉM, 2001).

A hibridização, no melhoramento de plantas, busca reunir os alelos favoráveis presentes em diversos genitores (OLIVEIRA, 2003), recombinando a variabilidade existente em apenas um indivíduo ou população. Um esquema de cruzamentos amplamente utilizado para a obtenção das populações para estudos de herança são os cruzamentos dialélicos. Neste método, são utilizados genitores homozigotos contrastantes para uma característica, hibridados dois a dois, para a obtenção das plantas F_1 , que darão origem na próxima geração às F_2 e assim por diante. Este método de cruzamento é importante porque permite conhecer o controle genético dos caracteres, orientando a condução das populações segregantes e a seleção das mesmas (RAMALHO et al., 1993).

As gerações segregantes fornecem estimativas de parâmetros genéticos essenciais (LEFFEL e WEISS, 1958) como a herdabilidade ampla e restrita, a estimativa do número de genes, a capacidade geral e específica de combinação, a heterose, a aditividade, a dominância, a sobredominância e a epistasia. As estimativas dos parâmetros genéticos e a sua compreensão são importantes para se conhecer a estrutura genética da população e fazer a inferência da variância genética da mesma.

O objetivo deste trabalho foi relatar sobre o estudo da herança genética de caracteres em plantas autógamas por meio dos parâmetros genéticos utilizando populações segregantes.

DESENVOLVIMENTO

Herança genética

As características genéticas a serem melhoradas em uma planta podem ser qualitativas ou quantitativas. Os caracteres qualitativos são governados por um ou poucos genes que constituem classes fenotípicas distintas e facilmente separáveis umas das outras sendo pouco influenciados pelo ambiente (ALLARD, 1971), e os caracteres quantitativos que são a expressão de vários genes que condicionam a manifestação de um genótipo através do fenótipo (BUENO et al., 2001). Sendo que, grande parte das características agrônômicas de importância apresentam herança quantitativa (FREITAS et al., 1995), e esta contribui para o melhoramento das plantas, pois possibilita a obtenção da estimativa dos componentes da variância (RAMALHO e VENCOVSKY, 1978). A estimativa dos parâmetros de média e variância permite a análise da estrutura e do potencial genético da população segregante.

A partir da variância genotípica é possível estudar os fatores genéticos que são importantes em qualquer população (AMARAL et al., 1996). A partição da variância genotípica em três componentes foi feita por Fisher (1918), sendo eles a variância do tipo aditiva (devido aos efeitos médios dos genes), de dominância (atribuída a interação entre alelos de um mesmo loco) e epistática (relacionada com a interação entre alelos de locos diferentes) (REIS et al., 2002).

Obtenção das populações empregadas no estudo da herança genética

As espécies autógamas são aquelas que possuem elevada taxa de autofecundação, sendo que hoje muitas delas desempenham importante papel na economia e na sociedade, como: o feijão, o arroz, o tomate, a cevada, a aveia, o trigo, a soja, entre outras. Para um estudo da herança genética em plantas autógamas é necessário a realização de cruzamentos controlados, que devem ser realizados entre genitores homozigotos contrastantes para uma

característica. Estes cruzamentos resultam em híbridos F_1 , heterozigotos que não segregam e que dão origem as sucessivas gerações segregantes (F_2 , F_3 em diante) até atingirem a homozigose completa (RAMALHO et al., 1993). Um esquema de cruzamento muito utilizado, que consiste ao intercruzamento de genótipos, dois a dois, produzindo n^2 combinações possíveis, que correspondem a todos os genótipos, $n(n+1)/2$ híbridos simples e $n(n-1)/2$ recíprocos, é o dialelo (RAMALHO et al., 1993).

Outra forma de cruzamento para a obtenção das populações são os retrocruzamentos, em que são cruzadas plantas F_1 com o genitor 1 (RC_1) e com o genitor 2 (RC_2) (RAMALHO et al., 1993; LORENCETTI et al., 2006). Este método é recomendável para os casos onde poucos genes estão envolvidos no controle da característica e quando se dispõe de um genótipo superior para a maioria das características, porém, possui uma deficiência fenotípica que pode ser corrigida com o uso de uma fonte doadora do (s) gene (s) (PINTO, 2009).

Cruzamento dialélico

Os cruzamentos dialélicos são utilizados para a obtenção de informações a respeito da ação gênica envolvida na determinação de caracteres quantitativos e sobre o comportamento de um grupo de genitores e de suas combinações híbridas (CRUZ e VENCOVSKY, 1989). Esse esquema de cruzamento fornece informações a respeito do controle genético das características, o que favorece a seleção e a condução das populações. Os cruzamentos dialélicos possibilitam obter informações sobre a capacidade combinatória dos genitores, do potencial heterótico dos híbridos e um estudo básico da estrutura genética das populações (GERALDI e MIRANDA FILHO, 1988).

Uma decisão importante que deve ser tomada pelo melhorista é a escolha criteriosa dos genitores para realizar as hibridações. Essa escolha depende dos caracteres a serem melhorados, do tipo da herança e da fonte de germoplasma disponível. Entretanto, quando estão envolvidos

muitos genitores nos cruzamentos dialélicos, o trabalho se torna mais oneroso e, além disso, o melhorista não consegue concentrar seus esforços em genitores específicos (FEHR, 1987), pois, a quantidade de combinações genotípicas que devem ser obtidas é maior.

São várias as metodologias utilizadas para analisar populações obtidas de um cruzamento dialélico como aquelas propostas por Griffing (1956) e Gardner e Eberhart (1966). A metodologia sugerida por Griffing (1956) utiliza algumas variações dos cruzamentos obtidos, sendo que são analisados quatro métodos experimentais (Método I, II, III e IV). No primeiro método, são avaliadas os genitores, híbridos e recíprocos, no segundo são avaliados os genitores e os híbridos, no terceiro são utilizados para análise os híbridos e os recíprocos e no quarto método apenas os cruzamentos obtidos (RAMALHO et al., 1993). Já metodologia de Gardner e Eberhart (1966) é aplicada em populações em equilíbrio de Hardy-Weinberg e nos casos em que os pais e as F_1 estão presentes (CRUZ e VENCOVSKY, 1989). Este método de análise de dialelo permite utilizar a tabela de análise dialélica completa e também meia tabela que é mais empregada pelos melhoristas de feijão (RAMALHO et al., 1993). Segundo Singh e Singh (1984), essas duas metodologias se inter-relacionam, porém, o método de Gardner e Eberhart (1966) é mais informativo.

Parâmetros genéticos

Herdabilidade

A herdabilidade reflete a proporção da variação fenotípica que pode ser herdada, ou seja, quantifica a confiabilidade do valor fenotípico como indicador do valor genotípico (FALCONER e MACKAY, 1996). A relação genética que existe entre o desempenho da planta genitora com a sua progênie é estimada a partir da herdabilidade (AMARAL et al., 1996), que é um dos parâmetros genéticos mais importantes. Ela pode ser obtida a partir do estudo das populações constituída dos genitores (P_1 e P_2), das gerações F_1 e F_2 e dos retrocruzamentos RC_1 e RC_2 , sendo

que, dessa forma, é possível estimar os dois tipos de herdabilidade: no sentido restrito (h^2_r) e no sentido amplo (h^2_a). No primeiro tipo são considerados apenas a variância genética do tipo aditiva, que é fixada na população com o avanço das gerações (RAMALHO et al., 2008). Por esse motivo, esta é mais importante no melhoramento de plantas autógamas, onde, a cada geração, ocorre um aumento da variância genética aditiva e diminuição da variância genética dominante (RAMALHO e VENCOVSKY, 1978). Em contra partida, a herdabilidade no sentido amplo (h^2_a) está relacionada com a variância genética total, que compreende a variância aditiva e as variâncias do tipo não aditivas (RAMALHO et al., 2008).

O coeficiente de herdabilidade, tanto no sentido restrito como no sentido amplo, pode variar de zero a um. No caso de $h^2 = 1$, as diferenças fenotípicas entre os indivíduos são causadas unicamente por diferenças genéticas e quando $h^2 = 0$, a variabilidade do caráter não tem origem genética. Neste caso não existe correlação alguma entre valor genético e valor fenotípico da unidade de seleção (ALLARD, 1971). Os valores de herdabilidade variam com os diferentes caracteres e geralmente são considerados altos quando maiores que 0,5, os médios são de 0,2 a 0,5 e os baixos são menores que 0,2 (STANSFIELD, 1974). O conhecimento do grau de herdabilidade permite estabelecer uma estimativa mais adequada do ganho genético a ser obtido (AMARAL et al., 1996) e define a melhor estratégia para ser utilizada no programa de melhoramento genético (FEHR, 1987).

É importante salientar que a herdabilidade não é apenas a propriedade de um caráter e sim da população sob as condições ambientais a que ela foi exposta. Portanto, o uso de ambientes desuniformes, e populações segregantes obtidas de genitores não contrastantes podem diminuir a herdabilidade (RAMALHO et al., 1993). Por outro lado, a variação gênica na população e a estabilidade do ambiente no qual os indivíduos são cultivados tendem a aumentar a herdabilidade (MATHER e JINKS, 1984).

Existem alguns métodos para calcular a herdabilidade em plantas autógamas, entretanto, a escolha do melhor depende dos recursos genéticos disponíveis e do objetivo do uso das estimativas. O método da herdabilidade com a seleção realizada é usado quando as melhores plantas são selecionadas para a característica em uma geração e a sua resposta é avaliada na geração seguinte a partir das médias. Este método pode ser calculado com a fórmula $h^2 = R/D$, sendo R a resposta da seleção e o D o diferencial de seleção. O cálculo é feito a partir da diferença de médias entre os grupos selecionados em uma geração, divididos pelas médias entre os grupos selecionados na geração anterior. O ganho esperado com a seleção está relacionado com a diferença entre as médias fenotípicas de uma característica e exprime o avanço da geração seguinte em relação a população original, decorrente da seleção efetuada. A seleção de um caráter em uma população pode ser realizada com base na previsão do ganho genético. Esta predição é importante para o melhoramento de autógamas, pois, avaliando o potencial de resposta de uma população, é possível reduzir os custos, trabalhos, e recursos para a produção de uma nova cultivar, por meio da escolha apropriada do método de seleção e condução das populações.

De acordo com Borém e Miranda (2009), a utilização da herdabilidade com a seleção realizada por meio do ganho de seleção, somente se aplica a população que lhes deu origem e as condições de ambiente estudadas, não permitindo a extensão da interação genótipo ambiente.

Outro método também discutido por Borém e Miranda (2009) é o da regressão Pai-Filho, que estima a herdabilidade pela regressão dos dados dos filhos sobre o dos genitores, pois, os genes dos filhos dependem dos genes de seus pais. Portanto, os valores fenotípicos dos pais simbolizam os valores análogos dos seus filhos (PINTO, 2009). Neste método, é calculado o grau de associação entre as características avaliadas nos genitores e nas suas respectivas progênes, que corresponde ao coeficiente de regressão (b), utilizando uma análise de regressão (BORÉM e

MIRANDA, 2009).

O modelo linear utilizado nessa metodologia é representado por $Y_i = a + bX_i + e_i$, em que Y_i valor da característica do pai i , a valor médio de todos os pais, b coeficiente de regressão, X_i valor da característica no pai i e e_i erro experimental associado ao Y_i . O método de regressão pai-filho é muito utilizado para estimar o coeficiente de herdabilidade em plantas autógamas e consiste em avaliar as características em um grupo de plantas de uma geração e, na sequência, avaliar as mesmas características nos descendentes da geração seguinte (BORÉM, 2001).

Kelly e Bliss (1975) descreveram um método para estimar a variância do ambiente por meio da avaliação dos genitores e da geração F_1 . Com este método se estima a herdabilidade no sentido amplo utilizando a seguinte fórmula: $h_a^2 = \delta_{F_2}^2 - \delta_e^2 / \delta_{F_2}^2$. Conforme Borém e Miranda (2009), este método superestima a herdabilidade no sentido amplo devido à ausência de diferentes ambientes durante as avaliações.

Warner (1952) propôs um método (estimativa por retrocruzamento) para estimar a herdabilidade no sentido restrito a partir dos genitores, das gerações F_1 e F_2 e dos dois retrocruzamentos utilizando a fórmula a seguir: $h_r^2 = 2\delta_{F_2}^2 - (\delta_{RCP1}^2 + \delta_{RCP2}^2)$, em que: $\delta_{F_2}^2$: variâncias entre indivíduos F_2 ; e δ_{RCP1}^2 e δ_{RCP2}^2 : variâncias entre indivíduos RC, dos retrocruzamentos do híbrido F_1 com os genitores P_1 e P_2 .

Estimativa do número de genes

A estimativa do número de genes é um indicativo do tipo de herança que controla um caráter, se é de natureza monogênica, oligogênica ou poligênica (LOBO et al., 2005). Quando a ação for monogênica, frequentemente ela é testada pelo teste Qui-quadrado (SOUZA SOBRINHO, 1998; FREITAS et al., 2002). Porém, quando o caráter for de origem poligênica, geralmente a inferência é feita estimando componentes de média por meio do teste de escala conjunto, e os componentes de variância pela análise de variância (MATHER e JINKS, 1984; RAMALHO et al., 1993).

O conhecimento do número de genes

envolvidos no controle de uma determinada característica traz informações sobre o tamanho da população necessária para recuperar determinado genótipo, de forma que quanto maior o número de genes envolvidos, maior será o número de combinações genotípicas possíveis em uma população e maior será o número de gerações necessárias para atingir a homozigose completa. Os valores estimados do número de genes demonstram que cada cruzamento tem sua particularidade, variando de acordo com os genótipos utilizados (LOBO et al., 2005). A estimativa do número de genes é difícil de ser obtida quando há influência severa do ambiente na manifestação do caráter, e é ainda mais quando estão envolvidos muitos genes de pequeno efeito.

Existem algumas metodologias aplicadas para estimar o número de genes (RAMALHO et al., 1993). A partir de cruzamentos de dois genitores homozigotos e contrastantes para uma característica é necessário observar o maior número possível de indivíduos na geração F_2 e a partir deles estabelecer uma distribuição de frequência e verificar a proporção de F_2 com o mesmo fenótipo dos pais recessivos, se a interação alélica for de dominância. Caso o número de genes seja grande o tamanho da população F_2 será grande para recuperar o fenótipo desejado (RAMALHO et al., 1993). A partir da média dos pais, da variância fenotípica da F_2 e da variância ambiental consegue-se estimar o número de genes usando a fórmula $k = \Delta^2 / 8(\delta_{F_2}^2 - \delta_E^2)$ onde k é o número de genes; Δ^2 é a diferença fenotípica entre os genitores; $\delta_{F_2}^2$ é a variância fenotípica da geração F_2 e δ_E^2 é a variância ambiental (WRIGHT, 1934). Entretanto, este método possui uma série de restrições para estimar o número de diferenças gênicas (n) como a não ocorrência de dominância e epistasia, genes com efeito igual no fenótipo e a ausência de ligação. Caso esses pressupostos não sejam atendidos, o número de locos será subestimado. Além disso, como nem sempre temos certeza que dois indivíduos são os mais contrastantes para um determinado caráter devemos considerar a estimativa apenas do número de locos diferentes entre os dois

genitores e não o número de locos que controla a característica em questão (WRIGHT, 1934).

Heterose

Em genética, quando os híbridos são superiores aos genitores tanto nas gerações F_1 como nas gerações F_2 , ou seja, a superioridade em uma geração híbrida sobre a média parental, ocorre um fenômeno chamado heterose.

Várias hipóteses tentam explicar a natureza genética da heterose como a dominância, a sobredominância e a epistasia. A dominância ocorre devido a interação entre os alelos, em que o alelo dominante impede a expressão do alelo recessivo. A hipótese de dominância postula que a heterose ocorre pelo aumento na proporção dos genes que tenham pelo menos um alelo dominante em cada loco (STANSFIELD, 1974). Para Falconer e Mackay (1996) a heterose que se manifesta em híbridos intervartais é função dos efeitos da dominância dos genes para o caráter em questão. A sobredominância conhecida também como superdominância explica a heterose pela existência de um estímulo fisiológico nas plantas heterozigotas que ocorre pela presença de alelos contrastantes em cada loco ativando as rotas bioquímicas que resulta no desempenho superior. Entretanto, nem sempre a sobredominância explica a heterose, por exemplo, quando a característica é quantitativa, esta hipótese não é satisfatória. De acordo com Pinto (2009), na prática é quase impossível distinguir a ocorrência de dominância e sobredominância, pois as propriedades e mecanismos são similares. A epistasia, interação entre genes de diferentes locos, em algumas circunstâncias pode explicar a heterose por meio da ação conjunta de genes. O cálculo da heterose é realizado sobre o melhor dos pais e não sobre a média parental, pois, só valerá a pena produzir um híbrido quando seu rendimento supera o do melhor genótipo parental (PINTO, 2009).

Apesar da heterose se manifestar em muitas espécies autógamas, somente em poucas espécies ela é economicamente viável, como por exemplo, no tomate e no arroz (JONES,

1926; LEHMANN, 1986). A razão pela qual a heterose é pouco explorada comercialmente em autógamas, está nas dificuldades inerentes a produção de híbridos. As espécies autógamas possuem mecanismos como a cleistogamia, que dificulta a polinização cruzada, sendo necessária a realização de cruzamentos artificiais para a obtenção das sementes híbridas (BORÉM e MIRANDA, 2009).

No tomate a heterose se manifesta com um aumento do número de frutos por planta, resultando em um aumento da produtividade em relação as cultivares que são homozigotas, pois cada fruto contém uma grande quantidade de semente o que torna a produção de sementes híbridas economicamente viável (BORÉM e MIRANDA, 2009).

Em contra partida, a produção em larga escala de sementes híbridas de arroz por meio de cruzamentos manuais é inviável, e para a exploração da heterose, são utilizadas linhagens de arroz que expressam a macho esterilidade citoplasmática (KATSUO e MIZUSHIMA, 1958). Esta ferramenta tem grande utilidade para os melhoristas de plantas autógamas, pois elimina a emasculação facilitando a realização dos cruzamentos artificiais e incrementando a polinização cruzada (CANCI et al., 1997). De acordo com Coimbra et al. (2006), a heterose em arroz tem sido descrita por vários autores ao longo da história.

Segundo Cutrim e Guimarães (1999), antes de pensar em produção comercial de híbridos, seja de autógamas ou até mesmo de alógamas, são necessários estudos sobre a heterose do germoplasma de interesse. Para as plantas autógamas onde a produção de híbridos não é viável economicamente, o inconveniente da heterose está relacionado com a seleção de plantas nas gerações segregantes, pois grande parte dos locos está em heterozigose e há predominância de interação alélica não aditiva e elas podem aumentar ou diminuir o valor fenotípico das características avaliadas, resultando em uma seleção errônea. Portanto, a seleção em plantas autógamas deve ser realizada em gerações

mais avançadas, pois as sucessivas gerações de autofecundação reduzem a proporção de heretozigotos em 50%, o que torna as populações mais homogêneas (RAMALHO et al., 2008).

Gardner e Eberhart (1966) sugeriram uma metodologia para estimar a heterose, que é aplicada em populações com equilíbrio de Hardy-Weinberg e nos casos em que os pais e a geração F_1 estão presentes informando o potencial dos genitores e o vigor que os híbridos F_1 manifestam (CRUZ e VENCOVSKY, 1989). O cálculo da heterose é feito a partir da tabela dialélica completa, com n^2 combinações e também com meia tabela dialélica com $n(n+1)/2$ combinações (RAMALHO et al., 1993).

Assim, como citado acima, a heterose é a superioridade do híbrido em relação ao seu genitor, sendo mais pronunciada nas primeiras gerações, porém, quando se trata da fração de indivíduos que excedem os valores fenotípicos dos pais tanto no sentido positivo quanto negativo em gerações iniciais e avançadas estamos nos referindo a segregação transgressiva que ocorre com maior frequência em cruzamentos intraespecíficos, endogâmicos e na autofecundação. Estudos genéticos em plantas híbridas apontam que a principal causa da transgressão é a ação de genes complementares sendo que a sobredominância e a epistasia também contribuem (RIESEBERG et al., 1999). Todavia, outras explicações são apresentadas para esclarecer o fenótipo dos híbridos transgressivos como: i) taxa de mutação elevada, ii) redução da estabilidade de desenvolvimento, iii) a variação do número de cromossomos, iv) ação complementar de alelos aditivos que são dispersos entre as linhagens parentais e v) recombinação nas gerações segregantes (RIESEBERG et al., 1999).

Capacidade geral (CGC) e específica de combinação (CEC)

O termo capacidade geral de combinação é empregado para designar o comportamento médio dos genitores que participam dos cruzamentos (SPRAGUE e TATUM, 1942; CRUZ et al., 2004), ou seja, é o comportamento médio de um

genitor em uma série de combinações híbridas. A capacidade geral de combinação está associada aos efeitos aditivos dos alelos e as ações epistáticas do tipo aditiva (CRUZ e VENCOVSKY, 1989).

Os efeitos da capacidade geral de combinação informam a respeito das potencialidades dos genitores em gerar combinações favoráveis a formação de genes que são predominantemente aditivos. Quanto mais altas forem as estimativas dos efeitos de capacidade geral (positivas ou negativas), muito superior ou inferior será o genitor em comparação aos demais incluídos no dialelo e se próxima de zero, o comportamento não difere da média geral dos cruzamentos (CRUZ et al., 2004).

Para as espécies de plantas autógamas o conhecimento da capacidade geral de combinação dos parentais é considerado muito importante (RAMALHO et al., 1993), pois ela está associada aos efeitos aditivos, os quais são fixados nas populações com o avanço das gerações em decorrência das autofecundações. É importante estimar a capacidade geral de combinação porque a mesma pode auxiliar o melhorista na indicação e seleção de genitores nos programas de melhoramento. Segundo Paini et al. (1996), estimativas da CGC tem sido de grande valia para a seleção de genitores em programas de melhoramento, pois as altas estimativas da capacidade geral de combinação (\bar{g}_i) ocorrem geralmente em genótipos com uma maior frequência de alelos favoráveis.

A capacidade específica de combinação é utilizada para designar os casos onde algumas combinações híbridas são superiores ou inferiores ao esperado em relação ao desempenho médio de seus genitores (SPRAGUE e TATUM, 1942) diante do que seria esperado com base na capacidade geral de combinação. Os efeitos da capacidade específica enfatizam a importância de interações não aditivas resultantes da complementação gênica entre os genitores (BASTOS et al., 2003). Sendo assim, a associação presente é a dos efeitos dos desvios da dominância dos genes e a epistasia envolvendo a dominância (CRUZ e VENCOVSKY, 1989).

Portanto, as variâncias, tanto da capacidade geral quanto da específica, não possuem apenas efeitos aditivos e dominantes, respectivamente, mas também apresentam efeitos epistáticos (GRIFFING, 1956; BASTOS et al., 2003). Os quatro métodos experimentais desenvolvidos por Griffing (1956) estimam a capacidade geral e específica de combinação.

CONCLUSÕES

Esta revisão apresentou as metodologias para estudar a herança de uma característica em plantas autógamas por meio da estimativa dos parâmetros genéticos como: herdabilidade, número de genes, heterose e capacidade geral e específica de combinação. Além disso, foram descritas as populações segregantes que são necessárias para esse estudo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALLARD, R.W. **Princípios do melhoramento genético de plantas**. São Paulo: Edgard Blucher, 1971. 381p.

AMARAL, A.L. et al. Estimativa de herdabilidade para os caracteres adaptativos ciclo e estatura de planta em aveia. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.26, p.33-37, 1996.

BASTOS, I.T. et al. Análise dialélica em clones de cana-de-açúcar. **Bragantia**, Campinas, v.62, p.199-206, 2003.

BORÉM, A.; MIRANDA, G.V. **Melhoramento de Plantas**. Viçosa: UFV, 2009. 449p.

BORÉM, A. **Melhoramento de Plantas**. Viçosa: UFV, 2001. 449p.

BUENO, L.C.S.; MENDES, A.N.G.

CARVALHO, S.P. **Melhoramento Genético de Plantas: Princípios e Procedimentos**. Lavras: UFLA, 2001. 282p.

CANCI, P.C.; BARBOSA NETO, J.F.; CARVALHO, F.I.F. Implementação da seleção recorrente no melhoramento de plantas autógamas através da macho-esterilidade. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.27, p.505-512, 1997.

COIMBRA, J.L.M. et al. Heterose em arroz híbrido. **Revista Brasileira de Agrociência**, Pelotas, v.12, p.257-264, 2006.

CRUZ, C.D.; REGAZZI, A.J.; CARNEIRO, P.C.S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. Viçosa: UFV, 2004. p.223-375

CRUZ, C.D.; VENCOVSKY, R. Comparação de alguns métodos de análise dialélica. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v.12, p.425-438, 1989.

CUTRIM, V.A.; GUIMARÃES, E.P. Heterose em arroz irrigado. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, Goiás, v.29, p. 95-103, 1999.

FALCONER, D.S., MACKAY, T.F.C. **Introduction to quantitative genetics**. 4.ed. England: Longman, 1996. 463p.

FEHR, W.R. **Principles of cultivar development: theory and technique**. New York: MacMillan, 1987. 525p.

FISHER, D.S. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. **Transactions of the Royal Society of Edinburgh**, Edinburgh, v.52, p.399-433, 1918.

FREITAS, L.H.C.; PAIM, N.R.; WITTMANN, M.T.S. Caracterização morfológica de híbridos de *Leucaena leucocephala* e *Leucaena diversifolia*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.30, p.61-68, 1995.

FREITAS, J.A. et al. Inheritance of foliar zingiberene contents and their relationship to trichome densities and whitefly resistance in tomatoes. **Euphytica**, Wageningen, v.127, p.275-287, 2002.

GARDNER, C.O.; EBERHART, S.A. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related population. **Biometrics**, Washington, v.22, p.439-452, 1966.

GERALDI, I.O.; MIRANDA FILHO, J.B. Adapted models for the analysis of combining ability of varieties in partial diallel. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v.11, p.419-430, 1988.

GRIFFING, B. Concept of general and specific ability in relation to diallel crossing systems. **Australian Journal of Biological Sciences**, Melbourne, v.9, p.462-93, 1956.

JONES, J.W. Hybrid vigor in rice. **Journal American Society Agronomic**, Madison, v.18,

- p.423-428, 1926.
- KATSUO, K.; MIZUSHIMA, K. Studies on the cytoplasmic difference among rice varieties, *Oryza sativa* L. I. : on the fertility of hybrids obtained reciprocally between cultivated and wild varieties. **Journal Breed**, Sapporo, v.8, p.1-5, 1958.
- KELLY, J.D.; BLISS, F.A. Heritability estimates of percentage seed protein and available methionine and correlations with yield in dry beans. **Crop Science**, Madison, v.15, p.753-757, 1975.
- LEFFEL, R.C.; WEISS, M.G. Analysis of diallel crosses among ten varieties of soybeans. **Agronomy Journal**, Madison, v.50, p.528-534, 1958.
- LEHMANN, L.C. **Hybrid breeding in small grain cereals: barley, wheat and rye**. Research and Results in Plant Breeding. Stockholm: Ltd. Jorlag, 1986. 291p.
- LOBO, V L. S.; GIORDANO, L. B.; LOPES, C. A. Herança da resistência à mancha-bacteriana em tomateiro. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v.30 p.343-349, 2005.
- LORENCETTI, C. et al. Retrocruzamentos como uma estratégia de identificar genótipos de desenvolver populações segregantes promissoras em aveia. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.36, p.1118-1125, 2006.
- MATHER, K. JINKS, J.L. **Introdução à genética biométrica**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1984. 242p.
- OLIVEIRA, M.S. **Predição do potencial genético de populações segregantes de feijão comum oriundas de híbridos simples e duplos**. 2003. 87p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento) – Curso de Pós graduação em Genética e Melhoramento. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- PAINI, J. N. et al. Capacidade combinatória e heterose em cruzamentos intervartietais de milho avaliados sob as condições climáticas da região sul do Brasil. **Revista Ceres**, Viçosa, v.43, p.288-300, 1996.
- PINTO, R.J.B. **Introdução ao melhoramento genético de plantas**. Maringá: EDUEM. 2. ed, 2009. 275p.
- RAMALHO, M.A.P.; VENCovsky, R. Estimação dos componentes da variância genética em plantas autógamas. **Ciência e Prática**, Lavras, v.2, p.117-140, 1978.
- RAMALHO, M.A.P.; SANTOS, J.B.; ZIMMERMANN, M.J.O. **Genética Quantitativa em Plantas Autógamas: Aplicações ao melhoramento do feijoeiro**. Goiânia: Editora da UFG, 1993. 271p.
- RAMALHO, M.A.P.; SANTOS, J.B.; PINTO, C.A.B.P. **Genética na Agropecuária**. Lavras: Editora UFLA, 2008. 460p.
- REIS, F.E. et al. Estimativa de variâncias e herdabilidades de algumas características primárias e secundárias da produção de grãos em soja (*Glycine Max* (L.) Merrill). **Ciências Agrotecnológica**, Lavras, v.26, p.749-761, 2002.
- RIESEBERG, L. H.; ARCHER, M. A.; WAYNE, R. K. Transgressive segregation, adaptation and speciation. **Heredity**, Edinburg. v.83, p.363-372, 1999. Disponível em: onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-2540.1999.00617.x/pdf
- SINGH, M.; SINGH, R.K. A comparison of different methods of half-diallel analysis. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v.67, p.323-326, 1984.
- SOUZA SOBRINHO, F. **Herança da reação de resistência à raça 2 de *Meloidogyne incognita* na pimenta *Capsicum annum* L. cv Carolina Cayenne**. 1998. 57p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Curso de Pós-graduação em Genética e Melhoramento de Plantas. Universidade Federal de Lavras, Lavras.
- SPRAGUE, G. F.; TATUM, L. A. General vs. specific combining ability in single crosses of corn. **Journal of the American Society of Agronomy**, Madison, v.34, p.923-932, 1942.
- STANSFIELD, W. D. **Genética**. São Paulo: McGraw-Hill do Brasil, 1974. 958p.
- WARNER, J. N. A method for estimating heritability. **Agronomy Journal**, Madison, v. 44, p. 427-430, 1952.
- WRIGHT, S. The results of crosses between inbred strains of Guinea pigs, differing in number of digits. **Genetics**, Austin, v.19, p. 537-551, 1934.