SELEÇÃO RECORRENTE EM AUTÓGAMAS

Orlando Peixoto de Morais (peixoto@cnpaf.embrapa.br), Embrapa Arroz e Feijão, Caixa Postal 179, CEP 75375-000 Santo Antônio de Goiás, GO

INTRODUÇÃO

No cultivo de espécies autógamas, normalmente as variedades utilizadas são populações de indivíduos com características uniformes e que assim se mantém com a sua propagação via autofecundação. Invariavelmente, todos os programas de melhoramento destas espécies se iniciam com a avaliação de coleções de variedades e/ou de linhagens disponibilizadas por outras instituições ou coletadas junto aos produtores. Esgotada a variabilidade entre variedades ou dentro das mesmas, normalmente se inicia o processo de geração de variabilidade genética útil pelo cruzamento entre genitores, previamente estabelecidos.

A eficiência do programa de melhoramento em atingir seus objetivos passa, então, a depender fundamentalmente de três pontos básicos: (a) média das características de interesse, que, nas novas populações geradas, devem estar mais perto possível das metas desejadas; b) magnitude da variabilidade genética útil, e (c) procedimentos utilizados na condução do processo, ou seja, dos métodos de melhoramento efetivamente empregados.

No caso de características quantitativas, como a produção de grãos, por exemplo, todos os genitores devem portar o maior número de loci com alelos favoráveis, para que a média da população seja alta. O número de loci em segregação é, por outro lado, função do grau de divergência genética entre os genitores. Como, normalmente, dois genitores elites não se diferenciam em relação a vários loci, para se conseguir segregação na maioria deles, via de regra se envolvem diversos parentais, não ou pouco aparentados entre si, nos cruzamentos, ou seja, na formação da população-base. Seja o caso de uma característica cuja expressão aumenta com o acúmulo de alelos favoráveis em até seis loci e que os genitores elites atuais portam alelos favoráveis em quatro deles. Há, possibilidade de progresso, podendo-se chegar a fixação de alelos favoráveis nos seis loci, desde que, considerando todos os genitores elites disponíveis, haja alelos favoráveis em todos os loci em apreço. Pode-se, nesse caso, optar por constituir uma população a partir do cruzamento de dois genitores elites, divergentes em relação aos loci que, em cada um deles, carregam os alelos desfavoráveis. A população híbrida segregará em relação a quatro loci, sendo que, no quarto e sexto loci, os alelos favoráveis já estão naturalmente fixados. A freqüência dos alelos de interesse será, nesse caso, p = 0,5 e a probabilidade de se ter uma linha homozigótica com alelos favoráveis em todos os loci será de $(0,5)^4$ = 0,025. Trata-se, portanto de uma situação bem favorável à seleção, pois a freqüência de linhas desejadas é de 1 em 40. Mesmo nesse caso hipotético em que se considera uma característica influenciada por poucos genes, a seleção poder-se-ia ser ainda mais fácil, se se envolvesse na constituição da população um maior número de genitores igualmente divergentes em relação a um maior número de loci.

Nesse caso seria possível envolver até = 15 genitores com as características acima definidas. A população segregaria para os seis loci, apresentando variabilidade maior. A freqüência (p) dos alelos favoráveis seria p = 1 - = 2/3. E entre as linhas homozigóticas extraídas dessa população, a freqüência das que portariam alelos favoráveis em todos os loci seria de $(2/3)^6$ = 0,0878, ou seja de uma linha desejada a cada 11 avaliadas. A quantidade de recursos despendidos no processo de avaliação para se identificar os indivíduos desejados poderia ser 3,5 vezes menor!

A rigor, a maior vantagem de se envolver mais de dois genitores na formação da população não reside, basicamente, nesse aumento inicial da freqüência gênica. O envolvimento de maior número de genitores

seria ainda mais vantajoso, se não se aumentasse paralelamente ao número de loci em segregação, ao invés de se ter parte deles fixados com alelos favoráveis, como se constata no exemplo acima. A maior vantagem reside, fundamentalmente, na maior garantia de se ter, inicialmente, uma população-base com alelos favoráveis em todos os loci de interesse, a despeito da heterozigose, inicialmente. O processo de seleção se encarregará de fixá-los.

Na prática, quando se consideram vários loci em segregação, a probabilidade de selecionar um indivíduo com alelos favoráveis em todos eles é muito baixa. Para 20 loci, por exemplo, com uma freqüência alélica hipotética de 0,5 para todos os loci, esta probabilidade seria de apenas $9,5 \times 10^{-7}$, realmente muito baixa. O caminho alternativo acaba sendo o de se chegar a este objetivo, aos poucos, ou seja, por etapa. Selecionando-se um grupo de indivíduos descendentes, com desempenho médio melhor que o dos seus genitores (conseqüentemente, com alelos favoráveis em número médio de loci maior), e utilizando-os novamente como genitores de uma nova população, esta apresentará uma freqüência alélica mais favorável, aumentando-se a chance de se identificar o genótipo desejado. A esse processo cíclico e sistemático de se selecionar indivíduos desejáveis em uma população, seguindo-se da recombinação dos mesmos para se formar uma nova população com maior potencialidade que a primeira para os fins pretendidos, denomina-se de seleção recorrente (Fehr, 1987)

VANTAGENS DA SELEÇÃO RECORRENTE

Constituída a população segregante, pelos cruzamentos planejados, o melhorista tem duas vertentes básicas a escolher para a exploração das mesmas.

Em geral, a estratégia adotada por quase todos os programas de melhoramento de culturas autógamas consiste, inicialmente, na condução da população à homozigose, praticando durante este processo, apenas seleção para caracteres de alta herdabilidade. Finalmente, avalia-se o rendimento de grãos de um número restrito de linhagens, com poucas chances de se identificar os indivíduos com as características pretendidas, em sua plenitude.

Morais (1995, 2000), em uma abordagem crítica dos programas tradicionais de melhoramento de arroz, atribui os reduzidos progressos genéticos obtidos às seguintes causas: (1) a utilização, em cada ciclo de seleção, de um conjunto gênico reduzido, representado por genitores bastante relacionados geneticamente entre si; (2) a condução deste conjunto gênico por meio do seu processo natural de propagação, ou seja pela autofecundação, dando oportunidade a recombinação gênica apenas nas gerações iniciais; (3) a longa duração dos ciclos de seleção; (4) a utilização no final do ciclo de seleção de apenas poucas linhas como genitores da nova população, representando um reduzido tamanho efetivo populacional e, por conseguinte, permitindo a perda de alelos importantes do ciclo anterior, por deriva genética; (5) uso freqüente de genitores exóticos, frutos de genes especiais, mas que deprimem o comportamento médio da população.

Como estratégia alternativa, poder-se-ia avaliar a população em seu estado heterótico mais elevado, identificar os indivíduos dos quais vale a pena derivar linhagens, bem como aqueles que deveriam ser recombinados para constituir outra população melhorada para os caracteres desejados, objetos de seleção, e considerada base para a nova fase, dentro do processo cíclico de seleção recorrente. A Tabela 1 permite concluir que, nessa situação, a probabilidade de se identificar os indivíduos desejados cresce substancialmente, quando comparada com o da população em condição de homozigose plena, seja qual for o número de loci em segregação.

Tabela 1. Freqüência de indivíduos com alelos favoráveis em pelo menos 20 loci, em populações segregando para 20 a 30 loci, em duas gerações extremas, S_0 e S¥ .

Nº de loci	Geração	
	S_0	S¥

20	1 : 315	1: 1.048.218
22	1 : 16	1 :16.501
24	1 : 4	1 :1.295
26	1 : 2	1 : 214
28	1 : 1,3	1 : 56
30	1 : 1,1	1 : 20

Com esta estratégica, estar-se-ia, paulatinamente aumentando a freqüência dos alelos favoráveis, e quanto maior esta frequência, maior é a chance de se selecionarem os genótipos desejados (Tabela 2), tendo a seleção nas gerações iniciais sempre a características de maior favorabilidade.

Tabela 2. Freqüência de indivíduos com alelos favoráveis em todos loci , em população segregando para 20 loci.

Geração	Freqüência alélica (p)		
	p=3/4	p=1/2	p=1/4
S_0	1 : 3,6	1 : 315	$1 : 3{,}6.10^{7}$
S_1	1 : 30	1 : 12.089	$1 : 1{,}9.10^{9}$
S_2	1 : 94	1 : 99.437	$1 : 3{,}5.10^{10}$
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
S¥	1 : 315	1:1.048.576	$1 : 1{,}1.10^{12}$

Uma segunda forma de se visualizar as vantagens de se praticar a seleção nas gerações iniciais consiste em se estimar o número de loci com alelos favoráveis nas melhores famílias derivadas, por exemplo, de S_o e de plantas homozigóticas (S¥ .). Para tanto seja uma população hipotética segregando para n loci e com freqüência alélica (p) idêntica para todos estes n loci. Sabe-se que neste caso, o número de loci com alelos favoráveis entre os indivíduos segue uma distribuição binomial com média m = np e variância = np(1-p). Sabe-se também que, quando n é grande, a distribuição binomial se aproxima da normal e, nesta situação, o número de loci com alelos favoráveis em um indivíduo pode ser estimado, por $l_i = m + c$, sendo c o valor da abscissa correspondente a posição desse indivíduo, numa classificação descendente de todos os indivíduos da amostra, quanto ao número de loci com alelos favoráveis. Assim, para uma população amostral de 200 indivíduos, o valor de c correspondente ao quarto indivíduo de maior número de alelos favoráveis é dado pelo valor da abscissa no ponto de truncamento para um percentual de seleção w=4/200=2%. O valor de c pode ser obtido explorando tabelas referentes a distribuição normal padrão de compêndios de estatística, a exemplo de Pimentel Gomes (1978). Adotando este procedimento, foram estimados (Tabela 3) os valores de l_1 e l_2, número de loci com alelos favoráveis para a primeira e a segunda melhores famílias derivadas de S_0 para vários tamanhos de populações amostrados.

Observa-se que, para os tamanhos amostrais utilizados, o número de loci com alelos favoráveis nas melhores famílias derivadas de So é cerca de 30% superior ao das linhas homozigoticas e que a estimativa de l_1 ou de l_2 para n=50 famílias da primeira categoria ainda é significativamente mais elevadas que as mesmas estimativas obtidas com 400 linhas homozigóticas, com grande economia de esforços despendidos no processo de avaliação.

Tabela 3. Número de loci com alelos favoráveis na primeira(l_1) e na Segunda(l_2) melhores famílias para vários tamanhos de população amostral, considerando n=40 loci segregantes.

Tipos de Famílias	Tamanho Amostral	l_1	l_2
Famílias derivadas de So	50	35,6	34,8
	100	36,4	35,6
	200	37,0	36,4
	400	37,7	37,0
Famílias derivadas de indivíduos homozigóticos[1]	50	27,1	25,9
	100	27,9	26,8
	200	28,7	27,6
	400	29,4	28,4

[1] Os dados referentes a famílias derivadas de indivíduos homozigóticos foram extraídos de Ramalho (1997)

Indubitavelmente, o conjunto de gametas produzidos pelas linhas homozigoticas apresentariam uma freqüência alélica mais favorável, pois cada um dos loci em heterozigose, das famílias derivadas de S_0 também carregam a forma alélica indesejada, Sob a ótica de preservação de alelos favoráveis, todavia, os últimos tipos de unidades de avaliação são muito mais efetivas, justificando o fato de terem um tamanho efetivo duas vezes superior ao das linhas homozigoticas (Morais, 1997). Assim a utilização, como genitores da população melhorada subseqüente, de famílias derivadas de plantas das gerações iniciais permite uma estratégia mais segura de aumento das freqüências dos alelos favoráveis, além de reduzir consideravelmente a duração dos ciclos de seleção. È importante considerar que quanto maior a freqüência de alelos favoráveis, maiores serão as chances de obtenção de linhas homozigóticas superiores, que constituem os objetivos maiores dos programas de melhoramento das plantas autógamas. Morais (1995) exemplifica esta assertiva, considerando o caso de uma característica hipotética governada por 20 loci independentes em uma população conduzida a situação de homozogose plena. Neste caso, se a freqüência alelica p é de 0,7, a probabilidade de se encontrar um indivíduo com alelos favoráveis em pelo menos 80% dos loci é de 1 em cada 5 indivíduos. Se p fosse de 0,3, por outro lado, esta mesma probabilidade seria de 1 em cada 180.163 indivíduos, e, por conseguinte, dificilmente seria detectado.

As vantagens de se adotar a seleção recorrente são convincentemente expostas por Ramalho (1997), Considerando-se uma população segregando para 40 loci independentes e com freqüência alélica intermediária, a Tabela 4 exemplifica que, para se obter, em um único ciclo de seleção, o mesmo resultado acumulado em dois ciclos seletivos, os recursos empregados deveriam ser várias dezenas de vezes maior. Para um caso hipotético de herdabilidade plena, para se obter, em um mesmo ciclo, a soma dos resultados obtidos em dois, avaliando 200 indivíduos, por exemplo, a população avaliada deveria ser 290 vezes maior, ou seja, deveriam ser avaliados 116.000 indivíduos, com um dispêndio de recursos igualmente superior.

Tabela 4. Número de indivíduos a serem avaliados em um ciclo de seleção para se obter uma linhagem com o mesmo número de alelos favoráveis acumulados em dois ciclos seletivos, considerando 40 loci.

Dois ciclos		Um ciclo (n_1)	$n_1/2n$
$n=n_1$	Melhor linhagem		
50	31,3	3.500	35
100	32,6	18.800	94
200	33,8	116.000	290
400	34,8	543.200	679

Fonte: Ramalho (1997)

APLICAÇÃO DA SELEÇÃO RECORRENTE EM ESPÉCIES AUTÓGAMAS

A seleção recorrente tem sido amplamente utilizada em espécies alógamas, como o milho, com o objetivo de melhorar as populações para se aumentar as chances de selecionar linhas superiores, visando a obtenção de híbridos. Em espécies autógamas, por outro lado, este procedimento raramente é empregado, apesar de que poderia ser usado com objetivos similares, diferindo pelo fato de as linhas superiores poderem ser utilizadas como cultivares e os seus híbridos, como base para a extração de outras novas cultivares.

Considerando as espécies autógamas, a seleção recorrente tem sido utilizado em maior escala na cultura da soja, com o escopo principal de aumentar a base genética das cultivares e desenvolver linhagens agronomicamente superiores (Sediyama *et al.*, 1999).

A seleção recorrente também vem sendo aplicada à cultura do feijoeiro no Brasil pela Universidade Federal de Lavras e pela Embrapa e seus parceiros. Os resultados preliminares positivos já obtidos permitem antever sucessos desse processo seletivo, principalmente quando o programa estiver sendo implementado em sua plenitude.

Em arroz, as primeiras iniciativas de utilização da seleção recorrente se iniciaram em 1994, por meio de um esforço conjunto entre a Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - Embrapa, mais especificamente a Embrapa Arroz e Feijão, e o Centro de Cooperação Internacional em Pesquisa Agronômica para o Desenvolvimento (CIRAD, França), então IRAT, Instituto de Pesquisa Agronômica Tropical, que mantinha um acordo de cooperação técnica com a Embrapa, visando o desenvolvimento da cultura do arroz. Até 1991, entretanto, pouco esforço foi dedicado a esta estratégica de melhoramento. A partir daquele ano, contudo, decidiu-se dar-lhe mais atenção, inicialmente com arroz irrigado e, a partir do ano seguinte, também com o arroz de terras altas, por estarem as equipes de melhoramento convencidas da importância desta linha de trabalho, principalmente no que tange ao aumento dos progressos genéticos esperados.

Atualmente, cinco populações de arroz irrigadas e oito de arroz de terras altas, estão sendo submetidas regularmente à seleção recorrente no Brasil. Entre as mais antigas, sobressai a CNA-IRAT 4 (arroz irrigado) que já caminha para o seu quarto ciclo de seleção, com resultados altamente promissores: ganho médio de 2,3% ao ano nos três primeiros ciclo. Das oito populações de arroz de terras altas em melhoramento, duas o são com objetivos bem específico: melhoramento da eficiência do uso de fósforo (CNA 9) e melhoramento para resistência às pragas cupim, cigarrinha das pastagens e broca do colmo (CNA 8). As outras seis populações de terras altas estão sendo cada uma delas melhoradas simultaneamente para todas as características de interesse, principalmente produção de grãos, qualidade de grãos e resistência à brusone. Destas populações, a que já foi submetida a maior número de ciclos de seleção (população CG2), já se encontra no terceiro ciclo, tendo apresentado no primeiro e segundo ciclos, os ganhos esperados médios de 2,1% e 2,8%, por ano, para rendimento de grãos, respectivamente.

Deve-se ressaltar também que a iniciativa brasileira em utilizar rotineiramente a alternativa de seleção recorrente em arroz, também se propagou, por meio de uma ação conjunta do Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), do CIRAD e Embrapa, para dez outros países da América Latina e Caribe. Atualmente, 22 conjuntos gênicos encontram-se sendo submetidos ao procedimento de seleção recorrente na região (Guimarães, 2000), num regime de plena cooperação e de trocas de experiências entre os executores, já tendo sido realizado três cursos e dois "talheres", ambos ocorridos no Brasil, eventos que resultaram no aumento do interesse por parte de todos os pesquisadores participantes.

Nestes "talheres", aspectos importantes têm sido discutidos para melhoria da base técnica do tema em apreço, como seleção recorrente no melhoramento de plantas(Geraldi, 1997), escolha de genitores(Chaves, 1997), fórmulas alternativas de estabelecimento de tamanho efetivo(Morais,1997), princípios de amostragem genética para programas de melhoramento populacional(Geraldi e Souza Jr., 2000), procedimento de avaliação de ganhos observados(Morais *et al*., 2000), e métodos estatísticos aplicáveis à seleção

recorrente(Zimmermann, 1997), que despertaram especial atenção do público envolvido.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Chaves, L. J. Critérios para escoger progenitores para programa de selección recorrente. In: Gimarães, E. P. (ed). Selección recorrente en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia. 1997. p. 13-24.

Fehr, W. R. Principles of cultivar development: Theory and technique, vol. 1. Macmilla Publishing, Nueva York, 1987. 536p.

Geraldi, I. O. Seleción recorrente en el mejoramiento de plantas. In: Gimarães, E. P. (ed). Selección recorrente en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia. 1997. p. 3-12.

Geraldi, I. O. & Souza Jr., C. L. Muestreo genético para programas de mejoramiento poblacional. In: Guimarães. E. P. (ed). Avances en el mejoramiento poblacional em arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás. 2000. p. 9-20.

Guimarães, E. P. Mejoramiento poblacional del arroz en América Latina: dónde estamos y dónde vamos. In: Guimarães. E. P. (ed). Avances en el mejoramiento poblacional em arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás. 2000. p. 299-311.

Morais, O. P de. Fatores ecofisiológicos e genéticos que afetam o melhoramento do arroz para maior rendimento. In: Pinheiro, B. da S. & Guimarães, E. P. (eds.) O Arroz na América Latina: perspectiva para o incremento da produção e do potencial produtivo. Goiânia, Embrapa Arroz e Feijão, 1995. p. 83-91. (Documentos, 60).

Morais, O. P. de. Tamaño efetivo de la poblacón. In: Gimarães, E. P. (ed). Selección recorrente en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia. 1997. p. 25-44

Morais, O. P. de; Zimmermann, F. J. P.; Rangel, P. H. N. Evaluación de ganancias observadas em seleción recorrente. In: Guimarães. E. P. (ed). Avances en el mejoramiento poblacional em arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás. 2000. p. 21-36.

Morais, O. P. de: Castro, E. da M.; Sant'Ana, E. P.; Moura Neto, F. P. de M. Evaluación e selección de los progenitores: pobación CG2 de arroz de tierras altas. In: Guimarães. E. P. (ed). Avances en el mejoramiento poblacional em arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás. 2000. p. 201-220.

Pimentel Gomes, F. Iniciação à estatística. São Paulo, Nobel, 1978. 211p

Ramalho, M. A. P. Melhoramento do Feijoeiro. In: Abreu, A. de F. B.; Gonçalves, F. M. A.; Marques Jr. O. G.; Ribeiro, P. H. E. (Ed.). Simpósio Sobre Atualização em Genética e Melhoramento de Plantas. Anais. Lavras, UFLA. 1997. p. 167-196.

Sediyama, T.; Teixeira, R. de C.; Reis, M. S. Melhoramento de Soja. In: Borém, A.(ed.) Melhoramento de espécies cultivadas. Viçosa, UFV, 1999. p . 487-534.

Zimmermann, F. J. P. Estadística aplicada a la selección recorrente. In: Gimarães, E. P. (ed). Selección recorrente en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia. 1997. p. 67-78.