

CIP-Brasil. Catalogação-na-Fonte
Câmara Brasileira do Livro, SP

Lawrence, William John Cooper.
L449m Melhoramento genético vegetal / William J. C. Lawrence ; [tradução de Antônio Salatino ; revisão técnica e notas de Antônio Lamberti]. São Paulo : EPU : Ed. da Universidade de São Paulo, 1980.

(Temas-de biologia ; v.6)

Bibliografia.

1. Plantas - Melhoramento genético I. Título.

80-1165

CDD-631.53

Índices para catálogo sistemático:

1. Melhoramento genético vegetal : Agricultura
631.53
2. Plantas : Melhoramento genético : Agricultura
631.53
3. Vegetais : Melhoramento genético : Agricultura
631.53

William J. C. Lawrence

Ex-Chefe do Departamento de Fisiologia
e Culturas Vegetais do Instituto John Innes

Melhoramento genético vegetal

E.P.U. - Editora Pedagógica e Universitária Ltda.
EDUSP - Editora da Universidade de São Paulo
São Paulo

Capítulo 1

Origens e desenvolvimento de plantas cultivadas

1.1 Seleção e hibridação

O melhoramento de plantas pelo homem começou há cerca de 9.000 anos. Anteriormente a essa época, ele subsistiu através da caça e da pesca, suplementando suas colheitas de frutos, raízes, ervas e sementes silvestres, à medida que os encontrava durante as andanças. Estima-se que dezesseis milhas quadradas* de território eram necessárias para manter um único caçador e, como conseqüência, os homens e suas famílias viviam amplamente dispersos.

Nessas peregrinações errantes, o homem pré-agricultor deve ter conseguido um íntimo conhecimento de cada planta útil (ou nociva) em seu domínio (Helbaeck, 1959). O homem neolítico eventualmente aprendeu que sementes colocadas no solo davam origem, numa certa época, a plantas semelhantes, produtoras das sementes. Esse achado ocorreu mais provavelmente quando as sementes caídas germinaram sobre excrementos, ricos em nitrogênio, do homem primitivo. Esses montes de esterco eram acumulados em qualquer local em que o homem parava por certo tempo: assim, de forma totalmente inconsciente, ele selecionou e melhorou ervas de crescimento rápido que carregava de um lugar para outro e, conseqüentemente, as ervas tinham excelentes oportunidades de cruzamento com outras variedades de sua espécie para gerar linhagens melhoradas ou "super-ervas dos montes de esterco" (Anderson, 1949).

No devido tempo, a fixação mais ou menos permanente, embora primitiva, tornou-se possível, especialmente em regiões onde a abundância de caça, grãos e frutos; além de um clima adequado e fornecimento de água, favoreciam a semeadura deliberada e as colheitas anuais dos produtos. Os indícios disponíveis sugerem que os planaltos da Ásia Menor correspondiam a uma região assim favorável, a qual, de fato, constituiu provavelmente o berço da Civilização Ocidental.

* Cerca de 41 km² (N. do T.)

As condições estabelecidas por toda a primeira domesticação humana de plantas durante a revolução neolítica foram bastante significativas. São úteis na solução de complexos problemas de melhoramento vegetal científico no presente mundo carente de alimentos e continuarão sendo ainda por muito tempo. As razões disso são resumidamente expostas abaixo.

A mutação gênica (e cromossômica) pode ser admitida como tendo ocorrido a uma razão mais ou menos constante, era após era. A mutação gênica fornece o material básico para a seleção natural. Ocorre que a grande maioria das mutações gênicas são deletérias e de caráter recessivo; por isso, na medida em que mesmo um pequeno número delas venha a se tornar fixado nos ambientes interno (genótipo balanceado) e externo (clima, solos, etc.) da planta, elas têm de ser expostas às forças seletivas. Isso mais provavelmente deve ocorrer em populações que são geneticamente heterogêneas, ou seja, em indivíduos heterozigotos capazes de carregar e segregar caracteres recessivos. No estado silvestre, a grande maioria das plantas são alógamas (de polinização cruzada) e, assim, populações selvagens são caracteristicamente mantidas em estado heterozigoto.

Como vimos, a domesticação primitiva de plantas em tempos neolíticos resultou na aproximação de muitas espécies e variedades selvagens, fornecendo uma fonte rica de variação, a partir da qual a seleção deliberada poderia ser efetuada à luz da experiência e observação lentamente acumuladas. As primitivas "culturas" do homem eram, portanto, grandes reservas de variabilidade genética, concentradas localmente a partir da dispersa reserva de variabilidade no estado selvagem.

De início, o isolamento imposto por barreiras tribais, étnicas e topográficas resultou em ter o homem de subsistir com um limitado número de "cultigen's"* que geneticamente diferiam um pouco daqueles das tribos vizinhas. Mais tarde, como consequência da guerra e do comércio, estes numerosos cultivares tribais tornaram-se mais dispersos, com oportunidades adicionais de hibridação e seleção.

Eventualmente, à medida que cavalos, camelos e navios se foram tornando mais e mais disponíveis para fins de transporte, essa variabilidade aumentou mais ainda pela introdução de sementes, raízes e bulbos de locais cada vez mais distantes. Dessa forma, começou o primeiro grande aumento de população da espécie humana, devido à acrescida capacidade produtiva de plantas, terra e trabalho.

Essa seqüência de eventos, primeiro na conservação e depois na extensão da variabilidade genética, teve um outro efeito, porém oposto. A seleção de variedades melhoradas levou gradualmente à eliminação das

* O autor refere-se a "cultigen", planta cultivada não conhecida na forma selvagem e presumivelmente originada em cultivo. (N. do R.)

menos vantajosas, que foram substituídas. Por exemplo, há boa evidência de que os progenitores selvagens do trigo e da cevada, a partir dos quais as formas domesticadas foram selecionadas, tinham uma frágil raque (eixo da espiga) que, quando madura, protegia eficientemente e dispersava os grãos. Uma mutação resultando numa raque que não protegesse, mas mantivesse os grãos numa compacta massa, seria uma grande vantagem para a colheita sob condições de cultivo, mas rapidamente desapareceria em populações selvagens, devido à sua menor eficiência na dispersão de sementes. A seleção, pelo homem, de plantas desprovidas da frágil raque rapidamente eliminaria as formas selvagens em suas culturas.

Durante muitos séculos, o melhoramento de plantas através desse tipo de seleção deve ter não apenas reduzido o número de diferentes indivíduos variantes em cada espécie cultivada, mas também diminuído a sua capacidade de variação, portanto também a eficiência de seleção, um processo que alcançou feição extrema em muitas das plantas altamente domesticadas e culturas contemporâneas.

Em suma, o transporte de plantas pelo homem, seu acúmulo e hibridação em áreas definidas, tudo isso envolve transferência gênica. Frequentemente, genes vantajosos em um ambiente estariam em desvantagem num outro, contudo, aos poucos, embora raramente, novas combinações gênicas surgiriam adaptadas a novos genomas (genoma é o conjunto haplóide básico de cromossomos em uma espécie) e novos ambientes externos. Este processo de transferência gênica e recombinação sob condições seletivas teria sido extremamente lento em épocas neolíticas, no entanto ele acelerou enormemente a ascensão do homem de uma condição de barbárie a uma civilizada. O homem acidentalmente acionara e se envolvera nas forças genéticas que agem sobre as plantas (e animais) sob domesticação (Mangelsdorf, 1965).

Milhares de anos mais tarde, a exploração, a coleta de plantas, o transporte fácil e rápido de material vegetal por navios, trens, veículos rodoviários e aviação iriam incrementar enormemente os processos acionados pelo homem neolítico. Por volta do século XIX, material vegetal de todos os continentes estava sendo coletado por exploradores de plantas, europeus e norte-americanos. A chegada do século XX testemunhou o estabelecimento de coleções oficiais de plantas em larga escala como, por exemplo, as 12.000 variantes* de trigo e cevada da coleção mundial destes cereais existentes nos E.U.A., as quase 4.000 variantes de tubérculos e sementes da "Commonwealth Potato Collection" e as 10.000 variantes de arroz do Instituto Internacional de Pesquisa do Arroz, nas Filipinas.

* Organismo que difere ligeiramente do tipo paterno ou comum. (N. do R.)

Voltando agora para as plantas cultivadas de valor econômico, que ultrapassam a 1.500 espécies com inúmeros cultivares*, podemos distinguir três aspectos principais de sua origem e evolução: a) segregação mendeliana e recombinação; b) hibridação interespecífica e c) poliploidia.

1.2 Segregação mendeliana e recombinação

Na domesticação de plantas pelo Homem, muitos melhoramentos têm sido feitos por simples seleção de variantes dentro de uma única espécie, por exemplo em tomate, pepino, cevada, arroz, milho, linho. Um caráter que depende de uma única mutação espontânea dentro de uma espécie tem sido diretamente selecionado para dar uma nova variedade. Um exemplo disso, bastante documentado, é fornecido pela história da ervilha-de-cheiro ($2n = 14$). Antes de 1.900, todas as variedades tinham estandartes (pétalas verticais) planos e flores de tamanho moderado. Então, uma forma mutante com estandartes ondulados e flores maiores apareceu em quatro localidades, entre 1.900 e 1902. Em três delas, a forma mutante apareceu na variedade "Prima Donna"; na quarta localidade, o mutante apareceu em plântulas a partir de um cruzamento com "Prima Donna". A forma mutante com estandartes ondulados foi selecionada pela sua beleza, imediatamente cultivada e foi denominada "Countess Spencer"

O caráter "Spencer", determinado por um único gene recessivo (h) que deve ter surgido em "Prima Donna" (HH), estava oculto na condição heterozigota naquela variedade por uma geração e então segregado na forma recessiva homozigota (hh) em linhagens provavelmente derivadas de uma origem igual à de "Prima Donna". A maioria das ervilhas-de-cheiro hoje tem estandartes ondulados e provém daquela mutação recessiva.

Em contraste com o surgimento, de certa forma dramático, da ervilha-de-cheiro "Spencer", é o da linhagem "Shirley" de papoulas, com bordos brancos em suas pétalas e de diferentes cores. Em 1.880, numa população de papoula selvagem comum, *Papaver rhoeas* ($2n = 14$), de pétalas vermelhas com uma nódoa central negra, foi encontrada uma flor solitária com marginação branca muito estreita nas pétalas. Sementes preservadas dessa flor deram cerca de 200 plantas, das quais 4 ou 5 eram de bordos brancos. Pela contínua seleção dos melhores variantes, foi obtida uma gama de cores, do vermelho até o branco, juntamente com estames, anteras e pólen dourados ou brancos e uma nódoa na base das pétalas. As formas coloridas tinham bordos brancos nas pétalas.

* O termo *cultivar* (pl. *cultivares*), já aceito universalmente, diz respeito a uma variedade de espécie vegetal cultivada. Surgiu da abreviatura de duas palavras inglesas: *culti* (vated) *var* (iety). (N. do R.).

Pesquisa genética subsequente demonstrou que o bordo branco surgiu da mutação de um gene w recessivo ao dominante W , enquanto a mancha branca, anteras amarelas, etc. provieram da mutação de um gene B dominante ao recessivo b . Seleção contínua dos principais caracteres deve ter resultado também na seleção inconsciente de genes modificadores que aumentaram a expressão dos genes maiores.

Embora a seleção de mutações de um só gene tenha desempenhado importante papel na melhoria de plantas cultivadas, apenas ocasionalmente uma seqüência de tais mutações em dada espécie tem sido fidedignamente registrada. O desenvolvimento da ervilha-de-cheiro a partir da forma selvagem, durante aproximadamente 200 anos, fornece um exemplo quase único, em parte devido ao seu interesse para os cultivadores, que registravam "mutações", principalmente devido ao fato de ela ser um diplóide autogâmico no qual mutações de interesse ornamental podem ser facilmente discernidas e "fixadas" (pág. 24). A história da mutação na ervilha-de-cheiro é dada na Tabela 1 e ilustra o que deve ser um fenômeno inexpressivo em muitos casos não registrados para outras espécies.

Tabela 1 - História da mutação gênica na ervilha-de cheiro.

Caráter	Gene	Data do primeiro aparecimento	Variedade mutante original ou fonte de origem
Ervilha-de-cheiro selvagem	—	Introd. 1699	—
Flores alvas	g_1 ou f_1	1718	—
Estandartes vermelhos	a_1	1731 (37?)	"Painted Lady"
"Negro"	—	1793	—
"Escalarte"	—	1793	—
Picotada	d_5	1860	—
Cuculado	a_3	1886	"Waverley"
Diluído	g_3	1890	"Countess of Radnor"
Cupido	e	1893	ex "Emily Henderson"
Opaco	d_2	1899	"Navy Blue"
Pólen arredondado	a_2	Antes de 1900(?)	"Emily Henderson"
Estandartes ondulados	h	1900	"Countess Spencer"
Anteras estéreis	b_2	1903	ex "Emily Handerson" x "Lady Penzance"
Cobre	g_2	1905	"Cambridge"
Marmóreo	F_1	1905	"Helen Pierce"
Arbusto	f_2	Antes de 1905	—
Cretino	b_3	1907	"Cambridge"
Acácia	d_1	1908	Mr. W. J. Unwin
Liso	d_4	1912	Mr. T. A. Dipnall

Os caracteres com as mesmas letras para os genes estão ligados hereditariamente

A diversidade genética produzida por mutação gênica foi posteriormente incrementada através de hibridação deliberada e as subseqüentes recombinações gênicas têm permitido que se faça a seleção de novas variedades destinadas a diferentes propósitos e adaptadas a diversas condições. Em sentido amplo, essa variação intra-específica pode ser denominada segregação Mendeliana e recombinação, e até o início deste século a grande maioria dos avanços no melhoramento vegetal tinha sido feita por simples seleção desse tipo, por exemplo, entre plantas de horticultura, os tomates lisos em oposição aos dotados de costeletas, as formas aberrantes da couve-selvagem que foram os progenitores da couve, couve-de-bruxelas, couve-galega, etc., as maçãs, tais como "Cox's Orange Pippin" e "Bramley's Seedling", a papoula "Shirley" e os cultivares de flores dobradas.

Entre as plantas agrícolas, a alfafa, o aspargo, os feijões, as beterrabas, as cenouras, o aipo, a alface, o tremoço, a cebola, o rabanete, a soja e o tomate são exemplos nos quais o melhoramento tem ocorrido principalmente e talvez exclusivamente por seleção. Um caso particularmente bem registrado nos é dado pela beterraba, desenvolvida a partir da "mangelwurzel", cultivada por longos anos como uma cultura forrageira na Europa. Quando as beterrabas foram primeiro cultivadas para a produção de açúcar, há cerca de 150 anos, o conteúdo médio de sacarose era um pouco maior que 7 por cento. Este valor tinha aumentado para 10 por cento por volta de 1870 e, subseqüentemente à introdução da análise polariscópica do suco, como um guia para seleção, chegou a 14 por cento por volta de 1890 e a 16 por cento ao redor de 1910.

1.3 Hibridação interespecífica

A hibridação interespecífica tem freqüentemente levado a um grande aumento no número de variantes em gerações segregantes, dentre as quais a seleção preservou formas valiosas para o homem. Isso é observado especialmente num enorme número de plantas ornamentais: rododendrons, rosas, dalias, crisântemos, papoulas, violetas, gladiolos, lírios, frésias, orquídeas, cada uma das quais abrange numerosas variedades. Mesmo quando os híbridos interespecíficos são estéreis, podem encontrar um lugar nos jardins, uma vez que a multiplicação por via vegetativa é geralmente possível. A hibridação interespecífica tem fornecido também cultivares de maçã, uva, tomate (recentemente), framboesa, milho e arroz e, em menor escala, árvores florestais.

Dois exemplos do papel desempenhado pela hibridação interespecífica dizem respeito ao morango e ao trigo. Até o final do século dezoito, as únicas espécies de morango cultivadas nos jardins na Europa eram a diplóide *Fragaria moschata* sin. *vesca* ($2n = 14$) e a hexaplóide

F. elatior ($2n = 42$). Bem no início do século dezessete, a octoplóide *F. virginiana* ($2n = 56$) foi introduzida na Europa pela costa oriental dos EUA, mas embora 20 a 30 variedades fossem cultivadas em jardins lá pelo fim do século dezoito, nenhum progresso notável havia sido feito no desenvolvimento desta ou das outras duas espécies, provavelmente porque elas careciam da necessária variabilidade. Devido aos seus diferentes números cromossômicos, não era possível nenhuma hibridação entre *F. moschata*, *F. elatior* e *F. virginiana*.

No início do século dezoito, uma quarta espécie foi introduzida na Europa, a octoplóide *F. chiloensis* ($2n = 56$), vinda da costa ocidental do Chile. Essa espécie possui frutos grandes e é bem diferente das outras. Devido a dificuldades de melhoramento e de produção agrícola, causadas pela condição dióica e baixa qualidade do fruto, não houve nenhum progresso no melhoramento dessa espécie.

No início do século dezenove, técnicos ingleses fizeram cruzamentos entre *F. virginiana* e *F. chiloensis*, selecionando para flores hermafroditas e frutos de tamanhos maiores e com melhor qualidade. Essa foi a origem do moderno morango do comércio, que veio do cruzamento de duas espécies que têm o mesmo número de cromossomos e que foram colocadas em contato, provenientes de duas regiões do mundo muitíssimo separadas.

A história da origem do morango cultivado está plenamente registrada. No caso do trigo, sua origem em épocas remotas tem sido revelada em grande parte pelos estudos citogenéticos. A história completa do deslindamento da evolução do trigo de pão, *Triticum aestivum* (Riley, 1965), é notável como demonstração da capacidade dos modernos estudos citogenéticos de traçar a filogenia de culturas há muito domesticadas. O seguinte relato simplesmente esboça as conclusões desse trabalho.

O gênero *Triticum* consiste numa série de espécies que são diplóides ($2n = 14$), ou tetraplóides ($2n = 28$), ou hexaplóides ($2n = 42$), portanto o número cromossômico básico do gênero é 7. O relacionamento das espécies diplóides, tetraplóides e hexaplóides foi determinado principalmente a partir da comparação do comportamento dos cromossomos durante o pareamento nos híbridos entre essas espécies. Isso demonstrou que as espécies podiam ser diferenciadas pelos seus genomas, convencionalmente simbolizados pelas letras *A*, *B* e *D*: diplóides *AA*, tetraplóides *AABB* e hexaplóides *AABBDD*.

As tetraplóides surgiram da hibridação entre espécies diplóides que contribuíram com os genomas *A* e *B*, respectivamente, seguida de duplicação cromossômica, para dar as formas *AABB*. Posteriormente, a hibridação ocorreu entre o trigo tetraplóide *AABB* e uma terciária espécie diplóide, a doadora de *D*, seguida de duplicação dos cromossomos, resultando as hexaplóides *AABBDD*. As espécies envolvidas na evolução