

MARCADORES MOLECULARES E SUA APLICAÇÃO NO MELHORAMENTO GENÉTICO DE PLANTAS

DNA MARKERS AND THEIR APPLICATION IN PLANT BREEDING

Fernanda Bered¹ José Fernandes Barbosa Neto² Fernando Irajá Félix de Carvalho³

- REVISÃO BIBLIOGRÁFICA -

RESUMO

Na implantação de um programa de melhoramento, uma das principais necessidades do melhorista é a capacidade de identificar genótipos superiores em uma população segregante. O conhecimento das relações genéticas e a capacidade geral e específica de combinação entre os indivíduos é essencial para a seleção de genitores. Os marcadores genéticos poderão auxiliar na identificação de indivíduos através de suas diferenças genéticas. Estes marcadores podem ser divididos em morfológicos e moleculares (enzimáticos e de DNA). Os marcadores de DNA como o RFLP e o RAPD poderão contribuir para incrementar a eficiência do melhoramento de plantas através do mapeamento de espécies de interesse e de caracteres agronômicos. Além disto, diversos autores têm comprovado a sua eficiência em caracterizar e agrupar genótipos diferentes de várias espécies com bastante precisão.

Palavras-chave: marcadores de DNA, RFLP, RAPD.

SUMMARY

One of the most important factor in a plant breeding program is the capacity of the breeder to identify superior genotypes in a segregant population. The understanding of genetic relationships and combining ability among individuals is essential for parental selection. Genetic markers are divided in morphological and molecular (Enzyme or DNA). They may help in the identification of individuals based on their genetic similarities. DNA markers, as RFLP and RAPD, contribute to increase efficiency in plant breeding through linkage mapping and agronomic traits mapping. In addition, several researchers have

pointed out the efficiency of these markers to characterize genotypes and to generate clusters of genetic similarity in germplasm from different species.

Key words: DNA markers, RFLP, RAPD.

INTRODUÇÃO

O melhoramento genético tem influenciado de maneira decisiva no incremento da adaptabilidade e produtividade dos cultivos; entretanto, para a eficiente obtenção de ganhos genéticos no melhoramento é necessário um conhecimento detalhado da constituição genética das espécies.

Com a introdução de técnicas de genética molecular no início da década de 80, os estudos de identificação, caracterização e mapeamento genético estão sendo realizados com maior segurança, rapidez e eficiência. A utilização de marcadores moleculares possibilitará a avaliação da variabilidade genética existente dentro e entre espécies distintas. Da mesma forma, as técnicas de mapeamento serão influenciadas positivamente pela utilização deste tipo de marcador genético, sendo que novos alelos provenientes de espécies evolutivamente relacionadas também poderão ser incorporados aos programas de melhoramento. Portanto, o emprego destas técnicas, juntamente com

¹Bióloga, MsC, aluna de doutorado do Curso de Genética e Biologia Molecular da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS).

²Engenheiro Agrônomo, PhD, Professor Adjunto, Departamento de Plantas de Lavoura, Faculdade de Agronomia, UFRGS, Caixa Postal 776, 90001-970, Porto Alegre, RS. Autor para correspondência.

³Engenheiro Agrônomo, PhD, Professor Adjunto, Departamento de Fitotecnia, Faculdade de Agronomia "Eliseu Maciel" - UFPel.

os conhecimentos de genética quantitativa e de condução de populações segregantes, permitirá a criação e o desenvolvimento de novos genótipos, onde o potencial genético de cada espécie será maximizado.

1. MELHORAMENTO GENÉTICO DE PLANTAS

Dois aspectos são fundamentais no planejamento de um programa de melhoramento genético: a seleção dos genitores e os mecanismos de herança dos caracteres a serem selecionados. Para a escolha de genitores o conhecimento da variabilidade genética existente é decisivo (BARBOSA NETO, 1995). O estreito relacionamento genético entre variedades cultivadas de trigo (*Triticum aestivum* L.) (MARTIN *et al.*, 1995; BARBOSA NETO, 1995), aveia (*Avena sativa* L.) (O'DONOUGHUE *et al.*, 1994) e cevada (*Hordeum vulgare* L.) (MELCHINGER *et al.*, 1994), assim como a dificuldade de efetuar grande número de cruzamentos em espécies autógamas sugere a necessidade de cruzar genótipos que apresentem grande variabilidade genética. A classificação de genitores em grupos heteróticos e a realização de cruzamento entre tipos geneticamente distintos poderá contribuir para a ampliação da variância genética em populações segregantes (MESSMER *et al.*, 1993).

Enquanto o aspecto da escolha de genitores é determinante do potencial máximo de progresso genético em plantas autofecundadas, o segundo aspecto, referente aos mecanismos de herança, possibilitará a obtenção deste potencial máximo. Os caracteres de herança qualitativa, os quais são menos influenciados pelo efeito de ambiente, são mais simples de serem selecionados; por outro lado, a expressão dos caracteres quantitativos é mais afetada pelo ambiente, o que dificulta a identificação de indivíduos geneticamente superiores. Rendimento e qualidade de grãos, resistência ao acamamento e arquitetura de planta em trigo e aveia são exemplos típicos de caracteres quantitativos.

2. MARCADORES GENÉTICOS

Marcadores genéticos são caracteres com mecanismo de herança simples que podem ser empregados para avaliar diferenças genéticas entre dois ou mais indivíduos. Estes marcadores podem ser divididos em dois grupos básicos, marcadores morfológicos e marcadores moleculares.

2.1 Marcadores morfológicos

Os marcadores morfológicos têm sido utilizados para a identificação de genótipos desde os

tempos de Mendel. Mapas de ligação genética para as culturas do milho (*Zea mays* L.) (COE & NEUFFER, 1993) e do trigo (*Triticum aestivum* L.) (HART *et al.*, 1993), entre outros, têm sido desenvolvidos com a utilização desta tecnologia. Entretanto, diversas limitações têm sido apontadas para a utilização de marcadores morfológicos no melhoramento de plantas (PATERSON *et al.*, 1991b). O forte efeito dos genes determinantes de marcadores morfológicos podem afetar a análise genética de grande número de caracteres de importância agrônômica; poucos caracteres podem ser estudados ao mesmo tempo devido aos efeitos das interações gênicas como a epistasia; e o ambiente pode modificar a expressão dos marcadores morfológicos, causando um confundimento na análise. Diversos trabalhos têm utilizado marcadores morfológicos para caracterizar agrupamentos de variedades em diferentes espécies (SOUZA & SORRELLS, 1991a; SOUZA & SORRELLS, 1991b; SORRELLS *et al.*, 1993; ZHONG-HU, 1991). Estes estudos estão baseados na pressuposição de que similaridade morfológica indicará similaridade genética. Por outro lado, os marcadores morfológicos não têm sido utilizados intensamente para o mapeamento de caracteres agrônômicos devido às limitações previamente discutidas.

2.2 Marcadores moleculares

A tecnologia de marcadores moleculares viabiliza a caracterização genética de grande número de genótipos através de procedimentos relativamente simples e rápidos. Com o auxílio destas técnicas serão possíveis progressos intensos na seleção de genitores com capacidade específica e geral de combinação para a síntese de populações superiores. Da mesma maneira, este tipo de tecnologia poderá auxiliar na detecção de marcadores para genes de interesse agrônômico. Como consequência, a seleção de genitores superiores em programas de melhoramento poderá ser realizada de forma objetiva e precisa, determinando a formação de populações segregantes com alta frequência de genótipos superiores.

Apesar dos custos e do grau de conhecimento necessários, é previsível que esta tecnologia possa ser aproveitada por diversos programas de melhoramento, tendo em vista o alto grau de conservação das constituições genéticas entre diferentes populações dentro da mesma espécie e entre espécies evolutivamente relacionadas. Os marcadores moleculares podem ser divididos naqueles baseados em enzimas (isoenzimas e aloenzimas) e naqueles baseados em ácidos nucleicos (marcadores de DNA) (PATERSON *et al.*, 1991b).

2.2.1 Marcadores moleculares enzimáticos

A habilidade de separar proteínas pelo ponto isoelétrico e peso molecular pode ser útil na caracterização das proteínas de sementes e na distinção entre indivíduos. Diversos pesquisadores têm utilizado enzimas na determinação de variabilidade genética entre variedades em diferentes espécies. HENN *et al.* (1992) utilizaram seis isoenzimas para avaliar dezessete cultivares de tomate e verificaram que, apesar do baixo grau de polimorfismo detectado em algumas enzimas, o método era adequado para a separação das cultivares uniformes de tomate. SMITH & SMITH (1988) concluíram que marcadores moleculares baseados em enzimas permitiam um alto grau de separação entre variedades de milho; por outro lado, os autores apontaram a necessidade da utilização de uma maior quantidade de marcadores para amostrar adequadamente todo o genoma. Em cereais de inverno, marcadores enzimáticos têm sido utilizados na determinação de relações filogenéticas entre espécies afins, principalmente em trigo e aveia (JAASKA, 1980; DE LA HOZ & FOMINAYA, 1989); entretanto, BEER *et al.* (1993) indicaram que este tipo de marcador era ineficiente na estimativa de distância genética entre linhagens de *Avena sterilis* L. De maneira similar, NODARI (1993) apontou que o reduzido número de sistemas enzimáticos apresentava limitações dependendo do objetivo do estudo ou atividade.

2.2.2 Marcadores moleculares de DNA

Novas técnicas de genética molecular têm possibilitado a utilização de marcadores genéticos a nível de DNA. O polimorfismo para comprimento de fragmentos de restrição (RFLP), proposto por BOTSTEIN *et al.* (1980) é capaz de diferenciar indivíduos através de variações individuais nos nucleotídeos devido a mutação, deleção, inserção e inversão. Diversas vantagens têm sido apontadas para este tipo de marcador; RFLP estão disponíveis em grande número, exibem grande variabilidade natural, não são influenciados pelo ambiente e são livres de efeitos de epistasia, o que permite a avaliação de diversos marcadores ao mesmo tempo (TANKSLEY *et al.*, 1989). De maneira similar, a técnica de polimorfismo de segmentos de DNA amplificados ao acaso (RAPD), proposta por WILLIAMS *et al.* (1990), apresenta as vantagens do RFLP.

2.2.2.1 RFLP (*Restriction fragment length polymorphism*)

A técnica consiste na hibridação de seqüências específicas de DNA (sondas) com o DNA total digerido por enzimas de restrição dos indivíduos a serem analisados. As sondas de DNA utilizadas em estudos de RFLP podem ser divididas em dois grupos.

O primeiro grupo de sondas é produzido através da digestão do DNA total de uma espécie e da construção de uma biblioteca genômica. Estes tipo de sonda é caracterizado por um tamanho de até 5000 pb e inclui regiões de DNA que são ou não transcritas (WATSON *et al.*, 1987). O segundo tipo de sonda é denominado de cDNA. As bibliotecas de cDNA são produzidas com a utilização de uma enzima denominada transcriptase reversa, a qual catalisa a síntese de uma seqüência de DNA a partir de uma seqüência de RNA. Este tipo de sonda é caracterizado por um menor tamanho (até 2000pb) e por ser composta de regiões cromossômicas que são transcritas (WATSON *et al.*, 1987).

A caracterização da variabilidade genética através da utilização de RFLP tem sido realizada para diferentes espécies. O'DONOUGHUE *et al.* (1994) analisando 83 cultivares de aveia com RFLP detectaram grupos de similaridade, onde variedades de inverno foram classificadas em grupos distintos das variedades de primavera. Resultados similares na separação de cevadas de inverno e de primavera foram observados por MELCHINGER *et al.* (1994). Devido ao interesse de prever o desempenho de híbridos, os melhoristas de milho têm utilizado intensamente a técnica de RFLP para estimar a distância genética entre linhagens homozigotas. SMITH *et al.* (1990) estimaram similaridade genética entre um grupo de linhagens elite de milho e concluíram que informação proveniente da análise de RFLP poderia ser empregada para a determinação das melhores combinações híbridas. Por outro lado, MELCHINGER *et al.* (1990) não detectaram correlação significativa entre distância genética estimada através de RFLP e capacidade combinatória; entretanto, os autores recomendaram esta técnica para a separação de variedades em diferentes grupos de similaridade genética (*genetic pools*).

2.2.2.2 RAPD (*Random amplified polymorphism DNA*)

A análise de RAPD envolve o emprego de uma tecnologia denominada de Reação de Polimerização em Cadeia (PCR). O PCR está baseado na amplificação enzimática de um fragmento de DNA flanqueado por dois *primers* hibridizados em fitas de DNA opostas. Ciclos repetidos de desnaturação, anelamento dos *primers* e extensão do DNA resultam na amplificação do fragmento alvo. Os *primers* são oligonucleotídeos de até 20 ou 25pb que servem de iniciação para a síntese de DNA pela enzima Taq polimerase. A técnica de RAPD está caracterizada pela utilização de *primers* ao acaso com tamanho ao redor de 10pb; desta maneira, sempre que o genoma do indivíduo a ser analisado apresentar uma seqüência de nucleotídeos

correspondente ao do *primer*, o processo de amplificação será iniciado, sendo que diferenças ao nível de DNA são inferidas pela presença ou ausência de um determinado fragmento amplificado.

A análise através de RAPD também tem sido empregada em estudos de caracterização da variabilidade genética em espécies de interesse econômico. MARTIN *et al.* (1995) estudaram o relacionamento entre sete variedades de trigo utilizando a técnica de PCR e concluíram que o grau de variabilidade genética entre os genitores não era uma variável adequada para a previsão da heterose nesta espécie. Nos últimos anos mapas de ligação genética com a técnica de RAPD têm sido construídos em várias espécies (SHOEMAKER *et al.*, 1992; WEEDEN *et al.*, 1994).

3. MAPAS DE LIGAÇÃO GENÉTICA

Através da utilização dos marcadores moleculares é possível mapear os grupos cromossômicos de ligação. Mapas de ligação genética têm sido construídos para diversas espécies, como cevada (*Hordeum vulgare* L.) (HEUN *et al.*, 1991), milho (BURR *et al.*, 1993), arroz (McCOUCH *et al.*, 1988) e tomate (TANKSLEY *et al.*, 1992). Em trigo, aveia e triticales o emprego da tecnologia de marcadores moleculares e a construção de mapas de ligação são tarefas mais complexas devido a natureza poliplóide destas espécies. O mapeamento de espécies diplóides evolutivamente relacionadas, a utilização de estoques aneuplóides e o mapeamento comparativo podem ser métodos alternativos (SORRELLS, 1992). ANDERSON *et al.* (1992) desenvolveram um mapa cromossômico (*arm map*) em trigo baseados em estoques aneuplóides. O'DONOUGHUE *et al.* (1992) publicaram um mapa de ligação construído a partir de um cruzamento entre duas espécies de aveia diplóides, *Avena atlantica* L. x *Avena hirtula* L. Mais recentemente, mapas de ligação para trigo (NELSON *et al.*, 1995a; NELSON *et al.*, 1995b; NELSON *et al.*, 1995c) e aveia (O'DONOUGHUE *et al.*, 1995) foram publicados. Estes mapas de ligação podem contribuir de forma decisiva no mapeamento de características de interesse agrônomo e auxiliar na seleção de marcadores para estudos de caracterização de variabilidade genética.

O mapeamento de caracteres agrônômicos em uma espécie exige a utilização de uma população segregante e a avaliação fenotípica destas características. Assim sendo, estudos de segregação genética e testes estatísticos para a detecção de associações podem ser realizados. Geralmente, populações F₂ ou

retrocruzamentos F₁ são empregados com este objetivo; entretanto, para plantas de autofecundação, populações de linhagens homozigotas desenvolvidas pelo método de SSD ou duplo-haplóides são preferencialmente utilizadas. A facilidade de manutenção e multiplicação dos genótipos a serem estudados para o mapeamento é uma das vantagens da utilização de linhagens homozigotas. Recentemente, TANKSLEY & NELSON (1996) propuseram a utilização de gerações avançadas de retrocruzamentos para a construção de mapas de ligação em espécies autógamas anuais. Caracteres qualitativos e quantitativos podem ser mapeados, no entanto, diferentes mecanismos são utilizados para realizar cada uma destas tarefas.

O mapeamento de caracteres qualitativos pode ser realizado através de testes de segregação, levando em consideração a frequência de recombinantes observada (HALDANE, 1919). LANDER *et al.* (1987) publicaram um programa de computador, denominado MAPMAKER, o qual estima a distância entre locos a partir da frequência de recombinação. Diversos genes qualitativos têm sido mapeados nas mais diferentes espécies (AHN *et al.*, 1992; SABELLI *et al.*, 1992; YOUNG *et al.*, 1988).

O mapeamento de QTL (*quantitative trait loci*) é uma tarefa bem mais complexa do que o mapeamento de caracteres qualitativos. Esta técnica esta baseada em procedimentos estatísticos que envolvem a utilização de modelos lineares (PATERSON *et al.*, 1991a); entretanto, diversos aspectos da metodologia estatística ainda não estão completamente resolvidos. LANDER & BOTSTEIN (1989) e NELSON (1994) desenvolveram programas de computador que estimam parâmetros de ligação e ação gênica de QTL. KNOTT & HALEY (1992), KNAPP (1991) e DOERGE & CHURCHILL (1994) discutiram problemas ligados a detecção de associação genética entre marcadores moleculares e QTL.

Apesar dos problemas estatísticos relacionados à detecção de QTL, muitos trabalhos têm descrito associações entre marcadores moleculares e QTL em tomate (TANKSLEY *et al.*, 1982; PATERSON *et al.*, 1988), milho (*Zea mays* L.) (STUBER *et al.*, 1992), soja [*Glycine max* (L.) Merr.] (MANSUR *et al.*, 1993), trigo (ANDERSON *et al.*, 1993), cevada (HAYES, 1993) e aveia (*Avena sativa* L.) (BARBOSA NETO, 1995; SIRIPOONWIWAT *et al.*, 1996). Muitos destes trabalhos têm possibilitado a confirmação dos QTL detectados através da utilização de ambientes e populações distintas. Recentemente, um QTL para qualidade de fruto em tomate está em processo de clonagem (STEVE TANKSLEY - Informe verbal).

4. VARIABILIDADE GENÉTICA

O reconhecimento de um genótipo ou o cálculo da similaridade genética entre possíveis genitores é um fator de importância e pode ser realizado de diferentes maneiras. Análises do coeficiente de parentesco (FRANCO *et al.*, 1987; SOUZA e SORRELLS, 1989) e caracteres morfológicos (SOUZA & SORRELLS, 1991a; SOUZA & SORRELLS, 1991b) têm sido empregados; entretanto, ambas metodologias apresentam limitações. Atualmente, estimativas baseadas em marcadores moleculares a nível bioquímico e de DNA têm sido empregados (SMITH & SMITH, 1988; MELCHINGER *et al.*, 1994; O'DONOUGHUE *et al.*, 1994; BARBOSA NETO, 1995).

O coeficiente de parentesco pode ser definido como a probabilidade de que alelos homólogos de diferentes indivíduos sejam idênticos por descendência (FALCONER, 1960). Como consequência direta desta definição, a similaridade genética medida por esta metodologia avalia apenas similaridade por descendência, não considerando a similaridade genética total entre indivíduos. Desta forma, o conjunto de pressuposições realizadas para o cálculo do coeficiente de parentesco podem induzir a erros na estimação da similaridade genética entre indivíduos (BARBOSA NETO, 1995).

Por outro lado, o grau de similaridade baseado em marcadores moleculares (GS) reflete a semelhança entre os genótipos a partir de uma amostra direta do genoma (GRANER *et al.*, 1994). Muitos trabalhos têm revelado uma estreita associação entre GS e COP. AJMONE-MARSAN *et al.* (1992), analisando linhagens híbridas de milho, obtiveram correlação significativa ($r = 0,70$) entre GS e COP calculados a partir de 18 pares de linhagens. Os autores concluíram que essas duas técnicas associadas poderiam ser muito úteis na identificação de relações filogenéticas entre linhagens de milho. Da mesma forma, MESSMER *et al.* (1993), também estudando milho, indicaram correlação significativa entre as duas técnicas; entretanto, os autores apontaram a existência de discordância no agrupamento das variedades. Por outro lado, GRANER *et al.* (1994) encontraram uma baixa correlação entre GS e COP em cevada. BARBOSA NETO (1995) também apontou baixas correlações entre COP e GS para diferentes grupos de variedades de trigo. A violação das pressuposições envolvidas na estimativa do coeficiente de parentesco e registros incompletos de genealogia podem ter sido fatores importantes na obtenção das reduzidas correlações observadas.

5. SELEÇÃO ASSISTIDA POR MARCADORES MOLECULARES

Uma metodologia que tem alcançado êxitos é a da seleção indireta, a qual consiste na seleção para um caráter que está associado com o outro a ser melhorado. Esta metodologia é vantajosa quando a herdabilidade do caráter indireto e a correlação com o caráter alvo são elevadas. A seleção para ciclo de desenvolvimento em cevada (*Hordeum vulgare* L.) foi indicada como eficiente para o desenvolvimento de genótipos de rendimento de grãos mais elevados (VAN OOSTEROM & CECCARELLI, 1993). Da mesma forma, a seleção indireta para peso de grão e número de grãos por espiga foi eficiente para o incremento do rendimento de grãos em trigo (McNEAL *et al.*, 1978).

A seleção assistida por marcadores moleculares é uma forma de seleção indireta no qual o caráter indireto apresenta herdabilidade igual a 100%, uma vez que marcadores moleculares não são influenciados pelo ambiente. Esta tecnologia pode ser avaliada com a equação de ganho genético através da seleção artificial. O ganho genético através da seleção é função de (HALLAUER & MIRANDA, 1988):

$$G = \frac{k \sigma_a^2}{y \sqrt{(\sigma_e^2 + \sigma_{ge}^2 + \sigma_g^2)}}$$

onde:

k = diferencial de seleção, y = número de anos por ciclo de seleção, σ_a^2 = variância aditiva, σ_e^2 = variância de ambiente, σ_{ge}^2 = variância da interação genótipo x ambiente e σ_g^2 = variância genética. A utilização de marcadores moleculares na seleção de genótipos superiores poderá incrementar a eficiência no melhoramento de plantas em relação a vários fatores presentes na equação de ganho genético. Os marcadores moleculares não são influenciados pelo ambiente; desta forma, as variâncias de ambiente e da interação genótipo x ambiente podem ser eliminadas. Em adição, desde que a seleção é praticada diretamente no genótipo, o diferencial de seleção e a variância aditiva poderão ser levadas ao extremo. No caso de RFLP, onde o tipo de interação intra-loco é de codominância, a variância aditiva poderá ser explorada ao máximo. A falta de epistasia em marcadores moleculares também poderá possibilitar a seleção para vários caracteres ao mesmo tempo. O número de anos necessários para o processo de seleção também poderá ser reduzido

drasticamente, uma vez que vários ciclos de seleção poderão ser praticados a cada ano, visto que a seleção com marcadores moleculares independe do ambiente.

Por outro lado, para o emprego da seleção assistida por marcadores moleculares é necessário o mapeamento de caracteres de interesse agrônômico de forma a maximizar a correlação genética. Este procedimento é demorado e requer a construção de mapas de ligação genética saturados de marcadores (TANKSLEY *et al.*, 1989). Da mesma forma, é importante considerar o custo envolvido na utilização desta tecnologia. Caracteres de alta herdabilidade e de fácil avaliação pelo melhorista podem não ser apropriados para a utilização da seleção assistida por marcadores moleculares; uma vez que a avaliação direta do caráter é eficiente para a separação das diferentes classes de genótipos e o custo envolvido na análise com marcadores moleculares não implicará uma maior eficiência no melhoramento. Em geral, caracteres de baixa herdabilidade, como rendimento de grãos, ou de difícil avaliação, como tolerância ao alumínio e resistência ao BYDV (vírus do nanismo amarelo da cevada), são considerados preferenciais para a seleção assistida por marcadores moleculares.

CONCLUSÃO

As técnicas de marcadores moleculares ampliaram de forma drástica o número de marcadores genéticos disponíveis, representando uma poderosa ferramenta para ser utilizada no melhoramento de plantas. Isto pode ser exemplificado pelo fato de que muitos caracteres de importância agrônômica têm sido mapeados através desta técnica, demonstrando a sua viabilidade para o emprego no melhoramento genético. No entanto, algumas técnicas ainda não estão totalmente desenvolvidas. A utilização de seleção assistida para caracteres quantitativos por exemplo, ainda enfrenta algumas dificuldades, não sendo obtida uma precisão absoluta. Certamente com o crescente desenvolvimento de técnicas cada vez mais eficientes e precisas de genética molecular e de estatística, os marcadores poderão desempenhar um papel fundamental na seleção assistida e na clonagem de genes de interesse. Desta forma, os estudos realizados nesta área têm beneficiado diretamente a biologia básica e indiretamente os melhoristas, no sentido de facilitar o processo de seleção e tornar possível o aumento da produtividade das diferentes culturas.

INFORME VERBAL

STEVE TANKSLEY: Cornell University, Department of Plant Breeding and Biometry. 252 Emerson Hall, Ithaca, NY. 14853.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AHN, S.N., BOLLIICH, C.N., TANKSLEY, S.D. RFLP tagging of a gene for aroma in rice. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, v. 84, p. 825-828, 1992.
- AJMONE-MARSAN, P., LIVINI, C., MESSMER, M. M., *et al.* Cluster analysis of RFLP data from related maize inbred lines of the BSSS and LSC heterotic groups and comparison with pedigree data. *Euphytica*, Wageningen, v. 60, p. 139-148, 1992.
- ANDERSON, J.A., OGIHARA, Y., SORRELLS, M. E., *et al.* Development of a chromosomal arm map for wheat based on RFLP markers. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, v. 83, p. 1035-1043, 1992.
- ANDERSON, J.A., SORRELLS, M. E., TANKSLEY, S.D. RFLP analysis of genomic regions associated with resistance to pre-harvesting sprouting in wheat. *Crop Science*, Madison, v. 33, p. 453-459, 1993.
- BARBOSA NETO, J.F. *Application of molecular markers to genetic diversity and quantitative trait loci detection studies in oat and wheat*. Ithaca, NY. 87 p. Thesis (Plant Breeding) - Cornell University, 1995.
- BEER, S.C., GOFFREDA, J., PHILLIPS, T.D., *et al.* Assessment of genetic variation in *Avena sterilis* using morphological traits, isozymes and RFLPs. *Crop Science*, Madison, v. 33, p. 1386-1393, 1993.
- BOTSTEIN, D., WHITE, R.L., SKOLNICK, M., *et al.* Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. *American Journal of Human Genetics*, Chicago, v. 32, p. 314-331, 1980.
- BURR, B., BURR, F.A., MATZ, E.C. Maize molecular map (*Zea mays* L.) $2n = 20$. In: O'BRIEN, S.J. *Genetic Maps*. New York: Cold Spring Harbor, 1993. p. 190-196.
- COE, E.H., NEUFFER, M.G. Gene loci and linkage map of corn (maize) (*Zea mays* L.) ($2n = 20$). O'BRIEN, S.J. *Genetic Maps*. New York: Cold Spring Harbor, 1993. p. 157-156.
- DE la HOZ, P.S., FOMINAYA, A. Studies of isozymes in oat species. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, v. 77, p. 735-741, 1989.
- DOERGE, R.W., CHURCILLI, G.A. Issues in genetic mapping of quantitative trait loci. In: *Symposium analysis of molecular data, Joint Plant Breeding Symposia Series, American Society for Horticultural Science, Crop Science Society of America*, Corvallis: OR., 1994. p. 27-32.
- FALCONER, D.S. *Introduction to quantitative genetics*. 3 ed. Harlow (UK): Longman Scientific e Technical, 1960. 123p.
- FRANCO, F.A., CARVALHO, F.I.F. Progresso genético no rendimento do trigo e sua associação com diferentes caracteres sob variações ambientais. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, v. 22, p. 311-321, 1987.
- GRANER, A., LUDWIG, W.F., MELCHINGER, A. E. Relationships among European barley germplasm: II. Comparison of RFLP and pedigree data. *Crop Science*, Madison, v. 34, p. 1199-1205, 1994.

- HALDANE, J.B.S. The combination of linkage values, and the calculation of distances between the loci of linked factors. *Journal of Genetics*, Bangalore, v. 8, p. 299-309, 1919.
- HALLAUER, A.R., MIRANDA, J.B. **Quantitative genetics in maize breeding**. 2 ed. Ames: Iowa State University, 1988. 468 p.
- HART, G.E., GALE, M.D., McINTOSH, R.A. Linkage maps of *Triticum aestivum* (hexaploid wheat, $2n = 42$, genomes A, B, and D) and *T. Tauschii* ($2n = 14$, genome D). In: O'BRIEN, S.J. **Genetic Maps**. New York: Cold Spring Harbor, 1993. p. 204-206.
- HAYES, P.M., BLAKE, T., CHEN, T.H.H., *et al.* Quantitative trait loci on barley (*Hordeum vulgare* L.) chromosome 7 associated with components of winterhardness. *Genome*, Ottawa, v. 36, p. 66-71, 1993.
- HENN, G., NEITZ, A.W.H., LOUW, A.I. Identification of tomato cultivars (*Lycopersicon esculentum*) by polyacrylamide isoelectric focusing. *Euphytica*, Wageningen, v. 62, p. 77-82, 1992.
- HEUN, M., KENNEDY, A.E., ANDERSON, J.A., *et al.* Construction of a restriction fragment length polymorphism map for barley (*Hordeum vulgare*). *Genome*, Ottawa, v. 34, p. 437-447, 1991.
- JAASKA, V. Eletrophoretic survey of seedling esterases in wheats in relation to their phylogeny. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 56, p. 273-284, 1980.
- KNAPP, S.J. Using molecular markers to map multiple quantitative trait loci: models for backcross, recombinant inbred, and double haploid progeny. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 81, p. 333-338, 1991.
- KNOTT, S.A., HALEY, C.S. Aspects of maximum likelihood methods for the mapping of quantitative trait loci in line crosses. *Genetical Research*, Cambridge, v. 60, p. 139-159, 1992.
- LANDER, E.S., BOTSTEIN, D. Mapping mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. *Genetics*, Chapel Hill, v. 121, p. 185-199, 1989.
- LANDER, E.S., GREEN, P., ABRAHAMSON, J., *et al.* MAPMAKER: an interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations. *Genomics*, Orlando, v. 1, p. 174-181, 1987.
- MANSUR, L.M., LARK, K.G., KROSS, H., *et al.* Interval mapping of quantitative trait loci for reproductive, morphological, and seed traits of soybean (*Glycine max* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 86, p. 907-913, 1993.
- MARTIN, J.M., TALBERT, L.E., LANNING, S.P., *et al.* Hybrid performance in wheat as related to parental diversity. *Crop Science*, Madison, v. 35, p. 104-108, 1995.
- McCOUCH, S.R., KOCHERT, G., YU, Z.H., *et al.* Molecular mapping of rice chromosomes. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 76, p. 815-829, 1988.
- McNEAL, F.H., QUALSET, C.O., BALDRIGDE, D. E., *et al.* Selection for yield and yield components in wheat. *Crop Science*, Madison, v. 18, p. 795-799, 1978.
- MELCHINGER, A.E., GRANER, A., MAHENDRA, S., *et al.* Relationships among European barley germplasm: I. Genetic diversity among winter and spring cultivars revealed by RFLPs. *Crop Science*, Madison, v. 34, p. 1191-1199, 1994.
- MELCHINGER, A.E., LEE, M., LAMKEY, K.R., *et al.* Genetic diversity for restriction fragment length polymorphisms: relation to estimated genetic effects in maize inbreds. *Crop Science*, Madison, v. 30, p. 1033-1040, 1990.
- MESSMER, M.M., MELCHINGER, A.E., HERMANN, R. G., *et al.* Relationships among early european maize inbreds: I. Comparison of pedigree and RFLP data. *Crop Science*, Madison, v. 33, p. 944-950, 1993.
- NELSON, J.C. **Molecular mapping in bread wheat**. Ithaca, New York. 115 p. Tese (Doutorado), Cornell University, 1994.
- NELSON, J.C., SORRELLS, M.E., VAN DEYNZE, A.E., *et al.* Molecular mapping of wheat. Major genes and rearrangements in homoeologous groups 4, 5, and 7., *Genome*, 1995a. (no prelo) .
- NELSON, J.C., VAN DEYNZE, A.E., AUTRIQUE, E., *et al.* Molecular mapping of wheat. Homoeologous group 2. *Genome*, Ottawa, v. 38, p. 516-524, 1995b.
- NELSON, J.C., VAN DEYNZE, A.E., LU, Y.H., *et al.* Molecular mapping of wheat. Homoeologous group 3. *Genome*, Ottawa, v. 38, p. 525-533, 1995c.
- NODARI, R.O. **Biologia molecular e produção vegetal**. - Manual do curso. Florianópolis: Universidade Federal de Santa Catarina, 1993. Marcadores moleculares no melhoramento de plantas: potencial e perspectivas: n p.
- O'DONOUGHUE, L.S., KIANIAN, S.F., RAYAPATI, P.J., *et al.* A molecular linkage map of cultivated oat. *Genome*, Ottawa, v. 38, 1995.(no prelo)
- O'DONOUGHUE, L.S., SOUZA, E., TANKSLEY, S. D., *et al.* Relationships among North American oat cultivars based on restriction fragment length polymorphisms. *Crop Science*, Madison, v. 34, p. 1251-1258, 1994.
- O'DONOUGHUE, L.S., WANG, Z., RODER, M., *et al.* An RFLP-based map of oats based on a cross between two diploid taxa *Avena atlantica* X *Avena hirtula*. *Genome*, Ottawa, v. 35, p. 765-771, 1992.
- PATERSON, A.H., DAMON, S., HEWITT, J., *et al.* Mendelian factors underlying quantitative traits in tomato: comparison across species, generations, and environments. *Genetics*, Chapel Hill, v. 127, p. 181-197, 1991a.
- PATERSON, A. H., LANDER, E.S., HEWITT, J.D., *et al.* Resolution of quantitative traits into mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms. *Nature*, London, v. 335, p. 721-726, 1988.
- PATERSON, A.H., TANKSLEY, S.D.; SORRELLS, M.E. DNA markers in plant improvement. **Advances in Agronomy**, San Diego, v. 46, p. 39-90, 1991b.

- SABELLI, P.A., LAFIANDRA, D., SHEWRY, P.R. Restriction fragment analysis of 'null' forms at the Gli-1 loci of bread and durum wheats. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, v. 83, p. 428-434, 1992.
- SHOEMAKER, R.C., GUFFY, R.D., LORENZEN, L. L. *et al.* Molecular genetic mapping of soybean: Map utilization. *Crop Science*, Madison, v. 32, p. 1091-1098, 1992.
- SIRIPOONWIWAT, W., O'DONOUGHUE, L.S., WESENBERG, D., *et al.* Chromosomal regions associated with quantitative trait in oat. *Journal of Quantitative Trait Loci*, v. 2, artigo 3, <http://probe.nalusda.gov:8000/otherdocs/jqtl>, 1996.
- SMITH, J.S.C., SMITH, O.S. Associations among inbred lines of maize using electrophoretic, chromatographic, and pedigree data. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, v. 76, p. 39-44, 1988.
- SMITH, O.S., SMITH, J.S.C., BOWEN, S.L., *et al.* Similarities among a group of elite maize inbreds as measured by pedigree, F1 grain yield, heterosis, and RFLPs. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, v. 80, p. 833-840, 1990.
- SORRELLS, M.E. Development and application of RFLPs in polyploids. *Crop Science*, Madison, v. 32, p. 1086-1091, 1992.
- SORRELLS, M.E., NACHIT, M.M., BARBOSA NETO, J.F., *et al.* Relationships among 81 Durum genotypes based on RFLPs, gliadins, parentage, and quality traits. In: SEMINAR ON DURUM WHEAT QUALITY IN THE MEDITERRANEAN REGION, 1993. *Anais... C.I.H.E.A.M./I. C.A.R.D.A./C.I.M.M.Y.T. Zaragoza, Espanha, 17-19 November, 1993.* p. 20
- SOUZA, E., SORRELLS, M.E. Pedigree analysis of North American oat cultivars released from 1951 to 1985. *Crop Science*, Madison, v. 29, p. 595-601, 1989.
- SOUZA, E., SORRELLS, M.E. Relationship among 70 North American oat germplasms: I. Cluster analysis using quantitative characters. *Crop Science*, Madison, v. 31, p. 599-605, 1991a.
- SOUZA, E., SORRELLS, M.E. Relationship among 70 North American oat germplasms: II. Cluster analysis using qualitative characters. *Crop Science*, Madison, v. 31, p. 605-612, 1991b.
- STUBER, C.W., LINCOLN, S.E., WOLFF, D.W., *et al.* Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers. *Genetics*, Chapel Hill, v. 132, p. 823-839, 1992.
- TANKSLEY, S.D., GANAL, M.W., PRINCE, J.P., *et al.* High density molecular linkage maps of the tomato and potato genomes. *Genetics*, Chapel Hill, v. 132, p. 1141-1160, 1992.
- TANKSLEY, S.D., MEDINA-FILHO, H., RICK, C. M. Use of naturally-occurring enzyme variation to detect and map genes controlling quantitative traits in an inter specific backcross of tomato. *Heredity*, Essex, v. 49, p. 11-25, 1982.
- TANKSLEY, S.D., YOUNG, N.D., PATERSON, A. H., *et al.* RFLP mapping in plant breeding: new tools for an old science. *Biotechnology*, New York, v. 7, p. 257-264, 1989.
- TANKSLEY, S.D., NELSON, J.C. Advanced backcross QTL analysis: a method for the simultaneous discovery and transfer of valuable QTLs from unadapted germplasm into elite breeding lines. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, v. 92, p. 191-203, 1996.
- VAN OOSTEROM, E.J., CECCARELLI, S. Indirect selection for grain yield of barley in harsh mediterranean environments. *Crop Science*, Madison, v. 33, p. 1127-1131, 1993.
- WATSON, J.D., HOPKINS, N.H., ROBERTS, J.W., *et al.* *Molecular biology of the gene*. 4 ed. Menlo Park: The Benjamin/Cummings Publishing Company, 1987. 744 p.
- WEEDEN, N.F., TIMMERMAN, G.M., LU, J. Identifying and mapping genes of economic significance. *Euphytica*, Wageningen, v. 73, p. 191-198, 1994.
- WILLIAMS, J.G.K. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Research*, Oxford, v. 18, p. 6531-6535, 1990.
- YOUNG, N.D., ZAMIR, D., GANAL, M.W., *et al.* Use of isogenic lines and simultaneous probing to identify DNA markers tightly linked to the Tm-2a gene in tomato. *Genetics*, Chapel Hill, v. 120, p. 579-585, 1988.
- ZHONG-HU, H. An investigation of the relationship between the F₁ potential and the measures of genetic distance among wheat lines. *Euphytica*, Wageningen, v. 58, p. 165-170, 1991.