

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
Instituto de Ciências Agrárias
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM PRODUÇÃO
VEGETAL

Sabrina Maiháve Barbosa Ramos

HERANÇA GENÉTICA E SELEÇÃO EM PROGÊNIES DE
ROSA-DO-DEERTO

Montes Claros
2024

Sabrina Maiháve Barbosa Ramos

**HERANÇA GENÉTICA E SELEÇÃO EM PROGÊNIES DE
ROSA-DO-DEERTO**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Produção Vegetal.

Orientadora: Profa. Dra. Silvia Nietsche

Montes Claros
Dezembro de 2024

Ramos, Sabrina Maiháve Barbosa.

R175h
2025 Herança genética e seleção em progênies de Rosa-do-Deserto [manuscrito] /
Sabrina Maiháve Barbosa Ramos. Montes Claros, 2024.
96 f. : il.

Tese (doutorado) - Área de concentração em Produção Vegetal. Universidade
Federal de Minas Gerais / Instituto de Ciências Agrárias.

Orientador(a): Silvia Nietzsche.

Banca examinadora: Samy Pimenta, Elka Fabiana Aparecida Almeida, Bruno R.
Rodrigues, Bruna Bessel Almeida Porto Nogueira, Silvia Nietzsche.

Inclui referências: f. 38-49; 84-96.

1. Antocianina – Teses. 2. Plantas ornamentais – Teses. 3. Plantas – Melhoramento
genético – Teses. I. Nietzsche, Silvia. II. Universidade Federal de Minas Gerais.
Instituto de Ciências Agrárias. III. Título.

CDU: 58


ATA DE DEFESA DE TESE

Aos 17 dias do mês de dezembro de 2024 às 14:00 horas, sob a Presidência da Professora Sílvia Nietzsche, D. Sc. (Orientadora - UFMG/ICA) e com a participação dos Professores Samy Pimenta, D. Sc. (Unimontes), Elka Fabiana Aparecida Almeida, D. Sc. (UFMG/ICA), Bruno R. Rodrigues, D. Sc. (Unimontes) e a Pós-Doutoranda Bruna Bésel Almeida Porto Nogueira, D. Sc. (UFMG/ICA), reuniu-se, por videoconferência, a Banca de tese de **Sabrina Maiháve Barbosa Ramos**, aluna do Curso de Doutorado em Produção Vegetal. O resultado da defesa de tese intitulada: **“Herança Genética e Seleção em Progênies de Rosa-do-Deserto”**, sendo a aluna considerada (aprovada/reprovada) **APROVADA**. E, para constar, eu, Professora Sílvia Nietzsche, Presidente da Banca, lavrei a presente ata que depois de lida e aprovada, será assinada por mim e pelos demais membros da Banca examinadora.


OBS.: A aluna somente receberá o título após cumprir as exigências do **ARTIGO 65** do regulamento do Curso de Doutorado em Produção Vegetal, conforme apresentado a seguir:

Art. 65 Para dar andamento ao processo de efetivação do grau obtido, o candidato deverá, após a aprovação de sua Dissertação ou Tese e da realização das modificações propostas pela banca examinadora, se houver, encaminhar à secretaria do Colegiado do Programa, com a anuência do orientador, 1 (um) exemplar impresso e 1 (um) exemplar eletrônico da dissertação ou tese, no prazo de 60 (sessenta) dias.


Montes Claros, 17 de dezembro de 2024.

Documento assinado digitalmente
 **SAMY PIMENTA**
 Data: 17/12/2024 18:19:17-0300
 Verifique em <https://validar.iti.gov.br>


Samy Pimenta
 Membro

Documento assinado digitalmente
 **ELKA FABIANA APARECIDA ALMEIDA**
 Data: 18/12/2024 10:42:21-0300
 Verifique em <https://validar.iti.gov.br>


Elka F. A. Almeida
 Membro

Documento assinado digitalmente
 **BRUNO RAFAEL ALVES RODRIGUES**
 Data: 17/12/2024 19:14:44-0300
 Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Bruno R.A. Rodrigues
 Membro

Documento assinado digitalmente
 **BRUNA BESSEL ALMEIDA PORTO NOGUEIRA**
 Data: 20/12/2024 17:40:23-0300
 Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Bruna B. A. P. Nogueira
 Membro

Documento assinado digitalmente
 **SILVIA NIETSCHE**
 Data: 20/12/2024 17:47:47-0300
 Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Sílvia Nietzsche
 Orientadora

Dedico a Deus pelo dom da vida e pela concessão da força e perseverança necessária para realização do trabalho. Ao meu pai Paulo Roberto (*in memoriam*), minha mãe Terezinha, minha irmã Larissa e ao meu companheiro César pelo amor apoio e incentivo em todas as etapas em minha vida.

AGRADECIMENTO

Agradeço, primeiramente, a Deus, que me guiou em todos os momentos da minha vida, e por ter me concedido a graça de realizar sonhos e ir além deles.

Às minhas queridas mãe e irmã e ao meu pai (*in memoriam*), que sempre foram fonte de apoio, incentivo e amor em todos os momentos.

Ao meu companheiro César que, com sua paciência, carinho e apoio, foi fundamental para esta conquista, além de ser uma fonte constante de inspiração.

Agradeço à querida orientadora Professora Dra. Silvia Nietsche pela oportunidade de desenvolver o trabalho, orientação, ensinamentos, paciência e incentivo em todas as etapas.

A toda minha família que sempre me apoiou desde o início dessa caminhada, pelo apoio e compreensão da ausência na busca da realização de mais um sonho.

À minha querida amiga Monielly por todo carinho e companheirismo que foram fundamentais para me manter motivada durante todo esse percurso.

Aos colaboradores Lailton, Lucas e Vitória e Ingrid pelo indispensável auxílio no manejo das plantas e pela agradável companhia no dia a dia das atividades.

Ao Laboratório de Biotecnologia do ICA-UFMG e ao Viveiro ICA UFMG pela estrutura cedida para realização do trabalho.

À Universidade Federal de Minas Gerais/Instituto de Ciências Agrárias, e a todos os professores que contribuíram para minha formação acadêmica e pessoal.

À instituição de fomento CAPES, pelo auxílio financeiro.

A todos, minha gratidão.

*“Não é a mais forte das espécies que sobrevive,
tampouco a mais inteligente. É aquela que se adapta
melhor à mudança.”*
— Charles Darwin

HERANÇA GENÉTICA E SELEÇÃO EM PROGÊNIES DE ROSA-DO-DESRTO

RESUMO

O mercado de plantas ornamentais prospera na novidade e para atender às demandas, melhoristas buscam novas cultivares com atributos florais de cor e forma que incrementem o valor ornamental. *Adenium obesum*, popularmente conhecida como rosa-do-deserto é uma planta de destaque no cenário florícola recente. Entender o mecanismo genético de desenvolvimento de caracteres morfológicos pode contribuir para a triagem dos pais e seleção de descendentes em futuros programas de melhoramento. No intuito de compreender a regulação genética da cor e disposição petalar para o desenvolvimento de novas cultivares, objetivou-se no presente trabalho realizar os estudos de herança genética da cor e disposição petalar em famílias de irmãos-completos em rosa-do-deserto e selecionar genótipos-ideótipos. Procedeu-se a polinização manual controlada entre três genitores com distintos atributos florais que constituíram as populações segregantes usadas para estudo de herança e avaliação de características morfo-ornamentais. As progênies experimentais (F₁ e F₂) constituíram as famílias de *A. obesum*, a saber: RB (corola roxa e simples ♀ x corola branca e composta ♂), e o cruzamento recíproco denominado BR; BRo (corola branca e composta ♀ x corola rosa e simples ♂), e o cruzamento recíproco denominado RoB. Aplicou-se o teste do qui-quadrado (χ^2) para análise da segregação das características de cor e disposição petalar. Avaliou-se a distribuição de frequência das progênies F₁ em classes fenotípicas das características morfo-ornamentais. A presença de antocianinas demonstrou-se dominante em todos os cruzamentos e a epistasia duplo dominante foi associada à herança desse caráter. Os resultados indicaram natureza digênica e interações epistáticas no controle da cor e disposição petalar. As hipóteses de epistasia dominante (RB, BRo e RoB) e dominante por recessiva (BR) não foram rejeitadas e parecem explicar a razão de segregação fenotípica nessas progênies. As hipóteses de epistasia dominante por recessivo (RB F₂) e epistasia duplo recessivo (BR, BRo e RoB) explicaram os fenótipos de disposição petalar nas progênies do presente estudo. A diferença entre os tipos de epistasia em cada progênie foi

atribuída à magnitude dos efeitos genéticos e a composição genotípica dos genitores. Por meio das análises de distribuição, bem como dissimilaridade genética foi possível identificar e designar genótipos candidatos para dar continuidade ao programa de melhoramento.

Palavras-chave: *Adenium obesum*; melhoramento de ornamentais; antocianina; caráter multipetalar; epistasia.

GENETIC INHERITANCE AND SELECTION IN DESERT ROSE PROGENIES

ABSTRACT

The ornamental plant market thrives on novelty and, to meet demand, breeders seek new cultivars with floral attributes of color and shape that increase ornamental value. *Adenium obesum*, popularly known as desert rose, is a prominent plant in the recent floricultural scene. Understanding the genetic mechanism of development of morphological characters can contribute to screening parents and selection of descendants in future breeding programs. In order to understand the genetic bases for the development of new cultivars, the objective of this study was to conduct studies of genetic inheritance of color and petal arrangement in full-sib families in desert rose and select superior genotypes. Controlled manual pollination was performed between three parents with distinct floral attributes that constituted the segregating populations used for inheritance studies and evaluation of morpho-ornamental characteristics. The experimental progenies (F1 and F2) constituted the families of *A. obesum*, namely: RB (purple and simple corolla ♀ x white and compound corolla ♂), BR (white and compound corolla ♀ x purple and simple corolla ♂), BRo (white and compound corolla ♀ x pink and simple corolla ♂) and RoB (pink and simple corolla ♀ x white and compound corolla ♂). The chi-square test (χ^2) was applied to analyze the segregation of color and petal arrangement traits. The frequency distribution of the F1 progenies in phenotypic classes of morpho-ornamental traits was evaluated. The presence of anthocyanins was dominant in all crosses and double dominant epistasis was associated with the inheritance of this trait. The results indicated a digenic nature and epistatic interactions in the control of color and petal arrangement. The hypotheses of dominant (RB, BRo and RoB) and dominant by recessive (BR) epistasis were not rejected and appear to explain the reason for phenotypic segregation in these progenies. The hypotheses of dominant by recessive epistasis (RB F2) and double recessive epistasis (BR, BRo and RoB) explained the petal arrangement phenotypes in the progenies of the present study. The difference between the types of epistasis in each progeny was attributed to the magnitude of the genetic effects and the genotypic composition of the parents. Through the analysis of distribution, as well as genetic dissimilarity, it was possible to identify and designate candidate genotypes to continue the breeding program.

Keywords: *Adenium obesum*; ornamental breeding; anthocyanin; multipetalal character; epistasis.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	13
2 OBJETIVOS	16
2.2 Objetivos Específicos	16
3 REVISÃO DE LITERATURA	17
3.1 O mercado de flores e plantas ornamentais	17
3.2 Aspectos botânicos da rosa-do-deserto e importância dos descritores morfológicos	19
3.3 Desenvolvimento dos pigmentos em flores	24
3.4 Regulação genética da cor da flor e disposição petalar em plantas ornamentais..	28
3.5 Estudo da herança na determinação das relações entre os alelos e/ou genes e seleção de genitores	35
3.6 Referências	38
4 ARTIGO.....	50
1 INTRODUÇÃO	51
2 MATERIAL E MÉTODOS	52
2.1 Estudo de herança: Localização experimental, genitores e condições de cultivo	52
2.1 Obtenção das populações segregantes.....	53
3 Avaliação fenotípica da cor, presença/ausência de pigmentos e disposição petalar	54
3.1 Estudo de características qualitativas e quantitativas morfo-ornamentais em progênies F₁	55
3.2 Descrição de Genótipos-ideótipos	56
4 RESULTADOS	57
4.1 Herança da presença/ausência de antocianina nas flores.....	57
4.2 Herança da cor da flor em <i>A. obesum</i>	58
4.3 Herança da disposição petalar	63
4.4 Estudo de características qualitativas e quantitativas morfo-ornamentais em progênies F₁	64
4.4.1 Longevidade floral	64
4.4.2 Comprimento do tubo floral	66

4.3 Diâmetro da corola	67
4.4 Formato do lóbulo da corola.....	68
4.5 Variegação da corola.....	69
4.6 Agrupamento hierárquico de características morfo-ornamentais	71
4.7 Seleção em progênies e Indicação de Genótipos-ideótipos.....	73
5 DISCUSSÃO	73
5.1 Herança da presença/ausência de antocianinas e cor das pétalas em <i>A. obesum</i> . 73	
5.6 Herança da disposição petalar das flores de <i>A. obesum</i>	77
5.7 Estudo de características qualitativas e quantitativas morfo-ornamentais em progênies F ₁	80
5.8 Agrupamento hierárquico de características morfo-ornamentais e seleção genótipos-ideótipos.....	83
6 CONCLUSÕES	84
REFERÊNCIAS	84

1 INTRODUÇÃO

O melhoramento de plantas ornamentais emergiu como uma atividade econômica importante ao longo do último século, embora a beleza e peculiaridade das plantas já chamassem atenção das civilizações primitivas. Mas, foi nos séculos XVII e XVIII que os Europeus começaram a coletar acessos de plantas com relevância ornamental. O desenvolvimento da atividade hoje denominada floricultura, que se iniciou com a seleção e coleta de materiais vegetais mutantes, foi revolucionado pelas possibilidades do melhoramento de plantas com as descobertas de Mendel. Isso transformou a atividade em um empreendimento comercial, resultando no surgimento de empresas especializadas e em uma ampla diversidade de produtos disponíveis no mercado (HUYLENBROECK; BHATTARAI, 2022).

O setor ornamental é marcado pela introdução de espécies vegetais com características inovadoras (DE, 2017) fator preponderante para um mercado exigente em novidades (NOMAN *et al.*, 2017; SINGH *et al.*, 2019). Para atender a estas demandas, produtores e melhoristas buscam novas cultivares com atributos florais de cor, forma e longevidade, bem como hábito de crescimento mais atrativos (PARTAP *et al.*, 2023; DE, 2017). Além da apreciação estética visual e sensorial, as novas cultivares devem oferecer resistência às pragas e doenças bem como a tolerância à estresses abióticos, resistindo à uma ampla gama de condições ambientais (HUYLENBROECK, BHATTARAI; 2022).

Neste cenário, *Adenium obesum*, popularmente conhecida como rosa-do-deserto, destaca-se por apresentar, além das características estéticas atrativas, resistência ao estresse hídrico, facilidade de manutenção e elevada variabilidade de formas e cores florais. Em função disso, o cultivo e comercialização da rosa-do-deserto difundiram-se nos últimos anos no Brasil (NIETSCHE; ALMEIDA; MENDES, 2021). A sua elevada diversidade fenotípica (RAMOS *et al.*, 2022) desperta o interesse de colecionadores e produtores que estão sempre motivados na busca por novidades. Por isso a espécie ganhou popularidade e notoriedade mundialmente, incorporando alto valor econômico e ornamental (OROZCO; GONZALEZ, 2021).

Mesmo tratando-se de uma espécie notória para o setor, sua cadeia produtiva ainda carece de informações técnicas e profissionalização. Para obtenção de plantas com novos atributos florais, a hibridação artificial é a ferramenta mais utilizada, combinando características agrônômicas e paisagísticas em novos híbridos. Os

materiais que apresentem características desejáveis são clonados e comercializados. A produção e a comercialização de sementes desses novos materiais tornam-se inviável, uma vez que não são seguidas todas as etapas para o desenvolvimento de novas cultivares e os requisitos de homogeneidade, distinguibilidade e estabilidade não são atingidos (NIETSCHE; ALMEIDA; MENDES, 2021).

Dentre os principais objetivos dos programas de melhoramento da espécie, a cor e formato das flores bem como arranjo floral multipetalar merecem destaque (NIETSCHE; ALMEIDA; MENDES, 2021) uma vez que essas características são em grande parte razão pela apreciação do valor estético. No caso da rosa-do-deserto, a concentração de antocianinas é um fator decisivo na coloração pigmentar de *A. obesum* (TATSUZAWAA *et al.*, 2021). Contudo, não há informações sobre o controle genético dessas características, o que impede avanços na produção de novos padrões florais.

Estudos sobre a herança da coloração da corola em plantas ornamentais têm sido realizados há décadas. Em roseiras, o controle genético das características florais revela herança monogênica, como cor da flor, sendo a coloração rosa determinada pelo efeito alélico de codominância (SHUPERT; BYRNE, 2007). Em outra espécie ornamental, a *Pelargonium zonais*, a herança da cor vermelha da flor em é controlada pela interação de dois genes complementares (TILNEY-BASSETT *et al.*, 1995). A literatura ainda sugere que a coloração das flores pode ser determinada por apenas um par de genes, com dominância parcial da corola violeta sobre flores de cor branca em *Catharanthus roseus* (RAVIKUMAR; DHATT, 2024); nove genes em *Petunia hybrida* (PARIS; HANEY, 1958) e três genes em azaleia (KEYSER *et al.*, 2013). Para a rosa-do-deserto pouco se sabe sobre a herança da coloração petalar. Tangwisit *et al.* (2015) realizou hibridação entre plantas com corola com ausência de pigmentação (corola branca) com uma planta de corola rosa e concluiu que a herança da ausência de pigmentação (corola de pigmentação branca) parece ser monogênica recessiva e a corola de pigmentação rosa apresentou-se com interação alélica do tipo dominância completa.

Nos estudos sobre disposições petalares, variações significativas em relação ao número de genes e interações gênicas também têm sido relatadas em diversos estudos. Há pesquisas que indicam que o número médio de pétalas é uma característica quantitativa com uma forte base genética como relatado em *C. hirsuta*

(PIEPER; MONNIAUX; HAY, 2015). Em crisântemos, a forma da flor e o número de flores produzidas são herdados por mecanismos poligênicos (YUAN *et al.*, 2020). Já em hortênsia, o fenótipo duplo é uma característica recessiva controlada por um gene principal (SUYAMA *et al.*, 2015). Em roseiras um único gene é responsável pela distinção entre rosas de flor única (com menos de 10 pétalas) e rosas de flor dupla (com 10 ou mais pétalas), com a característica de flor dupla sendo dominante sobre a característica de flor única (ROMAN *et al.*, 2015; KILIÇ *et al.*, 2024).

No intuito de compreender a regulação genética de caracteres de alto valor morfo-ornamental para o desenvolvimento de novas cultivares, objetivou-se no presente trabalho realizar os estudos de herança genética da cor e disposição petalar em famílias de irmãos-completos e selecionar genótipos-ideótipos em rosa-do-deserto.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral

Objetivou-se com o presente trabalho determinar a herança para os caracteres de cor da flor e disposição petalar em famílias de irmãos-completos e selecionar genótipos-ideótipos em rosa-do-deserto.

2.2 Objetivos Específicos

- Avaliar caracteres quantitativos e qualitativos de alto valor ornamental em progênies de irmãos-completos;
- Selecionar genótipos-ideótipos em rosa-do-deserto.

3 REVISÃO DE LITERATURA

3.1 O mercado de flores e plantas ornamentais

Dinâmico e inovador, o setor da floricultura tem ganhado cada vez mais profissionalização e vigor comercial, com crescimento constante na produção e faturamento. Em 2017 foi responsável por 0,53% do produto interno bruto (PIB) do agronegócio brasileiro (IBRAFLO, 2022). A produção da floricultura brasileira representa 8% da produção mundial, com alto potencial de crescimento (IBRAFLO, 2024).

No Brasil, a atividade teve início com os imigrantes holandeses e japoneses em 1950 no estado de São Paulo, sendo também pelo trabalho de alemães e poloneses em Santa Catarina e Rio Grande do Sul (NEVES *et al.*, 2015). Em 2022, a cadeia brasileira de flores e plantas ornamentais gerou PIB de R\$ 18,36 bilhões e 266,8 mil empregos. O PIB da cadeia cresceu expressivos 83,43% entre 2017 e 2022 (CEPEA; IBRAFLO, 2023).

As plantas vivas e as flores de corte foram responsáveis por 86% de todas as exportações, enquanto as folhagens, gramíneas, bulbos e tubérculos tiveram menor representatividade no total, em torno de 20%. Nesse período, o maior crescimento foi da categoria de mudas de plantas ornamentais e plantas vivas, com aumento de 162,7%, passando de US\$ 3,475 bilhões, para US\$ 9,131 bilhões. Entretanto, o domínio do mercado internacional ainda é das flores e botões cortados para buquês. Entre 1999 e 2013, o avanço foi de 144,7%. Essas evoluções gradativas do setor podem ser atribuídas às facilitações de logística adquiridas com o tempo. No Brasil, 97% da produção de flores e plantas ornamentais têm como principal destino o mercado interno. Em 2014, os valores das importações chegaram a R\$ 5,7 bilhões (NEVES *et al.*, 2015).

Ao longo dos últimos 30 anos, a floricultura tem desempenhado uma posição relevante no agronegócio nacional. Condições climáticas favoráveis, a variabilidade dos tipos de solo aliados à própria biodiversidade do país assegura a possibilidade de cultivos diversificados (ALVARENGA *et al.*, 2019). No Brasil, o consumo dos produtos da floricultura desenvolveu-se gradualmente. Associa-se esse incremento a fatores como o aumento de oportunidade emprego, o que melhora a renda, e um aumento geral no consumo (PAIVA *et al.*, 2020).

O setor agrega 8300 produtores, que cultivam mais 2500 espécies em mais de 15 mil ha. Por segmento dentro da cadeia 15% é representado pela floricultura, e por segmento de produção 58% das áreas são flores de vaso, seguidos por plantas ornamentais (24%) e 15% de flor de corte (IBRAFLOR, 2024).

A floricultura é uma importante engrenagem na economia brasileira que proporcionou 263.324 empregos em 2023 (IBRAFLOR, 2024). Em 2017 apresentou um faturamento de 7,3 bilhões de reais e um crescimento de 9%. Junqueira e Peetz (2017) também atribuíram essa expansão do mercado especialmente à situação socioeconômica positiva e o aumento do consumo. Já em 2018 o mercado movimentou um total de R \$ 7,9 bilhões, com incremento estimado de 8% para 10% em 2019 no Brasil (IBRAFLOR, 2019). Em 2022, o PIB total da cadeia foi de R\$ 18,36 bilhões (IBRAFLOR, 2024). Ainda de acordo com dados do Ibraflor (2024), o Sudeste é a principal região de produção e comercialização de flores no Brasil, abrigando 67,9% dos produtores (5637) e 57,1% dos pontos de venda (8.561). Reis *et al.* (2020) também citaram o protagonismo da região sudeste dentro do setor, destacando São Paulo e Minas Gerais, onde concentram grande parte da área de produção de flores e plantas ornamentais do país. De acordo com os autores, a atividade de flores e plantas ornamentais é considerada um dos segmentos mais lucrativos e tem atraído muitos investidores.

Em levantamento realizado por Reis *et al.* (2020), constatou-se que dentre as espécies cultivadas pelos produtores de flores e plantas ornamentais, atualmente, os cactos e suculentas ganharam destaque. Um grupo de consumidores têm adquirido o hábito e a preferência por plantas com facilidade de propagação e manutenção. Ainda de acordo com os autores, além das supracitadas, as orquídeas e a rosa-do-deserto são protagonistas, uma vez que consumidores e colecionadores acumulam inúmeros exemplares das mesmas. Nessa pesquisa, os autores ainda relataram que a maior dificuldade dos produtores desse setor é a falta de assistência técnica e informação para algumas espécies. Para os pesquisadores, há uma elevada diversidade de produtos, porém, não incluídos entre os mais importantes na balança comercial brasileira, e isso pode prejudicar o estímulo à realização de pesquisas. Entretanto, deve haver esforços para mudar esse cenário, começando com pesquisas, que cheguem até o produtor, introduzindo maior profissionalização à cadeia produtiva.

Nessa perspectiva, é importante destacar que os incrementos na produção e

comercialização de plantas ornamentais no Brasil é viabilizada por meio de pesquisas aplicadas nas áreas de genética, fisiologia e nutrição, que resultam em desenvolvimento de novas tecnologias e o aumento da produtividade por área (BOTELHO *et al.*, 2015).

3.2 Aspectos botânicos da rosa-do-deserto e importância dos descritores morfológicos

O setor da floricultura tem ganhado cada vez mais profissionalização e vigor comercial, com crescimento constante na produção e faturamento. Neste cenário, *Adenium obesum*, popularmente conhecida como rosa-do-deserto, destaca-se por apresentar resistência ao estresse hídrico, facilidade de manutenção e elevada variabilidade de formas e cores florais (NIETSCHKE; ALMEIDA; MENDES, 2021).

Em função dos aspectos de elevada adaptabilidade de *A. obesum* às condições climáticas de regiões semiáridas e alta aceitabilidade pelos consumidores, o cultivo e comercialização da rosa-do-deserto difundiram-se nos últimos anos no Brasil. A rosa-do-deserto tornou-se um caso de sucesso no comércio florícola no país, apresentando maior número de lojas virtuais com finalidade comercial de suas sementes e propágulos (NIETSCHKE; ALMEIDA; MENDES, 2021).

Adenium obesum (Forssk.) Roem. & Schult pertencente à família *Apocynaceae* é uma planta nativa da África e Arábia (PLAIZIER, 1980), apreciada e cultivada em várias partes do mundo devido à exuberância de suas flores e morfologia peculiar de seu caule dilatado, comumente chamado de caudex. Ademais, estudos realizados nas últimas décadas têm demonstrado potencial da planta como fonte de compostos bioativos, o que torna ainda mais importantes as iniciativas relacionadas à ampliação de conhecimento científico sobre ela. Em vista disso, a espécie ganhou popularidade e notoriedade mundialmente, incorporando alto valor econômico e ornamental (OROZCO; GONZALEZ, 2021).

A família *Apocynaceae* inclui mais de 4500 espécies e 400 gêneros, e apresenta ampla distribuição geográfica, especialmente em regiões tropicais e subtropicais (ENDRESS; LIEDE-SCHUMANN; MEVE, 2014; FISHBEIN *et al.*, 2018). A família *Apocynaceae* inclui árvores emergentes, lianas, trepadeiras, suculentas cactoides, epífitas mirmecófilas e ervas perenes, ocupando uma ampla variedade de habitats e nichos (FISHBEIN *et al.*, 2018). A família abriga plantas com diversas

utilidades como medicinal, frutífera, uso na construção civil, móveis de madeira ou produção de látex (JUDD *et al.*, 2009), e que tem proporcionado vantagens econômicas, como exemplo *Adenium*, que vem sendo utilizada como planta de flores envasadas na comercialização de plantas ornamentais (McBRIDE *et al.*, 2014). Conforme relatado por Souza; Lorenzi (2012), nessa família há outras representantes ornamentais, como a alamanda (*Allamanda* spp.), a flor de cera (*Hoya* spp.), o jasmim manga (*Plumeria rubra* L.) e a espirradeira (*Nerium oleander* L.), além das espécies *Mandevilla* spp., *Nerium* spp. e *Plumeria* spp. (COLOMBO *et al.*, 2015).

As espécies de *Adenium* apresentam distribuição predominantemente tropical pelas regiões norte, oeste, central, sudeste e sul da África subsaariana e região sul da península Arábica (PLAIZIER, 1980). *A. obesum* apresenta distribuição mais ampla, ocorrendo em uma faixa ao sul do Saara e na península Arábica (PLAIZIER, 1980; RZEPECKY, 2015). Em geral, essas plantas ocorrem em locais abertos, com disponibilidade de luminosidade e com elevadas temperaturas, habitando mais comumente áreas de savanas ou florestas abertas com solos arenosos ou rochosos, em baixas a médias altitudes (BESTER, 2007; DIMMITT, 1998; DIMMITT; HANSON, 1991; OYEN, 2006; PLAIZIER, 1980). Apesar da ocorrência natural ser restrita à África e península arábica, a espécie já se disseminou em várias partes do mundo onde são cultivadas e comercializadas como ornamentais (POSSOBOM, CANAVEZE, RAMOS, 2021).

A rosa-do-deserto é classificada como potencialmente perene e pode apresentar um período de floração prolongado quando cultivada sob condições ótimas de temperatura, luminosidade e disponibilidade hídrica (BESTER, 2007; DIMMITT; HANSON, 1991). Quando cultivadas a pleno sol, em temperaturas de aproximadamente 30°C e em solos bem drenados, já que não são tolerantes ao encharcamento (BESTER, 2007), as plantas podem florescer continuamente ao longo do ano todo, entretanto, a floração e o crescimento podem sofrer interrupção em temperaturas superiores a 38°C (DIMMITT; HANSON, 1991). Adicionalmente, em um estudo realizado por Ramos *et al.* (2022) na região do norte de Minas Gerais, plantas de *A. obesum* submetidas a 80% de sombreamento em casa de vegetação floresceram praticamente o ano todo, sendo observada floração mais expressiva no período seco, entre os meses de julho a setembro.

As plantas são arbustos ou pequenas árvores suculentas, variando de 0,2 m a

mais de 5 m de altura, com látex claro ou branco. Seus caules são lisos, com casca verde claro, verde acinzentado ou marrom, às vezes subterrâneos, e o tronco principal pode ser inchado na base, com até 1 m de diâmetro. Os sistemas subterrâneos podem ser rizomatosos ou tuberosos. Os ramos são glabros ou ligeiramente pubescentes no ápice. As folhas, simples e alternas ou espiraladas, são aglomeradas nas extremidades dos ramos, sésseis ou subsésseis. As lâminas, inteiras e variando de lineares a obovadas, são pubescentes a glabras, com ápice arredondado, apiculado, mucronado ou raramente emarginado (BESTER, 2007; DIMMITT; HANSON, 1991; OYEN, 2006; PLAIZIER, 1980).

Um aspecto marcante dessas plantas é o acúmulo de reservas na base do caule e como consequência engrossamento das raízes, formando o paquicaule ou caudex (COLOMBO *et al.*, 2018). Essa estrutura confere resistência à seca e contribui para o formato peculiar das plantas. Combinada com a beleza exuberante das flores, essa característica faz de *A. obesum* uma espécie de grande interesse na floricultura (OYEN, 2006c; PLAIZIER, 1980). Estudos sugerem diferenças morfológicas no caudex, sendo mais desenvolvido em plantas propagadas por sementes do que em plantas propagadas vegetativamente (COLOMBO *et al.*, 2015; COLOMBO *et al.*, 2018). Para Geethika; Fatmi (2022), embora comumente haja destaque para a exuberância das flores, a estrutura escultural formada pelo caudex, é também fator determinante para o valor ornamental da planta.

Quanto a morfologia floral as plantas, as primeiras descrições foram realizadas por Rowley (1980). De acordo com o autor, as flores têm durabilidade de dois a três dias, não apresentam aroma e possuem néctar na base do tubo floral. A ocorrência da liberação dos grãos de pólen em massa conduziu o autor a inferir que em condições naturais, a polinização cruzada é essencial para essa espécie, sendo mediada por algum tipo de visitante floral com longa probóscide, atraído pelos atributos visuais e recursos florais disponíveis. Para efetuar a polinização, o visitante introduz a probóscide em uma das cinco pequenas fendas formadas entre as anteras para que o pólen possa ser depositado sobre a superfície receptiva da cabeça do estilete, que corresponde à porção abaixo do colar basal. Por ocasião da retirada do aparato bucal do tubo floral, o mesmo entra em contato com a massa de pólen depositada sobre a porção apical da cabeça do estilete, assim possibilitando a transferência para outras flores.

Uma descrição detalhada sobre aspectos da morfologia e anatomia de todos os

verticilos florais, além de aspectos da morfometria floral pode ser encontrada em Ramos *et al.* (2022). No estudo, três acessos de rosa-do-deserto registraram variação no diâmetro da corola, de 4,7 a 6,6 cm, no diâmetro do tubo de 0,67 a 1,4 cm e comprimento do tubo, de 2,3 a 3,66 cm. Ainda de acordo com as autoras, o cálice, de prefloração quincuncial, é constituído por sépalas com epiderme unisseriada com tricomas unicelulares e estômatos (na face externa), mesofilo homogêneo e feixes vasculares. A corola, tipicamente infundibuliforme, pode apresentar diferentes disposições petalares, a saber: simples (cinco pétalas em um ciclo), duplo (dez pétalas em dois ciclos) ou triplo (quinze pétalas em três ciclos). A simetria dos lobos da corola varia de arredondado a triangular e o tubo floral, pubescente, apresenta-se totalmente amarelo esverdeado ou com coloração amarelo esverdeada na porção basal e avermelhada na porção superior. Internamente ao tubo floral linhas verticais evidenciadas por coloração mais intensa ou pela maior pilosidade, são denominadas guias de néctar (RAMOS *et al.*, 2022).

Na descrição anatômica das pétalas destaca-se ocorrência de epiderme unisseriada, mesofilo homogêneo com grandes espaços entre as células e cinco feixes vasculares dispersos. Os estames, aderidos às pétalas e livres entre si, são predominantemente férteis. Os apêndices filamentosos comumente apresentam coloração semelhante à corola. As anteras, com deiscência longitudinal, são bitecas, tetraesporangiadas e formadas por epiderme unisseriada, endotécio com até três camadas. Os numerosos grãos de pólen possuem formato arredondado e brilhante. O ovário posiciona-se com uma porção imersa no tecido do receptáculo e apresenta os numerosos óvulos anátropos e unitegumentados. O estilete é vascularizado por um ou dois feixes e a cabeça do estilete, subdivide-se em uma porção apical, uma porção mediana e um colar basal, sendo tais regiões diferenciadas pelas características das células epidérmicas, gradualmente mais longas e tricomáticas em direção ao ápice (RAMOS *et al.*, 2022).

As flores se organizam em inflorescências tirsoides no ápice dos ramos, são pentâmeras e levemente zigomorfas. As brácteas são obovadas a lineares, acuminadas, inteiras e pubescentes. O pedúnculo é curto ou ausente, enquanto os pedicelos são pubescentes. As sépalas, oblongas a ovadas, são unidas na base, inteiras e geralmente pubescentes nas duas faces. O tubo da corola é infundibuliforme e os lobos podem ser contorcidos, obovados, acuminados, inteiros e ondulados ou crispados. Os estames são inclusos ou excertos, inseridos no ápice da

porção mais estreita do tubo da corola; as anteras são triangulares, sagitadas na base e possuem longos apêndices filiformes, geralmente torcidos na extremidade (POSSOBOM; CANVE; RAMOS, 2021).

O pistilo é composto por dois carpelos com um estilete único, apresentando uma cabeça claviculada e porção apical bífida. Os frutos são dois folículos coesos na base, oblongos, afilados nas extremidades. As sementes são numerosas, oblongas, truncadas e possuem tufo de pelos branco-sujos ou castanhos claros nas extremidades (BESTER, 2007; BULANNGA, 2017; DIMMITT; HANSON, 1991; OYEN 2006 a, b, c, d; PLAIZIER, 1980).

Quanto à biologia reprodutiva, destaca-se a predominância da fecundação cruzada (NIETSCHE; ALMEIDA; MENDES, 2021), indícios de autoincompatibilidade, hercogamia e dioicia funcional (RAMOS *et al.*, 2022).

Informações sobre longevidade das flores são encontradas em Singh *et al.* (2019) onde relataram variação de 6 a 20 dias, bem como em Ramos *et al.* (2022) com 27 dias em plantas cultivadas de *A. obesum* pertencentes a diferentes genótipos. Para outra espécie do gênero, *A. swazicum*, há relato de duração das flores por quatro a cinco dias em ambiente natural (VAN DER WALT, 2015). Variação na morfologia, no peso, no comprimento do tubo floral e diâmetro do tubo floral e da corola foi registrada por Singh *et al.* (2019).

A planta exibe grande diversidade fenotípica floral (RAMOS *et al.*, 2021) o que desperta o interesse de colecionadores e produtores que estão sempre motivados na busca por novidades. As cores abundantes das flores observadas variam de branco a rosa, alaranjado, amarelo, vermelho, roxo até o azul, constituindo além das cores sólidas, em variegações, com zonas esbranquiçadas, amareladas ou avermelhadas, arroxeadas em diferentes intensidades, resultando em mais de 500 padrões de cores distintos. Quanto à disposição petalar, os padrões variam de simples a triplo (NIETSCHE; ALMEIDA; MENDES, 2021).

Mesmo tratando-se de uma espécie notória para o setor, sua cadeia produtiva ainda carece de informações técnicas e profissionalização. Portanto, é plausível supor que, a fim de atender às demandas do mercado, é indispensável um programa de melhoramento genético (PMG), que esteja relacionado com demandas dos consumidores e que tenha como objetivo melhorar plantas com valor comercial que também sejam competitivas com as disponíveis no mercado (BOTELHO *et al.*, 2015). Entretanto, para associar à espécie estratégias de melhoramento genético de

plantas, o conhecimento da variabilidade genética é essencial. Verificar a variabilidade genética para as características alvos de melhoria é primordial para potenciais trabalhos de melhoramento destas espécies, em especial, para *A. obesum* (POSSOBOM, CANAVEZE, RAMOS, 2021).

Como a amplitude da base genética é afetada pelos recursos genéticos existentes (NEITZKE *et al.*, 2010) a estimativa da diversidade genética é considerada premissa para o programa de melhoramento de uma espécie (ALVES, 2021). A partir disso, é razoável compreender a importância dos estudos de divergência genética na identificação de genótipos superiores e/ou progênies com características de interesse (CRUZ, REGAZZI, CARNEIRO, 2012; PESSOA *et al.*, 2019).

A caracterização morfológica dos genótipos é uma das formas de subsidiar um programa de melhoramento genético com finalidade de seleção (NEITZKE *et al.*, 2010). Nesse sentido, é comum avaliação de características relacionadas à arquitetura geral da planta (FORTUNATO *et al.*, 2019). Utilizar variáveis qualitativas e quantitativas para essa caracterização é uma ferramenta bastante usual permitindo distinção e seleção de genótipos. A análise multivariada é uma metodologia de análise de dados que permite estudar a dissimilaridade genotípicas e fenotípicas em diversas espécies vegetais (PESSOA *et al.*, 2019). Essa multiplicidade de abordagem na exploração de dados morfológicos pode facilitar a determinação de grupos de indivíduos com nitidez. Avaliar simultaneamente o efeito de características pode promover ganho genético (SILVA *et al.*, 2021).

3.3 Desenvolvimento dos pigmentos em flores

A cor e a morfologia floral são características que mais agregam valor estético às plantas ornamentais, por estimularem os sentidos humanos e evocarem sentimentos (PARTAP *et al.*, 2023; ZHAO; TAO, 2015). A variação dessas características é responsável, em grande parte, pela diversidade floral da natureza (CAVALLINI-SPEISSER; MOREL; MONNIAUX, 2021). A cor de cada verticilo floral pode ser diferente, pigmentada ou não, mas é a coloração petalar que mais atrai atenção (NARBONA *et al.*, 2021b).

Ao tratar da cor da flor é necessário ponderar fatores internos e externos que resultam no fenótipo, bem como sua importância ecológica e ornamental. A

coloração afeta diretamente o mérito ornamental por ser indicativo de qualidade e, portanto, de seu valor comercial, além da função de atração de polinizadores ou proteção de órgãos (ZHAO *et al.*, 2024; VAINIO *et al.*, 2023). Essa importante característica pode ser afetada por fatores fisiológicos, fitoquímicos e ultraestruturais (NABIPOUR SANJBOD *et al.*, 2023).

Embora haja uma ampla gama de cores, elas frequentemente ocorrem com exclusividade à algumas espécies, fomentando o desejo nos criadores de obter cores inovadoras (ZHAO; TAO, 2015). Os autores explicam que a cor é uma propriedade da luz, e o que é percebido aos olhos humanos é resultado da razão entre luz absorvida e luz refletida pelo tecido, dependente da estrutura interna ou superficial do tecido da pétala e aos tipos e quantidades de pigmentos presentes.

A pétala é uma estrutura laminar muito simples, em geral, composta por quatro camadas celulares, epiderme superior, tecido de paliçada, tecido esponjoso e epiderme inferior. O formato das células epidérmicas e o arranjo das células do mesofilo podem influenciar a aparência da pétala (WHITNEY *et al.*, 2009). O formato cônico pode provocar aumento na intensidade da coloração, da sua saturação, devido ao aumento de luz incidente nas células epiteliais, enquanto a maior presença de ar provoca aumento da refletância da luz incidente em tecidos esponjosos, causando um brilho distinto e até aspecto aveludado (CAVALLINI-SPEISSER; MOREL; MONNIAUX, 2021). O brilho intenso pode ser resultado de uma superfície petalar plana, composta por células epidérmicas lisas que refletem a luz incidente ou presença de células cônicas. Ademais, as condições celulares podem imprimir propriedades ópticas que alteram a coloração conforme estádios de desenvolvimento. Num sentido ecológico, podem permitir a criação de um sinal visual atraente e reconhecível para os polinizadores (WILTS *et al.*, 2018).

No entanto, essa explicação é válida para compreensão do desenvolvimento da coloração das pétalas de algumas espécies, mas em outras, a coloração é independente da organização e do formato das células epidérmicas, como relatado por Zhao *et al.* (2024) em sua pesquisa com a *Impatiens uliginosa*. Yan, Wang e Zhang (2017) não encontraram tal correlação em seu trabalho com a *Quisqualis indica*, mas destacaram a luz como um potencial fator na alteração da coloração das pétalas.

A intensidade e qualidade da luz atuam na expressão da cor (ZHAO; TAO, 2015). Vários fatores físicos, como temperatura, intensidade e qualidade da luz, teor

de água, nutrientes e minerais foram identificados como tendo uma grande influência no acúmulo de antocianina contéudo em pétalas de flores (MEKAPOGU *et al.*, 2020). Em muitas espécies a produção de antocianinas é dependente de luz (FARZAD *et al.*, 2003), caso da petúnia (KOES *et al.*, 1989), do *lisiantus* (GRIESBACH, 1992) e da hera (MURRAY *et al.*, 1994).

A cor das flores pode ser significativamente afetada pela temperatura, já que temperaturas elevadas tendem a regular negativamente a biossíntese de antocianina, um pigmento importante tratando-se desse caráter (ZHAO; TAO, 2015). A interação entre temperatura e regulação da coloração petalar foi elucidada por Zhou *et al.* (2021), Shi *et al.* (2022), bem como outros pesquisadores. Estes estudos apontam que o mecanismo de biossíntese de antocianina sofre bloqueio, relacionado a inibição de genes codificadores de enzimas fundamentais, em resposta ao estresse térmico. Mas os resultados indicam a presença de uma complexa rede reguladora molecular envolvendo o metabolismo das antocianinas.

Nas angiospermas onde as flores ficam azuis, as alterações no pH foram responsáveis pelas alterações na cor floral em apenas 1,2% dos gêneros (3/241) (WEISS, 1995). Ainda assim, atribui-se a mudança de coloração em *Phalaenopsis* (Xu *et al.*, 2022; LIANG *et al.*, 2020) e em flores de hortênsia (YOSHIDA *et al.*, 2003), à variação do pH, apresentando vermelho em condições ácidas e azul quando alcalino. Para as espécies ornamentais impatiens e gerânio a coloração roxa ocorre em pH vacuolar baixo (TANAKA *et al.*, 2010). A pesquisa realizada por Zhao *et al.* (2024) indicou que quanto mais profunda for a cor da flor, maiores os valores de pH vacuolar.

Apesar da importância dos fatores supracitados, o tipo e o conteúdo de pigmentos assumem maior relevância na coloração petalar (STEVENS *et al.*, 2023; NARBONA *et al.*, 2021b). Os pigmentos são metabólitos secundários que proporcionam coloração diversa, em flores e folhas, bem como outros tecidos em plantas (ZHAO; TAO, 2015).

Os pigmentos das flores coloridas têm sido objeto de estudo por mais de 150 anos, desde meados do século XIX. Carotenoides e flavonoides são os principais responsáveis por sua coloração (MEKAPOGU *et al.*, 2020). Esses pigmentos, a saber: clorofilas, carotenoides, flavonoides e betalainas, têm a capacidade de absorver comprimentos de onda específicos enquanto refletem os restantes, a depender da sua estrutura química (NARBONA *et al.*, 2021).

A cor verde presente em pétalas jovens e tecidos verdes está relacionada à clorofila contida nos cloroplastos, que absorvem nas regiões azul e vermelha do espectro, no entanto a presença de clorofila em flores é considerada rara (ZHENG *et al.*, 2022). Os carotenoides absorvem luz nos comprimentos de onda 400 a 550 nm, violeta a verde, originando as colorações amarelo, laranja e vermelha (XIAO *et al.*, 2022). Esses pigmentos estão contidos plastídios, localizados próximos às paredes periclinais internas das células epidérmicas (WILTS *et al.*, 2018). As betalaínas são absorvidas nas regiões azul ou verde, gerando colorações amarelas ou rosa, respectivamente, porém são bem restritas a algumas espécies (NARBONA *et al.*, 2021a).

Os flavonoides são os pigmentos mais críticos nas plantas, que exibem o mais amplo espectro de cores (XIAO *et al.*, 2022). A composição dos flavonoides pode variar muito entre pétalas de cores diferentes da mesma espécie (ZHAO; TAO, 2015). Com maior representatividade dentro dessa classe de metabólitos secundários têm a fenilalanina como intermediário da via biossintética. A enzima chalcona sintase converte uma substância chamada chalcona em naringenina, formando o primeiro composto do grupo dos flavonoides, seja espontaneamente ou sob controle da chalcona isomerase. Os flavonoides têm uma estrutura com dois anéis aromáticos conectados por uma ponte de três carbonos, sendo os anéis derivados de duas rotas biossintéticas diferentes. Comumente possuem um grupo hidroxila na posição 4' do anel B e a hidroxilação adicional nas posições 3' e/ou 5' resulta na formação dos três principais grupos de flavonoides: flavonas, flavonóis e antocianinas. Outros processos, como glicosilação, acilação e metilação, contribuem para a diversidade desses grupos (VAINIO *et al.*, 2023; TAIZ; ZEIGER, 2013).

Distribuídos em quase todas as plantas vasculares, os flavonoides apresentam as antocianinas como únicos pigmentos coloridos, vistos pelo ser humano, com absorção da luz verde, refletindo tons de roxo, azul, rosa e vermelho. As antocianinas, pela solubilidade em água, acumulam-se no vacúolo celular (NARBONA *et al.*, 2021a) e são responsáveis pelas propriedades antioxidantes, bem como pela cor e sabor (CHAMANI *et al.*, 2020). Em razão disso, flutuações dos valores de pH vacuolar das células pode alterar a estabilidade das antocianinas e conseqüentemente a cor do tecido (SANJBOD *et al.*, 2023). Portanto, compreender suas composições é fundamental para entender a diversidade genética de cores nas flores (ZHAO; TAO, 2015).

A contribuição das antocianinas na formação das mais variadas colorações nas flores é dominante, seja isoladamente ou efeitos sinérgicos da sua interação com outras classes de pigmentos (NARBONA *et al.*, 2021; VAINIO *et al.*, 2023). Comumente, em pétalas coloridas, há presença de antocianinas, enquanto nas pétalas brancas acumulam-se compostos flavonoides incolores, como flavona, flavonol e flavanona. As cores das diferentes antocianinas são relacionadas ao meio ambiente e aos substituintes ligados à estrutura de carbono parental (ZHAO; TAO, 2015).

Como mencionado, o conteúdo de pigmentos é fator preponderante na determinação da cor, inclusive a concentração de antocianinas é um fator decisivo na coloração pigmentar de *A. obesum* (TATSUZAWAA *et al.*, 2021). Mas muitos são os fatores que influenciam a percepção dessa característica, tornando desafiadora e caracterização fenotípica das cores das flores. Nesse sentido, a medição instrumental por meio de sistemas e ferramentas tem sido utilizadas na caracterização fenotípica de flores no intuito de promover inferências precisas.

Aqui se destaca a notação visual da cor por meio do catálogo RHS (The Royal Horticultural Society e Flower Council Holland, Londres, Reino Unido). Diversos autores utilizaram essa abordagem para a classificação precisa do fenótipo (CUI *et al.*, 2019; SHEN *et al.*, 2020; DONOSO *et al.*, 2021; LU *et al.*, 2021; ZHOU *et al.*, 2022; STVENS *et al.*, 2023; SANJBOD *et al.*, 2023; ZHAO *et al.*, 2024; CORNEA-CIPCIGAN *et al.*, 2023). O tipo de pigmento contido na flor define a sua tonalidade (VAN DER KOOI *et al.*, 2016), enquanto a quantidade de pigmento determina o croma ou a saturação das flores (VAN DER KOOI, 2021).

A classificação fenotípica adequada é preponderante para elucidação do padrão de herança. A classificação fenotípica permite fazer inferências sobre o padrão de segregação e associar a esses dados hipóteses de modelos de herança genética.

3.4 Regulação genética da cor da flor e disposição petalar em plantas ornamentais

A compreensão dos mecanismos moleculares que regulam a pigmentação das flores não apenas fornece conhecimento básico sobre a ciência dos pigmentos, mas também pode ter implicações importantes para a manipulação racional da cor das

flores (OHMIYA, 2018; TATSUZAWA *et al.*, 2021).

Os genes desempenham um papel crucial na produção de antocianinas, que determinam a cor das flores das plantas. Sua expressão é preponderante na diversidade genética das cores das flores em plantas ornamentais (ZHAO *et al.*, 2024). Já se sabe que a expressão gênica variada para diferentes vias biossintéticas é a principal estratégia para obter variações na cor das flores (NOMAN *et al.*, 2017).

Estudos compilados na revisão realizada por Partap *et al.* (2023) analisaram a expressão gênica ligada à coloração das flores, destacando a maior expressão de alguns genes em cultivares coloridas em comparação com as brancas. Os autores relataram que a supressão genética pode ser uma técnica eficaz na manipulação da cor das flores, enquanto a inserção de genes específicos possibilita mudanças significativas na coloração das flores em diversas espécies ornamentais. Além disso, fatores de transcrição como GMYB10 e PAP1 foram identificados como importantes reguladores na biossíntese de pigmentos em várias plantas. A biossíntese de flavonoides de plantas é uma rede complexa, onde vários genes e enzimas desempenham um papel regulatório (ZHANG *et al.*, 2022).

Altas concentrações de antocianina e a expressão de genes associados à sua produção promovem a diversidade de padrões de coloração em *Lilium leichtlinii* (WANG *et al.*, 2023). A biossíntese de antocianinas é regulada positivamente por fatores de transcrição das famílias R2R3-MYB, bHLH (hélice-alça-hélice básica) e WDR (proteína de repetição WD). As principais enzimas envolvidas nessa via são: ANS (antocianidina sintase), CHI (chalcona isomerase), CHS (chalcona sintase), DFR (diidroflavonol 4-redutase), F3H (flavanona 3-hidroxilase), F3'H (flavonóide 3'-hidroxilase) e F3'5'H (flavonóide 3'5'-hidroxilase) (OHMIYA, 2018).

Para antocianinas o padrão de hidroxilação do anel B desempenha um papel fundamental na determinação de sua cor. O composto diidrokaempferol (DHK), precursor na rota metabólica, pode ser hidroxilado na posição 3' para produzir diidroquercetina (DHQ) e na posição 3' e 5' para produzir diidromiricetina (DHM). O DHQ é convertido em antocianinas baseadas em cianidina e atribui a cor vermelha. Na presença do composto DHM há produção de delphinidina o que confere a cor roxa/azul ao tecido. As enzimas F3'H F3'5'H catalisam essas hidroxilações, e, portanto, alterações no seu padrão de expressão contribuem para muitas das variações de cores das pétalas observadas na natureza (TANAKA; BRUGLIERA 2013).

A biossíntese de antocianinas é determinada geneticamente por genes estruturais e reguladores (YANG *et al.*, 2022). Genes que codificam CHS, CHI, F3'H e F3'5'H têm funções específicas na síntese desses pigmentos (MORITA; HOSHINO, 2018). Os genes CHS em *Impatiens uliginosa* mostraram expressão mais alta nas flores rosa e mais baixa nas flores brancas. Isso sugere que os genes CHS desempenham um papel regulador na formação das cores das flores, com maior influência na cor rosa (ZHAO *et al.*, 2024).

O gene CHI é outro crucial na síntese de antocianinas vegetais, catalisando a transformação da chalcona em flavanona, etapa essencial na produção de flavonoides como flavona, flavonol e antocianina. A expressão do CHI influencia, portanto, o desenvolvimento da cor das flores. A inibição da expressão do gene que codifica F3'H em cravos resultou em flores sem a coloração tipicamente alaranjada (ZHAO; TAO, 2015). A ausência de antocianinas à base de delphinidina no crisântemo é principalmente devida à deficiência do flavonóide 3',5-hidroxilase (BRUGLIERA *et al.*, 2013). É por isso que não observamos flores de crisântemo violeta/azul.

Em crisântemos, o gene CmCCD4a é crucial para a inibição da formação de carotenoides nas pétalas brancas, enquanto fatores de transcrição como CmMYB7 e RcMYB1 regulam a síntese de antocianinas em crisântemos e rosas, respectivamente (YOSHIOKA *et al.*, 2012). O fator de transcrição R2R3-MYB GhMYB1a regula o acúmulo de flavonol e antocianina em *Gerbera hybrida* (ZHONG *et al.*, 2020).

Estudos indicam que os fatores de transcrição (TFs) MYB desempenham um papel dominante na regulação da biossíntese de antocianinas (YANG *et al.*, 2022). Um resumo dos TFs MYB que regulam a biossíntese de antocianinas em várias plantas foi apresentado por Li *et al.* (2022), a saber: LcMYB5 regulando positivamente em Petúnia (ALBERT *et al.*, 2011); CmMYB7 em Crisântemo, LcMYB1 em Lírio e GhMYB1a em Gérbera têm efeito negativo (respectivamente: XIANG *et al.*, 2019; YIN *et al.*, 2021; ZHONG *et al.*, 2020). CmMYB7, um fator de transcrição R3 MYB, atua como um regulador negativo da biossíntese de antocianinas em crisântemo (XIANG *et al.*, 2020). O fator de transcrição MYB RcMYB1 desempenha um papel central na biossíntese de antocianinas rosas (HE *et al.*, 2023).

Em *Lilium leichtlinii*, nove enzimas, incluindo CHS e DFR, juntamente com sete fatores de transcrição, como MYB12 e bHLH, desempenham um papel crucial na diversidade de cores por meio da biossíntese de antocianinas (WANG *et al.*, 2023).

Os autores destacaram a importância de genes como CHS, CHI, ANS, F3'H e F3'5'H na produção de antocianinas, ressaltando a necessidade de investigação detalhada sobre sua expressão genética e a relação com a coloração das flores em diferentes espécies.

A literatura sugere que a coloração das flores pode ser determinada por apenas um par de genes, com dominância parcial da corola violeta sobre flores de cor branca em *Catharanthus roseus* (RAVIKUMAR; DHATT, 2024); nove genes em *Petunia hybrida* (PARIS; HANEY, 1958); três genes em azaleia (KEYSER *et al.*, 2013). Para a espécie *Plumbago auriculata* também há indicação de herança poligênica (SHEN *et al.*, 2020). Em morangueiro o conteúdo do pigmento é uma característica quantitativa controlada por poligenes com alta herdabilidade de sentido amplo (XUE *et al.*, 2016). Em tulipas, a expressão de genes da biossíntese de antocianinas correlaciona-se positivamente com o conteúdo do pigmento. Há maior expressão dos genes em cultivares de pétalas coloridas quando comparados com aqueles de pétalas brancas (HU *et al.*, 2024).

Em *Ruellia simplex* a segregação para a cor da corola encaixou-se em uma segregação 9:3:4, que é uma modificação de uma segregação 9:3:3:1, resultante de epistasia recessiva (FREYRE *et al.*, 2015). A cor da flor foi controlada por três loci *Linum usitatissimum*. Para a planta as proporções de segregação de 3:1, 9:7, 13:3 e 27:37 de flores azuis para brancas sugeriram diferentes interações epistáticas entre esses loci (ABTAHI *et al.*, 2023). Interações epistáticas entre genes flavonoides são comuns porque várias enzimas-chave na via biossintética dos flavonoides têm múltiplos precursores (HUGHES; KHAZAEI; VANDENBERG, 2020).

No entanto, a literatura também relata caráter oligogênico da herança da cor da flor em outros contextos. Em *Phalaenopsis*, três genes CHS são isolados, e o PhCHS5 é o mais altamente expresso e é o único gene CHS responsável pelo acúmulo de pigmentos (ZHAO; THAO, 2015). A corola magenta em *Catharanthus roseus* L. mostra dominância incompleta sobre a corola branca, com caráter monogênico (RAVIKUMAR; DHATT, 2024). Leus *et al.* (2015) constataram que a herança da cor amarela em cártamo é determinada por um gene dominante.

Para a rosa-do-deserto pouco se sabe sobre a herança da coloração petalar. Tangwisit *et al.* (2015) realizou hibridação entre plantas com corola com ausência de pigmentação (corola branca) com uma planta de corola rosa e concluiu que a herança da ausência de pigmentação (corola de pigmentação branca) parece ser

monogênica recessiva e a corola de pigmentação rosa apresentou-se com interação alélica do tipo dominância completa.

Embora não haja mais informações sobre a herança desse caráter, a abundância de cores relatadas para as flores de *A. obesum* podem sugerir um grande número de alelos e genes, além das interações alélicas e gênicas (NIETSCHKE; ALMEIDA; MENDES, 2021).

Compreender os mecanismos subjacentes ao desenvolvimento das pétalas é vital para o desenvolvimento comercial contínuo tratando-se de uma espécie ornamental (HUANG *et al.*, 2016). Enquanto o desenvolvimento da pigmentação petalar é considerado plástico, o desenvolvimento floral é robusto a variações genéticas e ambientais, especialmente a identidade e número de órgãos florais (PIEPER; MONNIAUX; HAY, 2015).

A diversidade de formas florais encontrados na natureza parece derivar-se de uma estrutura molecular fundamental, bastante conhecida, denominado modelo ABC. O padrão floral é determinado no início do desenvolvimento pela ativação espacial e temporal precisa desses genes de identidade de órgãos florais. O modelo sugere que diferentes funções genéticas regulam a determinação das flores e definem o desenvolvimento dos órgãos florais por meio de uma combinação específica dos fatores (COEN; MEYEROWITZ, 1991). As descobertas subsequentes dos genes das classes D e E ampliaram o modelo original, levando à sua versão contemporânea, o modelo ABCDE. Os genes da classe D são responsáveis pela regulação do desenvolvimento do óvulo, enquanto os genes da classe E determinam a identidade do óvulo e, em interação com os genes das classes A, B, C e D, são essenciais para a especificação das identidades das sépalas, pétalas, estames e carpelos, respectivamente (THEISSEN, 2001). De acordo com este modelo mais abrangente, as classes de genes, representadas pelas letras, interagem para especificar a identidade dos verticilos florais. Os genes das classes A e E determinam as sépalas; os genes das classes A, B e E especificam as pétalas; os genes das classes B, C e E regulam os estames; os genes das classes C e E controlam o carpelo; e os genes das classes D e E orientam o desenvolvimento do óvulo (THEISSEN, 2001, 2016).

O modelo proposto por Coen e Meyerowitz (1991) com as espécies *Antirrhinum majus* (boca-de-leão) e *Arabidopsis thaliana*, propõe que as funções A e C são mutuamente antagônicas. Mutações nos genes da função A provoca transformação

de sépalas em carpelos e pétalas em estames. O resultado é uma flor resultante composta de sequência dupla de carpelos e estames, do verticilo externo para o interno. Em flores mutantes nos genes C, com função A ectópica, ocorre conversão de estames em pétalas, resultando em uma flor indeterminada composta de sépalas e pétalas. Em mutantes B, as flores são compostas de sépalas-sépalas-carpelos-carpelos. Os mutantes duplos BC produzem composições florais de verticilos infinitos de sépalas. Os mutantes duplos AB exibem flores compostas apenas de carpelos e as flores mutantes AC mostram órgãos semelhantes a folhas no primeiro e quarto verticilos e órgãos de pétalas/estames em mosaico no segundo e terceiro verticilos. Os componentes do modelo podem explicar a identidade normal dos órgãos em cada verticilo e, ao mesmo tempo, explicar uma ampla variedade de fenótipos.

A partir dessas pesquisas com as plantas modelo outros estudos seguiram avaliando a aderência do modelo (TSUCHIMOTO *et al.*, 1993; KATER *et al.*, 1998; KAPOOR *et al.*, 2002). Os autores constataram que as mutações em genes de função C (como PMADS3 e FBP6) resultaram em um aumento em estruturas semelhantes a pétalas à custa de órgãos reprodutivos, alterando assim o número total de órgãos florais.

Ainda com relação aos genes de função C (como FBP6 e PMADS3) há uma redundância, o que implica na compensação parcial de um, caso outro sofra mutação. Mas o desenvolvimento floral pode ser afetado caso ambos sejam afetados, resultando em perda completa da identidade do órgão reprodutivo e a um aumento de estruturas não reprodutivas. Essa redundância também pode levar a variações no número de órgãos florais se o equilíbrio da expressão for interrompido (HEIJMANS *et al.*, 2012).

Mais recentemente, uma pesquisa sobre os genes da subfamília AGAMOUS (AG), genes de função C, em *Tagetes erecta*, evidenciou que o gineceu e o androceu são transformados em tecidos semelhantes a corolas quando o gene da família AG é suprimido (ZHANG *et al.*, 2020). Em azaleia a supressão de genes da função C resultou em fenótipo duplo, surgindo estrutura petalóides e ausência de estames e carpelos (CHEON *et al.*, 2017). Em outras espécies hortícolas a supressão de genes da classe C é determinístico ao fenótipo duplo, a saber: *Gentiana scabra* (NAKATSUKA *et al.*, 2015), *Camellia japonica* (SUN *et al.*, 2014), *Petunia hybrida* (NOOR *et al.*, 2014) e *Cyclamen persicum* (TANAKA *et al.*, 2011).

No geral, o controle genético do número de pétalas ou flores nas plantas é um processo rigorosamente regulado que envolve a interação de múltiplos genes e vias hormonais. Mutações ou alterações nesses fatores genéticos podem resultar em variações no número e na morfologia dos órgãos florais (ZHANG *et al.*, 2020). Ademais, genes relacionados às vias hormonais, como auxina e citocinina, influenciam o número de órgãos florais. Esses hormônios são fundamentais na regulação da divisão celular, diferenciação e formação de órgãos durante o desenvolvimento floral (HEIJMANS *et al.*, 2012). Em tulipas uma alteração na expressão dos genes da classe B, leva ao desenvolvimento de órgãos semelhantes a pétalas no primeiro verticilo. As notáveis formas exibidas por muitas espécies ornamentais resultam da seleção hortícola de alterações no modelo ABC subjacente (IRISH, 2017).

A herança do padrão fenotípico da disposição petalar foi elucidado para algumas espécies. Há pesquisas que indicam que o número médio de pétalas é uma característica quantitativa com uma forte base genética em *C. hirsuta* (PIEPER; MONNIAUX; HAY, 2015). Em Crisântemos, a forma da flor e o número de flores produzidas são herdados por mecanismos poligênicos (YUAN *et al.*, 2020). Em girassol é controlada por três genes não alélicos com efeitos aditivos (SOROKA *et al.*, 2020). Já em hortênsia o fenótipo duplo é uma característica recessiva controlada por um único gene principal (SUYAMA *et al.*, 2015). O número de pétalas em roseiras é uma característica monogênica. O gene é responsável pela distinção entre rosas de flor única (com menos de 10 pétalas) e rosas de flor dupla (com 10 ou mais pétalas), com a característica de flor dupla sendo dominante sobre a característica de flor única (ROMAN *et al.*, 2015; KILIÇ *et al.*, 2024).

Não existem estudos científicos publicados até o presente momento sobre a herança para o caráter número de pétalas na corola na rosa-do-deserto. Apenas um relato importante foi disponibilizado pela “Siam Adenium Company 2018”. Na descrição do site da empresa destaca que após realizar hibridações entre genótipos com disposição do tipo simples com plantas de disposição petalar duplo resultaram predominantemente em genótipos com disposição florais duplas e, o cruzamento entre dois genótipos com disposição petalar floral duplos deu origem a um genótipo de disposição floral triplo, a cultivar “Fada Vermelha Tripla” (Triple Red Fairy) (Siam Adenium Company 2018).

Mendes (2022) sugeriu que, para a rosa-do-deserto há variação substancial

nos tipos de disposição petalar, com predominância para do tipo duplo nos cruzamentos entre flores duplas e simples bem como triplas e simples, surgindo o fenótipo triplo nas progênes de disposição petalar tripla e dupla.

3.5 Estudo da herança na determinação das relações entre os alelos e/ou genes e seleção de genitores

Para o desenvolvimento de novas cultivares de padrão comercial adequado é necessário associar à espécie estratégias de melhoramento genético. Identificar a natureza e magnitude dos efeitos gênicos e, com isso, elucidar o padrão de herança é uma etapa fundamental para identificar o método mais adequado a ser aplicado na seleção e predição de respostas de gerações (AL-NAGGAR *et al.*, 2021). De acordo com os autores, a estratégia de melhoramento depende principalmente dos diferentes efeitos genéticos, ou seja, dominância, interação aditiva e não alélica. Ademais, compreender a capacidade de transmitir as características para a próxima geração permite uma seleção parental precisa, aumentando a taxa de sucesso dos melhoristas em atender às demandas do mercado (KILIÇ *et al.*, 2024).

Vários delineamentos genéticos estão disponíveis para auxiliar nos estudos de melhoramento genético vegetal. O cruzamento dialélico se destaca por permitir investigar a estrutura genética de plantas cultivadas para várias características. Ademais, os cruzamentos recíprocos permitem a estimativa de efeitos maternos citoplasmáticos e genéticos (ABTAHI *et al.*, 2023). As informações sobre os padrões de herança envolvidos ajudam os melhoristas de plantas a proporem futuras estratégias de melhoramento para objetivos específicos (AHMAD *et al.*, 2016).

Os pesquisadores podem inferir sobre a base genética dessas características a partir dos padrões de segregação fenotípica em populações de progênes. Ao comparar as proporções observadas de fenótipos com as proporções mendelianas esperadas, pode-se determinar se as características são controladas por um ou múltiplos genes e avaliar as relações de dominância entre os alelos. Estabelecidas as relações entre alelos, a avaliação de populações segregantes se torna mais sistemática. Pode-se correlacionar os dados fenotípicos e genotípicos para identificar indivíduos que expressam características desejáveis (CVEJIĆ; JOCIĆ; MLADENOVIĆ, 2016; SOROKA *et al.*, 2020; SHEN *et al.*, 2020; RAVIKUMAR;

DHATT, 2024).

Com base nessas informações os melhoristas podem selecionar genitores apropriados para o melhoramento, estimar os tamanhos populacionais necessários para atingir objetivos específicos de melhoramento, e ainda permite que prevejam os prováveis padrões de segregação de características na progênie e melhorem a eficiência de melhoramento e seleção (CAO *et al.*, 2017).

Em caso de herança simples o fenótipo pode ser transferido eficientemente para novas cultivares por meio de reprodução sexuada (HUANG *et al.*, 2017), basta que um dos indivíduos apresente a característica. O uso da seleção assistida por marcadores é eficiente nesses casos por propiciar agilidade ao desenvolvimento de cultivares (KUMAWAT *et al.*, 2020). A herança monogênica pode reduzir o tamanho das populações segregantes, pois aumenta a probabilidade de encontrar indivíduos com fenótipos extremos. Assim, não serão necessárias grandes populações durante os estágios de melhoramento, facilitando a seleção de genótipos desejáveis (SANTOS *et al.*, 2020). O tipo de interação alélica pode determinar a eficiência da seleção precoce, como no caso da ocorrência de sobredominância (AHMAD *et al.*, 2016).

A expressão fenotípica, quando há ação conjunta de dois genes dependerá da ação e interação alélica e da ação gênica. A interação gênica se dá entre produtos gênicos, enzimas que são formadas no citoplasma, por isso as proporções mendelianas clássicas são modificadas. A forma mais comum de interação gênica é a epistasia. O alelo é epistático quando inibe expressão do alelo de outro gene, e pode ser pelo bloqueio de passo metabólico, em que, em uma rota metabólica a ausência de um produto inibe a formação de outro. Ou pode ser pela conversão quando o produto de um gene é convertido em outro produto pelo outro gene (RAMALHO *et al.*, 2012).

Na epistasia há mais de dois produtos gênicos afetando o mesmo fenótipo, e esses produtos podem ter relações hierárquicas complexas. A epistasia pode complicar a previsão de padrões de herança, já que a presença de um alelo em um gene pode afetar a expressão de um ou mais alelos em outro gene, resultando em fenótipos que não seguem as expectativas mendelianas simples. Quanto mais genes estiverem envolvidos mais tempo para fixar os alelos e obter o fenótipo. A seleção, neste caso, não é recomendada nas gerações iniciais (BORÉM; MIRANDA, 2013).

Considerando a ausência de epistasia, as estratégias mais eficientes para o

melhoramento dessas características são aquelas baseadas em hibridações (NASCIMENTO *et al.*, 2019). Ao contrário, características qualitativas apresentam herança oligogênica, são controladas por um número reduzido de genes e sofrem pouca influência do ambiente. Essa natureza permite a exploração dessas características em programas de melhoramento, especialmente por meio de hibridação (NASCIMENTO *et al.*, 2019).

Investigar a base genética de um fenótipo mendeliano estabelece uma relação causal entre genótipo e fenótipo, facilitando a seleção na população. O trabalho de Mendel em genética marcou o início da era científica do melhoramento de plantas. Para os melhoristas de plantas, o número de genes que regulam uma característica de interesse é crucial (BERNARDO, 2020).

As características quantitativas apresentam comportamento contínuo e seguem uma distribuição normal. Conhecidas como características poligênicas, são controladas por múltiplos genes, cada um exercendo um efeito relativamente pequeno (ZHANG *et al.*, 2020). Como consequência, as características quantitativas são mais suscetíveis, do que as características qualitativas, à modificação pela variação nos fatores ambientais aos quais as plantas na população são submetidas (ACQUAAH, 2012).

A maioria das características economicamente importantes em culturas são quantitativas. A genética quantitativa tem sido usada para responder basicamente qual o germoplasma é o mais promissor; que tipo de variedade ou cultivar deve ser desenvolvida; qual método de criação deve ser usado. Mais recentemente, os melhoristas de plantas utilizam a genética quantitativa para identificar candidatos com o melhor valor genotípico em relação a características contínuas. O valor genotípico é definido como a expectativa de desempenho do candidato em uma população-alvo em diferentes ambientes (BERNARDO, 2020).

A manipulação de características qualitativas, controladas por poucos genes, é mais simples, pois seus fenótipos discretos formam grupos não sobrepostos, facilitando a classificação em categorias definidas (ACQUAAH, 2015). O tipo de cultivar que é desejável está intimamente relacionado ao sistema de reprodução ou acasalamento da espécie, mas mais importante no controle genético das características visadas para manipulação (ACQUAAH, 2012). Genes cujos efeitos são de fácil identificação e relativamente estáveis controlam algumas características importantes comercialmente em plantas ornamentais. Dentre eles podem ser

citados: a cor da flor e a resistência a certas enfermidades (ALLARD, 1971).

Nesse caso, os dados obtidos são comparados com aqueles esperados com base em uma hipótese associada à uma proporção esperada de segregação. Ao usar essa comparação deve-se verificar a significância dos desvios. Com a não significância dos desvios infere-se que eles ocorreram ao acaso e as proporções observadas se ajustam às esperadas, com a não rejeição da hipótese genética. Um dos testes mais usados para testar a significância dos desvios é o qui-quadrado (SCHUSTER; CRUZ, 2004).

O tipo de análise estatística a ser utilizado depende da classificação das variáveis explicativas (X) e dependentes – resposta (Y). O teste qui-quadrado é utilizado quando possuímos variáveis explicativas e variáveis resposta, ambas, qualitativa. Essa abordagem permite que pesquisadores comparem as taxas de segregação observadas de características em populações de progênie com as taxas esperadas com base em padrões de herança mendeliana (BORÉM; MIRANDA, 2013). (RAMALHO *et al.*, 2012).

3.6 Referências

BESTER, S. P. *Adenium multiflorum*. In: SANBI biodiversity for life. South African National Biodiversity Institute. Pretória: National Herbarium, 2004. Disponível em: <<http://pza.sanbi.org/adenium-multiflorum>>. Acesso em: 30 maio 2020.

BESTER, S. P. *Adenium Roem. & Schult. (Apocynaceae)*. In: SANBI biodiversity for life. South African National Biodiversity Institute. Pretória: National Herbarium, c2007. Disponível em: <http://pza.sanbi.org/adenium>. Acesso em: 1 jun. 2020.

BHATTARAI, K; VAN HUYLENBROECK, J. Breeding, genetics, and genomics of ornamental plants. **Horticulturae**, v. 8, n. 2, p. 148, 2022.

BORÉM, A; MIRANDA, G. V. Melhoramento de plantas. rev. e ampl. **Viçosa: UFV**, 2013.

BOTELHO, F. B. S.; RODRIGUES, C. S.; BRUZI, A. T. Ornamental plant breeding. **Ornamental Horticulture**, v. 21, n. 1, p. 9-16, 2015.

BRUGLIERA, F. *et al.* Violet/blue *chrysanthemums*—metabolic engineering of the anthocyanin biosynthetic pathway results in novel petal colors. **Plant and Cell Physiology**, v. 54, n. 10, p. 1696-1710, 2013.

CAO, Zhe *et al.* A single gene controls leaf background color in caladium (*Araceae*) and is tightly linked to genes for leaf main vein color, spotting and rugosity. **Horticulture research**, v. 4, 2017.

CAVALLINI-SPEISSER, Q.; MOREL, P.; MONNIAUX, M. Petal cellular identities. **Frontiers in plant science**, v. 12, p. 745507, 2021.

CENTRO DE ESTUDOS AVANÇADOS EM ECONOMIA APLICADA (CEPEA) E INSTITUTO BRASILEIRO DE FLORICULTURA (IBRAFLO). **Cadeia de Flores e Plantas Ornamentais brasileira – PIB e Empregos 2017-2022**. 2023. Disponível em: <https://www.cepea.esalq.usp.br/br/pib-da-cadeia-de-flores-e-plantas-ornamentais.aspx>. Acesso: 30 maio 2020.

CHAMANI, E.; WAGSTAFF, C.I.; KANANI, M. Padrão fenológico de flores cortadas de rosas H3O durante o desenvolvimento floral. **Scientia Horticulturae**, v. 271, p. 109460, 2020.

CHAVAN, S. K.; SINGH, A.; BARKULE, S. Genetic variability studies on *Adenium obesum* forsskoem and schult. **Asian. Jr. of Microbiol. Biotech. Env. Sc**, v. 20, n. 3, p. 965-969, 2018.

CHAVAN, S. K.; SINGH, A.; BARKULE, S. R. Application of DNA marker (RADP) technology to study molecular diversity in *Adenium obesum* (Forssk), Roem and Schult. **Eco. Env. & Cons**, v. 24, p. S403, 2017.

CHEON, Kyeong-Seong *et al.* Floral morphology and MADS gene expression in double-flowered Japanese evergreen azalea. **The Horticulture Journal**, v. 86, n. 2, p. 269-276, 2017.

COEN, E. S.; MEYEROWITZ, E. M. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. **Nature**, v. 353, n. 6339, p. 31-37, 1991.

COLOMBO, R. C. *et al.* *Adenium obesum* as a new potted flower: growth management. **Ornamental horticulture**, v. 24, n. 3, p. 197-205, 2018.

COLOMBO, R. C. *et al.* Biometric description of fruits and seeds, germination and imbibition pattern of desert rose [*Adenium obesum* (Forssk.), Roem. & Schult.]. **Journal of Seed Science**, v. 37, n. 04, p. 206-213, 2015.

CORNEA-CIPCIGAN, M. *et al.* Characterization of Cyclamen genotypes using morphological descriptors and DNA molecular markers in a multivariate analysis. **Frontiers in Plant Science**, v. 14, p. 1100099, 2023.

CRUZ, C. D. **GENES – a software package for analysis in experimental statistics and quantitative genetics**. Versão 2023. 2023. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Brasil. Disponível em: <http://www.ufv.br/dbg/genes/>. Acesso em: 15 nov. 2024.

CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. Modelos biométricos aplicados ao melhoramento. **UFV, Viçosa**, 2012.

CUI, H. *et al.* The numerical classification and grading standards of daylily (*Hemerocallis*) flower color. **PLoS One**, v. 14, n. 6, p. e0216460, 2019.

CVEJIĆ, S.; JOCIĆ, S.; MLADENOVIĆ, E. Inheritance of floral colour and type in four new inbred lines of ornamental sunflower (*Helianthus annuus* L.). **The Journal of Horticultural Science and Biotechnology**, v. 91, n. 1, p. 30-35, 2016.

DE KEYSER, E. *et al.* How to perform RT-qPCR accurately in plant species? A case study on flower colour gene expression in an azalea (*Rhododendron simsii* hybrids) mapping population. **BMC molecular biology**, v. 14, p. 1-15, 2013.

DE, L. Improvement of ornamental plants-a review. **International Journal of Horticulture**, v. 7, 2017.

DENG, Y. *et al.* Identification and characterization of flavonoid biosynthetic enzyme genes in *Salvia miltiorrhiza* (Lamiaceae). **Molecules**, v. 23, n. 6, p. 1467, 2018.

DIMMITT, M. A.; HANSON, C. The genus *Adenium* in cultivation. Part 1. *A. obesum* and *A. multiflorum*. **Cactus and Succulent Journal**, v. 63, n. 5, p. 223-225, 1991.

DIMMITT, M. *Adenium* culture, producing large specimens quickly. **Cactus and succulent journal**, v. 70, n. 2, p. 59-64, 1998.

DIMMITT, M. The genus *Adenium* in cultivation. Part 5. Superior Cultivars. **Cactus and succulent journal**, v. 68, n. 5, p. 253-256, 1996a.

DIMMITT, M. The genus *Adenium* in cultivation. Part 6. Selected hybrids. **Cactus and succulent journal**, v. 68, n. 6, p. 306-310, 1996b.

DIMMITT, M.; JOSEPH, G.; PALZKILL, D. **Adenium: Sculptural Elegance, Floral Extravagance**. Tucson: Scathingly Brilliant Idea, 2009. 152 p.

DONOSO, A. *et al.* Understanding *Alstroemeria pallida* flower colour: Links between phenotype, anthocyanins and gene expression. **Plants**, v. 10, n. 1, p. 55, 2020.

DUBOIS, A. *et al.* Tinkering with the C-function: a molecular frame for the selection of double flowers in cultivated roses. **PLoS One**, v. 5, n. 2, p. e9288, 2010.

DWIVEDI, S. L. *et al.* Epistasis and pleiotropy-induced variation for plant breeding. **Plant Biotechnology Journal**, 2024.

ENDRESS, M. E.; LIEDE-SCHUMANN, S.; MEVE, U. An updated classification for Apocynaceae. **Phytotaxa**, v. 159, n. 3, p. 175-194, 2014.

FARZAD, M. *et al.* Differential expression of three key anthocyanin biosynthetic genes in a color-changing flower, *Viola cornuta* cv. Yesterday, Today and Tomorrow. **Plant Science**, v. 165, n. 6, p. 1333-1342, 2003.

FATIHAN, H. N. *et al.* Expression of anthocyanin biosynthesis-related genes during flower development in *Lilium* spp. **Plant Gene**, v. 31, p. 100372, 2022.

FATMI, U.; GEETHIKA, K. Evaluation of seed germination, establishment and growth of different *Adenium arabicum* hybrids under prayagraj agro-climatic

conditions. **International Journal of Plant & Soil Science**, v. 34, n. 23, p. 263-269, 2022.

FIÉVET, J. B.; DILLMANN, C.; DE VIENNE, D. Systemic properties of metabolic networks lead to an epistasis-based model for heterosis. **Theoretical and applied genetics**, v. 120, p. 463-473, 2010.

FISHBEIN, M. *et al.* Evolution on the backbone: *Apocynaceae* phylogenomics and new perspectives on growth forms, flowers, and fruits. **American Journal of Botany**, v. 105, n. 3, p. 495-513, 2018.

FREYRE, R. *et al.* Genetics and anthocyanin analysis of flower color in mexican petunia. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 140, n. 1, p. 45-49, 2015.

GAURAV, A.K.; AGNIHOTRI, R. Strategies for the development of unique flower forms in ornamental crops: A review. **Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry**, v. 6, n. 6, p. 2474-2478, 2017.

GRIESBACH, R. J. Correlation of pH and light intensity on flower color in potted *Eustoma grandiflorum* Grise. **HortScience**, v. 27, n. 7, p. 817-818, 1992.

GRLESBACH, R. J. The inheritance of flower color in *Petunia hybrida* Vilm. **Journal of Heredity**, v. 87, n. 3, p. 241-245, 1996.

HE, G. *et al.* The MYB transcription factor RcMYB1 plays a central role in rose anthocyanin biosynthesis. **Horticulture Research**, v. 10, n. 6, p. uhad080, 2023.

HEIJMANS, K. *et al.* Redefining C and D in the petunia ABC. **The Plant Cell**, v. 24, n. 6, p. 2305-2317, 2012.

HONG, S. *et al.* Decoding the formation of diverse petal colors of *Lagerstroemia indica* by integrating the data from transcriptome and metabolome. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 970023, 2022.

HU, X. *et al.* The R2R3-MYB Transcriptional Repressor TgMYB4 Negatively Regulates Anthocyanin Biosynthesis in Tulips (*Tulipa gesneriana* L.). **International Journal of Molecular Sciences**, v. 25, n. 1, p. 563, 2024.

HUANG, T.; IRISH, V. F. Gene networks controlling petal organogenesis. **Journal of Experimental Botany**, v. 67, n. 1, p. 61-68, 2016.

HUGHES, J.; KHAZAEI, H.; VANDENBERG, A.. The study of genetics of flower color in faba bean reveals generous diversity to be used in the horticulture industry. **HortScience**, v. 55, n. 10, p. 1584-1588, 2020.

HUGHES, J.; KHAZAEI, H.; VANDENBERG, A. The study of genetics of flower color in faba bean reveals generous diversity to be used in the horticulture industry. **HortScience**, v. 55, n. 10, p. 1584-1588, 2020.

HÜLA, M.; FLEGR, J. What flowers do we like? The influence of shape and color on the rating of flower beauty. **PeerJ**, v. 4, p. e2106, 2016.

IBRAFLOR. Instituto Brasileiro de Floricultura. **Diagnóstico da cadeia de flores e plantas ornamentais: Evolução do PIB e do emprego Dados de 2023**. Disponível em: <<https://www.ibraflor.com.br/n%C3%BAmeros-do-setor-c%C3%B3pia>>. Acesso em: 10/10/2024.

IBRAFLOR. Instituto Brasileiro de Floricultura. **Números do setor**. Disponível em:<<https://www.ibraflor.com.br/n%C3%BAmeros-do-setor-c%C3%B3pia>>. Acesso em: 10 out. 2024.

IRISH, V. The ABC model of floral development. **Current Biology**, v. 27, n. 17, p. R887-R890, 2017.

ISHIGURO, K.; TANIGUCHI, M.; TANAKA, Y. Functional analysis of *Antirrhinum kelloggii* flavonoid 3'-hydroxylase and flavonoid 3', 5'-hydroxylase genes; critical role in flower color and evolution in the genus *Antirrhinum*. **Journal of plant research**, v. 125, p. 451-456, 2012.

JUDD, W. S. *et al.* **Sistemática Vegetal: Um Enfoque Filogenético**. Artmed Editora, 2009.

JUNQUEIRA, A. H.; PEETZ, M. Brazilian consumption of flowers and ornamental plants: habits, practices and trends. **Ornamental Horticulture**, v. 23, n. 2, p. 178-184, 2017.

KAPOOR, M. *et al.* Role of petunia pMADS3 in determination of floral organ and meristem identity, as revealed by its loss of function. **The Plant Journal**, v. 32, n. 1, p. 115-127, 2002.

KATOCH, M. *et al.* Ornamental Plant Breeding for Improved Floral Attributes: Entering a New Era. In: *Ornamental Horticulture: Latest Cultivation Practices and Breeding Technologies*. Singapore: **Springer Nature Singapore**, 2024. p. 45-62.

KATSUMOTO, Y. *et al.* Engineering of the rose flavonoid biosynthetic pathway successfully generated blue-hued flowers accumulating delphinidin. **Plant and cell physiology**, v. 48, n. 11, p. 1589-1600, 2007.

KILIÇ, T. *et al.* Inheritance of Some Traits in Crosses between Hybrid Tea Roses and Old Garden Roses. **Plants**, v. 13, n. 13, p. 1797, 2024.

KUMAWAT, G. *et al.* Insights into marker assisted selection and its applications in plant breeding. In: **Plant breeding-current and future views**. Intechopen, 2020.

LEUS, T. V. Inheritance of yellow colour in safflower (*Carthamus tinctorius* L.). **Vavilov Journal of Genetics and Breeding**, v. 19, n. 1, p. 58-62, 2015.

LI, C. *et al.* Anthocyanin biosynthesis induced by MYB transcription factors in plants. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 23, n. 19, p. 11701, 2022.

LIANG, Che-Yu *et al.* Assessment of violet-blue color formation in *Phalaenopsis* orchids. **BMC plant biology**, v. 20, p. 1-16, 2020.

LOU, Y. *et al.* PhCHS5 and PhF3' 5' H Genes Over-Expression in Petunia (*Petunia hybrida*) and *Phalaenopsis* (*Phalaenopsis aphrodite*) Regulate Flower Color and Branch Number. **Plants**, v. 12, n. 11, p. 2204, 2023.

LU, C. *et al.* Flower color classification and correlation between color space values with pigments in potted *multiflora chrysanthemum*. **Scientia Horticulturae**, v. 283, p. 110082, 2021.

LYAKH, V. A.; SOROKA, A. I.; BOIKA, O. A. Diversity of Ornamental Flower Traits and Peculiarities of their Inheritance in *L. grandiflorum* Desf. **Indian Hortic. J**, v. 8, p. 106-110, 2018.

MCBRIDE, K. M. **The Effect of Cultural Practices on Growth, Flowering and Rooting of Adenium Obseum**. 2012. Tese de Doutorado. University of Florida.

MEKAPOGU, M. *et al.* Anthocyanins in floral colors: biosynthesis and regulation in *chrysanthemum* flowers. **International journal of molecular sciences**, v. 21, n. 18, p. 6537, 2020.

MEKAPOGU, M. *et al.* Genetic Engineering and Genome Editing Advances to Enhance Floral Attributes in Ornamental Plants: An Update. **Plants**, v. 12, n. 23, p. 3983, 2023.

MODHA, K. *et al.* Epistatic Basis of Mosaic Resistance in Mungbean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek]. **Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci**, v. 7, n. 4, p. 3265-71, 2018.

MONNIAUX, M.; PIEPER, B.; HAY, A. Stochastic variation in Cardamine hirsuta petal number. **Annals of Botany**, v. 117, n. 5, p. 881-887, 2016.

MORITA, Y.; HOSHINO, A. Recent advances in flower color variation and patterning of Japanese morning glory and petunia. **Breeding science**, v. 68, n. 1, p. 128-138, 2018.

MURRAY, J. R.; SMITH, A. G.; HACKETT, W. P. Differential dihydroflavonol reductase transcription and anthocyanin pigmentation in the juvenile and mature phases of ivy (*Hedera helix* L.). **Planta**, v. 194, p. 102-109, 1994.

NABIPOUR SANJBOD, R. *et al.* Autophagic and phytochemical aspects of color changes in white petals of snapdragon flower during development and senescence. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, v. 29, n. 5, p. 695-707, 2023.

NAKATSUKA, T. *et al.* Isolation and characterization of the C-class MADS-box gene involved in the formation of double flowers in Japanese gentian. **BMC plant biology**, v. 15, p. 1-14, 2015.

NARBONA, E.; DEL VALLE, J. C.; WHITTALL, J. B. Painting the green canvas: how pigments produce flower colours. **The Biochemist**, v. 43, n. 3, p. 6-12, 2021.

NASCIMENTO, A. L. *et al.* Inheritance of leaf color in papaya. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 19, n. 2, p. 161-168, 2019.

NEITZKE, R. S. *et al.* Diversity in *Capsicum* landraces cultivated in Brazil. **Acta horticulturae**, v. 918, p. 531-536, 2011.

NEVES, M. F. *et al.* Mapeamento e quantificação da cadeia de flores e plantas ornamentais no Brasil. **São Paulo: OCESP**, 2015.

NIETSCHE, S. *et al.* Melhoramento da rosa-do-deserto. In: NIETSCHE, Silvia; ALMEIDA, Elka Fabiana Aparecida; MENDES, Rosane Borges (org.). **Cultivo e Manejo da Rosa-do-Deserto**. São José dos Pinhais, SP: Editora Brazilian Journals, 2021.

NODA, N. Recent advances in the research and development of blue flowers. **Breeding science**, v. 68, n. 1, p. 79-87, 2018.

NOMAN, A. *et al.* Biotechnological advancements for improving floral attributes in ornamental plants. **Frontiers in plant science**, v. 8, p. 530, 2017.

NOOR, S. H. *et al.* Double flower formation induced by silencing of C-class MADS-box genes and its variation among petunia cultivars. **Scientia Horticulturae**, v. 178, p. 1-7, 2014.

OHMIYA, A. Molecular mechanisms underlying the diverse array of petal colors in *chrysanthemum* flowers. **Breeding science**, v. 68, n. 1, p. 119-127, 2018.

OROZCO, A. Z.; GONZALEZ, A. C. Bases para la mejora genética en la rosa del desierto (*Adenium obesum*). **Repertorio Científico**, v. 24, n. 1, p. 43-56, 2021.

OYEN, L. P. A. *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult. Record from PROTA4U. In: SCHMELZER, G. H. (ed.); GURIB-FAKIM, A. (ed.). PROTA (Plant Resources of Tropical Africa; Ressources végétales de l'Afrique tropicale). Wageningen: [s. n.], c2006c. Disponível em: <<http://www.prota4u.org/search.asp>>. Acesso em: 30 maio 2020.

PAIVA, P. D. O. *et al.* Flower and ornamental plant consumers profile and behavior. **Ornamental horticulture**, v. 26, n. 3, p. 333-345, 2020.

PARTAP, M. *et al.* Designing of future ornamental crops: a biotechnological driven perspective. **Horticulture Research**, p. uhad192, 2023.

PESSOA, A. M.S *et al.* Potential of pepper plant accessions for ornamental purposes using diallel analysis. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 91, n. 04, p. e20180379, 2019.

PLAIZIER, A. C. A revision of *Adenium* Roem. & Schult. and of *Diplorhynchus* Welw.

ex Foc. & Hiern (*Apocynaceae*). **Veenman**, 1980.

POSSOBOM, C. C. F.; CANAVEZE, Y.; RAMOS, S. M. B. Aspectos botânicos da rosa-do-deserto. NIETSCHE, Silvia; ALMEIDA, Elka Fabiana Aparecida; MENDES, Rosane Borges (Orgs.). Cultivo e Manejo da Rosa-do-Deserto. São José dos Pinhais, SP: Editora Brazilian Journals, 2021., 2021.

QI, Y. *et al.* Flower-specific expression of the Phalaenopsis flavonoid 3', 5'-hydroxylase modifies flower color pigmentation in *Petunia* and *Lilium*. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)**, v. 115, p. 263-273, 2013.

R Core Team. **R: A Language and Environment for Statistical Computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<https://www.R-project.org/>>. 2023.

RAMALHO, M. A. P. *et al.* **Genética na agropecuária: genética quantitativa**. Lavras: UFLA, 2012.

RAMOS, S. M.B *et al.* Biology and structure of flowers in *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult.(*Apocynaceae*) accessions with notes on the significance of these features for floriculture. **Brazilian Journal of Botany**, v. 45, n. 2, p. 689-702, 2022.

RAVIKUMAR, B.; DHATT, K. K. Genetic analysis of flower colour variation in periwinkle (*Catharanthus roseus* L.) inbred lines. **Genetic Resources and Crop Evolution**, v. 71, n. 5, p. 2247-2253, 2024.

REIS, M. V. *et al.* Profile of producer and retailer of flower and ornamental plant. **Ornamental Horticulture**, v. 26, p. 367-380, 2020.

ROMAN, H. *et al.* Genetic analysis of the flowering date and number of petals in rose. **Tree genetics & genomes**, v. 11, p. 1-13, 2015.

ROWLEY, G. D. The pollination mechanism of *Adenium* (*Apocynaceae*). **The National Cactus and Succulent Journal**, v. 35, n. 1, p. 2-5, 1980.

RZEPECKY, A. *Adenium dhofarensis* Rzepecky sp. nov. a long-overlooked species from the central-southern part of the Arabian Peninsula. **Cactus and Succulent Journal**, v. 87, n. 3, p. 129-135, 2015.

SANTOS, S. P. *et al.* Genetic control of traits related to maturity in cowpea. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 20, n. 4, p. e32722049, 2020.

SCHUSTER, I.; CRUZ, C. D. Estatística genômica aplicada a populações derivadas de cruzamentos controlados. In: **Estatística genômica aplicada a populações derivadas de cruzamentos controlados**, 2004. p. 568-568.

SHEN, P. *et al.* Genetic analysis of main flower characteristics in the F1 generation derived from intraspecific hybridization between *Plumbago auriculata* and *Plumbago auriculata* f. alba. **Scientia Horticulturae**, v. 274, p. 109652, 2020.

SHI, Z. *et al.* Transcriptome analysis reveals *chrysanthemum* flower discoloration under high-temperature stress. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 1003635, 2022.

SHUPERT, D. A.; BYRNE, D. H.; BRENT PEMBERTON, H. Inheritance of flower traits, leaflet number and prickles in roses. In: **IV International Symposium on Rose Research and Cultivation 751**, 2005. p. 331-335.

SIDHU, R. K.; SIDHU, M. K.; DHATT, A. SINGH. Inheritance studies on different quantitative and qualitative fruit traits in brinjal (*Solanum melongena* L.). **Journal of Horticultural Sciences**, v. 17, n. 2, p. 298-306, 2022.

SILVA, J. M. *et al.* Caracterização morfológica de acessos de pimentas (*Capsicum* spp.) conservados no estado do Maranhão. **Brazilian Journal of Development**, v. 7, n. 3, p. 21358-21373, 2021.

SINGH, A. *et al.* Evaluation of *Adenium obesum* for potted ornamentals under soilless growing system. **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**, v. 6, n. 12, p. 2141-2146, 2017.

SINGH, Alka *et al.* New multipetalous variety G. Ad. 1 of *Adenium obesum*. **International journal of current microbiology and Applied Science**, v. 8, n. 2, p. 197-203, 2019.

SOROKA, A. I.; BOIKA, O. A.; LYAKH, V. A. Inheritance of the number of ray flowers in sunflower. **Helia**, v. 43, n. 73, p. 123-131, 2020.

SOUZA, V. de C.; LORENZI, H. Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Fanerógamas nativas e exóticas no Brasil. **Nova Odessa: Instituto Plantarum**, p. 420, 2012.

STEVENS, J. T.E *et al.* Predictive links between petal color and pigment quantities in natural *Penstemon* hybrids. **Integrative and Comparative Biology**, v. 63, n. 6, p. 1340-1351, 2023.

SUN, W. *et al.* Molecular and biochemical analysis of chalcone synthase from *Freesia* hybrid in flavonoid biosynthetic pathway. **PloS one**, v. 10, n. 3, p. e0119054, 2015.

SUN, Y. *et al.* Distinct double flower varieties in *Camellia japonica* exhibit both expansion and contraction of C-class gene expression. **BMC plant biology**, v. 14, p. 1-11, 2014.

SUYAMA, T. *et al.* Inheritance of the double-flowered trait in decorative hydrangea flowers. **The Horticulture Journal**, v. 84, n. 3, p. 253-260, 2015.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. Universitat Jaume I, 2013.

TANAKA, Y. Plant pigments for coloration: anthocyanins, betalains and carotenoids. **Plant J**, v. 54, p. 733-749, 2008.

TANAKA, Y. *et al.* Flower color modification by engineering of the flavonoid biosynthetic pathway: practical perspectives. **Bioscience, biotechnology, and biochemistry**, v. 74, n. 9, p. 1760-1769, 2010.

TANAKA, Y.; BRUGLIERA, F. Metabolic engineering of flower color pathways using cytochromes P450. **Fifty years of cytochrome P450 research**, p. 207-229, 2014.

TANAKA, Y. *et al.* Multi-petal cyclamen flowers produced by AGAMOUS chimeric repressor expression. **Scientific reports**, v. 3, n. 1, p. 2641, 2013.

TANGWISIT, P.; MANOCHAI, B.; WANNAKRAIROJ, S. Inheritance of flower color in *Adenium obesum*. In: KASETSART UNIVERSITY ANNUAL CONFERENCE, 53., 2015, **Thailand. Proceedings** [...] Kasetsart University, Thailand, 2015. p.162-166.

TATSUZAWA, F. *et al.* Flavonoids from the Flowers of *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult., *Mandevilla sanderi* (Hemsl.) Woodson, and *Nerium oleander* L.(*Apocynaceae*). **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 99, p. 104347, 2021.

THEIßEN, G. Development of floral organ identity: stories from the MADS house. **Current opinion in plant biology**, v. 4, n. 1, p. 75-85, 2001.

THEIßEN, G.; MELZER, R.; RÜMPLER, F. MADS-domain transcription factors and the floral quartet model of flower development: linking plant development and evolution. **Development**, v. 143, n. 18, p. 3259-3271, 2016.

TILNEY-BASSETT, R. A. E. *et al.* The inheritance of red, salmon, rose-pink and soft-pink flower colours in zonal pelargoniums. **Journal of Horticultural Science**, v. 70, n. 3, p. 499-508, 1995.

TSUCHIMOTO, S. *et al.* The whorl-specific action of a petunia class B floral homeotic gene. **Genes to Cells**, v. 5, n. 2, p. 89-99, 2000.

VAINIO, J. *et al.* Petunia dihydroflavonol 4-reductase is only a few amino acids away from producing orange pelargonidin-based anthocyanins. **Frontiers in plant science**, v. 14, p. 1227219, 2023.

VAN DER KOOI, C. J. *et al.* How to colour a flower: on the optical principles of flower coloration. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 283, n. 1830, p. 20160429, 2016.

VAN DER KOOI, C. J.; SPAETHE, J. Caution with colour calculations: spectral purity is a poor descriptor of flower colour visibility. **Annals of Botany**, v. 130, n. 1, p. 1-9, 2022.

VAN DER WALT, K. **Population biology and ecology of the critically endangered succulent *adenium swazicum***. 2015. Tese de Doutorado, 2015..

WANG, Hui-Zhong *et al.* Genetic variation and cultivar identification in *Cymbidium ensifolium*. **Plant Systematics and Evolution**, v. 293, p. 101-110, 2011.

WANG, Z. *et al.* Molecular and metabolic insights into anthocyanin biosynthesis for spot formation on *lilium leichtlinii* var. *maximowiczii* flower petals. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 24, n. 3, p. 1844, 2023.

WEISS, M. R. Floral color change: a widespread functional convergence. **American Journal of Botany**, v. 82, n. 2, p. 167-185, 1995.

WHITNEY, H. M. *et al.* Conical epidermal cells allow bees to grip flowers and increase foraging efficiency. **Current Biology**, v. 19, n. 11, p. 948-953, 2009.

WILTS, B. D. *et al.* Ultrastructure and optics of the prism-like petal epidermal cells of *Eschscholzia californica* (California poppy). **New Phytologist**, v. 219, n. 3, p. 1124-1133, 2018.

XIANG, L. *et al.* CmMYB# 7, an R3 MYB transcription factor, acts as a negative regulator of anthocyanin biosynthesis in *chrysanthemum*. **Journal of Experimental Botany**, v. 70, n. 12, p. 3111-3123, 2019.

XIAO, Q. *et al.* A comparative study of flavonoids and carotenoids revealed metabolite responses for various flower colorations between *Nicotiana tabacum* L. and *Nicotiana rustica* L. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 828042, 2022.

XU, Q. *et al.* New insights into the influence of NHX-type Cation/H⁺ antiporter on flower color in *Phalaenopsis* orchids. **Journal of Plant Physiology**, v. 279, p. 153857, 2022.

XUE, L. *et al.* Flower pigment inheritance and anthocyanin characterization of hybrids from pink-flowered and white-flowered strawberry. **Scientia Horticulturae**, v. 200, p. 143-150, 2016.

YAMAGISHI, M.; YOSHIDA, Y.; NAKAYAMA, M. The transcription factor LhMYB12 determines anthocyanin pigmentation in the tepals of Asiatic hybrid lilies (*Lilium* spp.) and regulates pigment quantity. **Molecular Breeding**, v. 30, p. 913-925, 2012.

YAN, J.; WANG, M.; ZHANG, L. Light induces petal color change in *Quisqualis indica* (Combretaceae). **Plant Diversity**, v. 40, n. 1, p. 28-34, 2018.

YANG, J. *et al.* Multilevel regulation of anthocyanin-promoting R2R3-MYB transcription factors in plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 1008829, 2022.

YIN, X. *et al.* Regulation of MYB transcription factors of anthocyanin synthesis in lily flowers. **Frontiers in Plant Science**, v. 12, p. 761668, 2021.

YOSHIOKA, S. *et al.* The carotenoid cleavage dioxygenase 4 (CmCCD4a) gene family encodes a key regulator of petal color mutation in chrysanthemum. **Euphytica**, v. 184, p. 377-387, 2012.

YUAN, C. *et al.* Fatores de transcrição semelhantes a CmCYC2 podem interagir entre si ou se ligar ao promotor para regular o desenvolvimento da simetria floral em *Chrysanthemum morifolium*. **Plant molecular biology**, v. 103, p. 159-171, 2020.

ZHANG, C. *et al.* Identification, characterization and functional analysis of AGAMOUS subfamily genes associated with floral organs and seed development in Marigold (*Tagetes erecta*). **BMC plant biology**, v. 20, p. 1-17, 2020.

ZHANG, D. *et al.* Integrative Analysis of Metabolome and Transcriptome Reveals the Mechanism of Flavonoid Biosynthesis in *Lithocarpus polystachyus* Rehd. **ACS omega**, v. 7, n. 23, p. 19437-19453, 2022.

ZHAO, D.; TAO, J. Recent advances on the development and regulation of flower color in ornamental plants. **Frontiers in plant science**, v. 6, p. 261, 2015.

ZHAO, Lu-Qiu *et al.* Effects of cell morphology, physiology, biochemistry and CHS genes on four flower colors of *Impatiens uliginosa*. **Frontiers in Plant Science**, v. 15, p. 1343830, 2024.

ZHENG, X. *et al.* Arabidopsis transcription factor TCP4 represses chlorophyll biosynthesis to prevent petal greening. **Plant Communications**, v. 3, n. 4, 2022.

ZHONG, C. *et al.* The R2R3-MYB transcription factor GhMYB1a regulates flavonol and anthocyanin accumulation in *Gerbera hybrida*. **Horticulture Research**, v. 7, 2020.

ZHOU, Y. *et al.* Classification and association analysis of *Gerbera (Gerbera hybrida)* flower color traits. **Frontiers in Plant Science**, v. 12, p. 779288, 2022.

4 ARTIGO

HERANÇA GENÉTICA E SELEÇÃO EM PROGÊNIES DE ROSA-DO-DESRTO

RESUMO

Adenium obesum, popularmente conhecida como rosa-do-deserto é uma planta de destaque no cenário florícola dos últimos anos. No intuito de compreender a regulação genética da cor e disposição petalar para o desenvolvimento de novas cultivares, objetivou-se no presente trabalho realizar os estudos de herança genética da cor e disposição petalar em famílias de irmãos-completos em rosa-do-deserto e selecionar genótipos-ideótipos. Três genitores distintos para as variáveis consideradas foram utilizados em cruzamentos recíprocos: ICA-rxS; ICA-bC e ICA-roS. As progênies experimentais (F₁ e F₂) constituíram as famílias de *A. obesum*, a saber: RB (corola roxa e simples ♀ x corola branca e composta ♂), e o cruzamento recíproco denominado BR; BRo (corola branca e composta ♀ x corola rosa e simples ♂), e o cruzamento recíproco denominado RoB. Aplicou-se o teste do qui-quadrado (χ^2) para análise da segregação das características de cor e disposição petalar. Avaliou-se a distribuição de frequência das progênies F₁ em classes fenotípicas das características morfo-ornamentais para seleção de genótipos. A presença de antocianinas nas flores demonstrou-se dominante em todos os cruzamentos e a epistasia duplo dominante foi associada à herança desse caráter. Os resultados indicaram natureza digênica e interações epistáticas no controle da cor e disposição petalar. As hipóteses de epistasia dominante por recessivo (RB F₂) e epistasia duplo recessivo (BR, BRo e RoB F₁) explicaram os fenótipos de disposição petalar nas progênies do presente estudo. A diferença entre os tipos de epistasia em cada progênie foi atribuída à magnitude dos efeitos genéticos e a composição genotípica dos genitores. Por meio das análises de distribuição, bem como dissimilaridade genética selecionou-se genótipos-ideótipos para dar continuidade ao programa de melhoramento.

Palavras-chave: *Adenium obesum*; melhoramento de ornamentais; antocianina; caráter multipetalar; epistasia.

1 INTRODUÇÃO

Adenium obesum, popularmente conhecida como rosa-do-deserto, destaca-se por apresentar, além das características estéticas atrativas, resistência ao estresse hídrico, facilidade de manutenção e elevada variabilidade de formas e cores florais. Em função disso, o cultivo e comercialização da rosa-do-deserto difundiram-se nos últimos anos no Brasil (NIETSCHE; ALMEIDA; MENDES, 2021). A sua elevada diversidade fenotípica (RAMOS *et al.*, 2022) desperta o interesse de colecionadores e produtores que estão sempre motivados na busca por novidades. Por isso a espécie ganhou popularidade e notoriedade mundialmente, incorporando alto valor econômico e ornamental (OROZCO; GONZALEZ, 2021).

Mesmo tratando-se de uma espécie notória para o setor, sua cadeia produtiva ainda carece de informações técnicas e profissionalização. Para obtenção de plantas com novos atributos florais, a hibridação artificial é a ferramenta mais utilizada, combinando características agrônômicas e paisagísticas em novos híbridos. Os materiais que apresentem características desejáveis são clonados e comercializados. A produção e a comercialização de sementes desses novos materiais tornam-se inviável, uma vez que não são seguidas todas as etapas para o desenvolvimento de novas cultivares e os requisitos de homogeneidade, distinguibilidade e estabilidade não são atingidos (NIETSCHE; ALMEIDA; MENDES, 2021).

Dentre os principais objetivos dos programas de melhoramento da espécie, a cor e formato das flores bem como arranjo floral multipetalar merecem destaque (NIETSCHE; ALMEIDA; MENDES, 2021) uma vez que essas características são em grande parte razão pela apreciação do valor estético. No caso da rosa-do-deserto, a concentração de antocianinas é um fator decisivo na coloração pigmentar de *A. obesum* (TATSUZAWAA *et al.*, 2021). Contudo, não há informações sobre o controle genético dessas características, o que impede avanços na produção de novos padrões florais.

Estudos sobre a herança da coloração da corola em plantas ornamentais têm sido realizados há décadas (PARIS; HANEY, 1958; KEYSER *et al.*, 2013; RAVIKUMAR; DHATT, 2024). Para a rosa-do-deserto pouco se sabe sobre a herança da coloração petalar. Tangwisit *et al.* (2015) realizou hibridação entre

plantas com corola com ausência de pigmentação (corola branca) com uma planta de corola rosa e concluiu que a herança da ausência de pigmentação (corola de pigmentação branca) parece ser monogênica recessiva e a corola de pigmentação rosa apresentou-se com interação alélica do tipo dominância completa.

Nos estudos sobre disposições petalares, variações significativas em relação ao número de genes e interações gênicas também têm sido relatadas em diversos estudos (PIEPER; MONNIAUX; HAY, 2015; YUAN *et al.*, 2020). Em roseiras um único gene é responsável pela distinção entre rosas de flor única (com menos de 10 pétalas) e rosas de flor dupla (com 10 ou mais pétalas), com a característica de flor dupla sendo dominante sobre a característica de flor única (ROMAN *et al.*, 2015; KILIÇ *et al.*, 2024).

No intuito de compreender a regulação genética de caracteres de alta relevância morfo-ornamental para o desenvolvimento de novas cultivares, objetivou-se no presente trabalho estudar a herança genética da cor e disposição petalar em famílias de irmãos-completos e selecionar genótipos-ideótipos em rosa-do-deserto.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Estudo de herança: Localização experimental, genitores e condições de cultivo

A pesquisa foi conduzida no Instituto de Ciências Agrárias da Universidade Federal de Minas Gerais, *campus* Montes Claros, Minas Gerais, Brasil. O clima é considerado tropical de savana (Aw), segundo Koppen, com precipitação média anual 1029 mm, o período seco se estende de abril a outubro.

Os materiais vegetais de *A. obesum*, usados como genitores, foram obtidos a partir de viveiros credenciados (Italo Braga: <https://italobraga.com.br/> e Estância Vitória: <http://estanciavitoria.com/>). A seleção foi realizada com base em características contrastantes de cor da flor e disposição petalar. Os acessos utilizados receberam as seguintes denominações: ICA-rxS (corola roxa e disposição petalar simples); ICA-bC (corola branca e disposição petalar composta); ICA-roS (corola rosa e disposição simples). Sete clones de cada um dos acessos foram selecionados como genitores (FIGURA 1). As plantas foram mantidas em casa de vegetação, em vasos de 4 litros contendo substrato comercial da marca Bioplant®.

Os vasos foram alocados sobre bancada a 1,00 m de altura com distanciamento de aproximadamente 15 cm. O manejo nutricional, bem como controle de pragas e doenças seguiram recomendações para a espécie (NIETSCHE; ALMEIDA; MENDES, 2021).

Figura 1 - Genitores utilizados nas hibridações para obtenção das progênes F₁ de irmãos-completos A- ICA-rxS, B- ICA-bC e C- ICA-roS.



Fonte: Da autora, 2024.

2.1 Obtenção das populações segregantes

A partir de polinizações manuais controladas entre os genitores supracitados foram obtidas a primeira geração filial (F₁) para os cruzamentos RB, BR, BRo e RoB para elucidar os padrões de herança das características. Como a progênie F₁ era presumidamente autoincompatível, a população F₂ foi obtida pelo cruzamento entre plantas F₁ (irmãs-completas) de cada progênie (Tabela 1). A hibridação artificial entre os genitores foi realizada conforme metodologia descrita por Nietzsche *et al.* (2021).

Estabeleceu-se as populações F₁ e F₂ com o plantio das sementes em bandejas plásticas transparentes, contendo papel específico para essa finalidade (germitest), acondicionadas em estufas do tipo BOD, a 30°C e fotoperíodo de 12 horas. Após, em média, 15 dias, as plântulas germinadas foram transferidas para bandejas contendo substrato comercial Bioplant ®. Passados aproximadamente 60 dias, as mudas com cerca de três pares de folhas foram transferidas para vasos de plástico (10,5 cm de diâmetro x 7,5 cm altura), contendo o mesmo substrato comercial e levadas para casa de vegetação, com telado do tipo sombrit (30%),

permanecendo sob cultivo protegido durante todo o período experimental. Transplantes subsequentes, adubações, manejo da irrigação e o controle de pragas e doenças foram realizados conforme necessidades da cultura (NIETSCHE; ALMEIDA; MENDES, 2021). Os híbridos experimentais constituíram as populações segregantes de *Adenium obesum*, com número de indivíduos variáveis em cada família (Tabela 1).

Tabela 1 - Identificação dos genitores, das gerações filiais F₁ e F₂ e número de descendentes (Nd) obtidas em cada cruzamento de *A. obesum*, Montes Claros-MG, Brasil.

F ₁	Nd	F ₂	Nd
** RB (ICA-rxS ♀ x ICA-bC ♂)	58	F ₁ (RB) x F ₁ (RB)	88
** BR (ICA-bC ♀ x ICA-rxS ♂)	184		
** BRo (ICA-bC ♀ x ICA-roS ♂)	71		
** RoB (ICA-roS ♀ x ICA-bC ♂)	31		

Nota: ♂: doador dos grãos de pólen; ♀: receptor dos grãos de pólen

** Identificação do nome da progênie

Fonte: Elaborada pela autora, 2024.

3 Avaliação fenotípica da cor, presença/ausência de pigmentos e disposição petalar

A herança genética das características contrastantes de presença/ausência de pigmentos e cor da flor foram avaliadas a partir da análise de segregação observada nas progênies, oriundas do cruzamento ICA-rxS ♀ x ICA-bC ♂ (RB) (Tabela 1). A cor da flor foi avaliada nas famílias BR, BRo e RoB a partir das segregações observadas apenas na geração F₁ dos cruzamentos recíprocos entre os genitores (Tabela 1).

A disposição petalar em *A. obesum* foi avaliada a partir da segregação observada na progênie de irmãos-completos F₁ e F₂ da família RB e nas progênies F₁ dos cruzamentos BR, BRo, RoB (Tabela 1).

As progênies em período de florescimento foram avaliadas visualmente quanto à presença (1) e ausência (0) de pigmentação nas pétalas. Os padrões de

cores da Royal Horticultural Society (RHS) foram usados para avaliação visual da cor das flores e categorização dos fenótipos em classes de cores (roxo, rosa, branco, magenta claro, magenta escuro e vermelho). A disposição petalar foi verificado em três flores por planta, com classificação fenotípica de simples, na ocorrência de cinco pétalas, e composta para número de pétalas acima desse valor.

A partir dos valores observados nas avaliações fenotípicas realizou-se o teste do qui-quadrado (χ^2) para a análise da segregação fenotípica. As proporções esperadas foram definidas considerando a segregação de um gene (3:1), dois genes (9:7, 13:3, 15:1, :1:1, 9:6:1, 12:3:1 e 9:4:3) e três genes (63:1, 37:27) para todas as características. Foram testadas diversas combinações alélicas para explicar a presença de pigmento nas flores, a cor da flor e a disposição petalar. Foi aplicado o teste de heterogeneidade de segregação entre as populações, usando-se o teste de qui-quadrado de heterogeneidade, de forma a se testar a consistência dos resultados obtidos. Os testes foram realizados adotando-se um nível de 5% de significância, com auxílio do software estatístico Genes (Cruz, 2016).

3.1 Estudo de características qualitativas e quantitativas morfo-ornamentais em progênies F₁

Durante o período de pleno florescimento das progênies F₁ (Tabela 1) seis características foram avaliadas simultaneamente, com três repetições, para classificação fenotípica, a saber: longevidade das flores (LG), número de pétalas (NP), comprimento do tubo floral (CT), diâmetro da corola (DC), formato do lóbulo da corola (FC) e variegação da corola (VC).

Definiu-se os intervalos das classes com base nas medidas obtidas para os genitores, com o limite inferior abaixo dos valores fenotípicos do menor genitor e o superior acima dos maiores valores fenotípicos do maior genitor. O número de classes seguiu diretrizes do formulário de DHE de *A. obesum* (SNPC, 2024), bem como dados da literatura para outras plantas ornamentais (KILIÇ *et al.*, 2024). A estimativa da segregação transgressiva foi baseada no gráfico de distribuições de frequência, se o gráfico da distribuição da população F₁ exceder os parentais é interpretado como segregação transgressiva.

A longevidade floral foi expressa em número de dias da antese à queda da flor da planta. Categorizou-se a longevidade em baixa (menor que 9 dias), média (de

9 a 16 dias), alta (17 a 24 dias) e muito alta (a partir de 25 dias).

O número de pétalas foi obtido pela contagem individual de cada pétala e foi classificado como simples, quando a flor apresentou até cinco pétalas, e composto para flores com número de pétalas acima de 5.

Com um paquímetro digital, mensurou-se comprimento do tubo floral, da distância vertical a partir da base de inserção da sépala até a porção final da corola gamopétala. As três classes fenotípicas foram: curto (menor que 40 mm), médio (40 a 49 mm) e longo (a partir de 50 mm). O diâmetro da corola obtido na porção dos lóbulos livres da corola e classificado em pequeno (menor que 47 mm), médio (de 48 a 60 mm) e grande (acima de 60 mm).

Ao formato do lóbulo da corola foi atribuído valor de 1 a 5 conforme sequência: linear, elíptico, ovalado, obovado e arredondado. Para a variação da corola os valores fenotípicos variaram de 1 a 7, representando os tipos com as seguintes denominações: listrado, gradativo, pintado, centralizado, marginado estreito, marginado largo e composição (expressão fenotípica de 2 a 3 tipos de variação), ausente (flor sem variação, coloração sólida).

A distribuição das progênies F_1 nas classes fenotípicas foi verificada a nível de porcentagem para fazer inferências teóricas sobre a heranças as características.

Os dados quantitativos também foram submetidos a análise multivariada ao nível de 5% de significância. Utilizou-se a distância euclidiana padronizada média para obtenção da matriz de dissimilaridade. A dissimilaridade entre as progênies F_1 e os genitores foi analisada por meio mapa de calor de agrupamento hierárquico. O dendrograma foi obtido pelo método de agrupamento hierárquico UPGMA (*Unweighted Pair-Group Method using Arithmetic Averages*) com validação pelo coeficiente de correlação cofenética, e ponto de corte definido pelo critério de Mojena (1977). Para essas análises foi utilizado o software R (*R Core Team*, 2023) utilizando o pacote (*Multivariate Analysis*) (AZEVEDO, 2021).

3.2 Descrição de Genótipos-ideótipos

A partir dos dados das características morfo-ornamentais de relevância para valor estético propõe-se, oito grupos de genótipos ideais, a saber:

I – Flores vermelhas, disposição petalar composta (>5 pétalas), longevidade das flores de alta a muito alta (> 17 dias), diâmetro da corola superior a 60 mm,

lóbulo obovado/ arredondado e presença de variação;

II – Flores vermelhas, disposição petalar composta (>5 pétalas), longevidade das flores de alta a muito alta (> 17 dias), diâmetro da corola superior a 60 mm, lóbulo obovado/ovalado e ausência de variação;

III – Flores magenta claro, disposição petalar composta (>5 pétalas), longevidade das flores de alta a muito alta (> 17 dias), diâmetro da corola superior a 60 mm, lóbulo da corola arredondado/obovado e presença de variação composta;

IV – Flores magenta claro, disposição petalar composta (> 5 pétalas), longevidade das flores de alta a muito alta (> 17 dias), diâmetro da corola superior a 60 mm, lóbulo da corola obovado/ovalado e presença de variação marginado;

V – Flores magenta claro, disposição petalar composta (> 5 pétalas), longevidade das flores de alta a muito alta (> 17 dias), diâmetro da corola superior a 60 mm, lóbulo da corola ovalado/elíptico e ausência de variação.

VI – Flores brancas, disposição petalar composta (> 5 pétalas) e ausência de variação;

VII – Flores roxas, disposição petalar composta (> 5 pétalas) e presença de variação;

VIII – Flores vermelhas, disposição petalar composta (> 5 pétalas) e presença de variação.

4 RESULTADOS

4.1 Herança da presença/ausência de antocianina nas flores

Em todos os cruzamentos a presença da antocianina foi um caráter dominante. A proporção de segregação observada na progênie F₂ da família RB para a presença de antocianina da flor indica ocorrência de interação gênica do tipo epistática, duplo dominante (15:1) governando a herança desse caráter (Tabela 2). Esta proporção indica que neste cruzamento, o fenótipo branco só ocorre na presença dos alelos recessivos homozigotos nos dois loci. A presença de apenas um alelo dominante em quaisquer loci já é suficiente para expressão do caráter colorido, o que permite a síntese de antocianina.

Neste caso, assumindo que o fenótipo colorido é controlado pelos genes A e B, apenas a combinação genotípica aabb resultará em ausência de cor na flor. A

partir dos resultados obtidos pode-se inferir que o genótipo do genitor ICA-bC, de coloração petalar branca, provavelmente apresenta-se na condição recessiva para os dois genes (aabb).

Tabela 2 - Análise fenotípica da segregação da característica presença de pigmentos nos genitores e nas gerações F₁ e F₂ de *A. obesum*, Montes Claros-MG, Brasil, 2024.

Família	Proporção observada		Razão esperada	χ^2	p-valor
	P	A			
Genitores					
ICA-rxS	1	0	1:0		
ICA-bC	0	1	0:1		
ICA-roS	1	0	1:0		
Geração F₁					
ICA-rxS x ICA-bC (RB)	58	0	1:0		
ICA-bC x ICA-rxS (BR)	186	0	1:0		
ICA-bC x ICA-roS (BRo)	71	0	1:0		
ICA-roS x ICA-bC (RoB)	31	0	1:0		
Geração F₂					
F ₁ (ICA-rxS x ICA-bC) × F ₁ (ICA-rxS x ICA-bC)	80	4	15:1	0,3175	0,573 ^{ns}

^{ns} Não significativo a 5% de significância. P: presença, A: ausência.

Fonte: Elaborado pela autora, 2024.

4.2 Herança da cor da flor em *A. obesum*

Os três acessos usados nos cruzamentos produziram progênes com diversidade fenotípica, com flores de coloração branco, rosa a magenta, vermelho a roxo, além de variegações nas pétalas (FIGURAS 2, 3, 4 e 5). Toda a progênie F₁ da família RB exibiu uma única classe fenotípica, cor da flor vermelha (FIGURA 2, letras A, B C e D). Na geração F₂, verificou-se a expressão de novos fenótipos que segregaram de forma coerente com a proporção 12:3:1, em vermelho, roxo e branco, respectivamente (FIGURA 2, letras E, F, G e H). O teste qui-quadrado revelou que a que a cor da flor da rosa-do-deserto neste cruzamento, é governada pela ação da epistasia do tipo dominante, considerando os genitores ICA-rxS e ICA-bC (TABELA 3).

Figura 2- Segregação fenotípica da cor da flor e disposição petalar nas progênes F₂ da família RB de *Adenium obesum*.



Nota: A-C notar flores de *Adenium obesum* de cor vermelha (F_1); D- H: cores das flores da progênie F_2 ; A e E: notar flor de cor vermelha e disposição petalar simples, com variação do tipo marginado estreito. B: notar flor de cor vermelha e disposição petalar dupla, sem variação; D- flor de cor vermelha, disposição composta e presença de variação marginado largo. F e G: flor de cor roxa, disposição composta e presença de variação marginado largo. H: flor de cor branca disposição composta e ausência de variação.

Fonte: Elaborada pela autora, 2024.

A segregação fenotípica pode ser explicada pelo domínio completo em ambos os pares de genes, no entanto, quando um gene é dominante, ele oculta o fenótipo do outro gene. Infere-se que a cor vermelha é dominante sobre a roxa e branca na família RB. Para elucidar os genótipos da geração segregante em F_2 , propõem-se os genes A e B. Os genótipos com presença de um alelo dominante de A ($A_B_$ e A_bb) condicionam o fenótipo vermelho, enquanto o roxo ($aaB_$) é resultado da condição homocigota recessiva de A e presença do gene B, na forma homocigótica ou heterocigótica dominante. O recessivo ($aabb$) não produz nenhum transcrito que altere a cor da flor, que se manifesta como branca, o que corrobora a sugestão genotípica proposta para o ICA-bC ($aabb$).

Tabela 3 - Análise fenotípica da segregação da característica cor da flor nos genitores, gerações F_1 , F_2 da família RB de *A. obesum*, Montes Claros, Brasil, 2024.

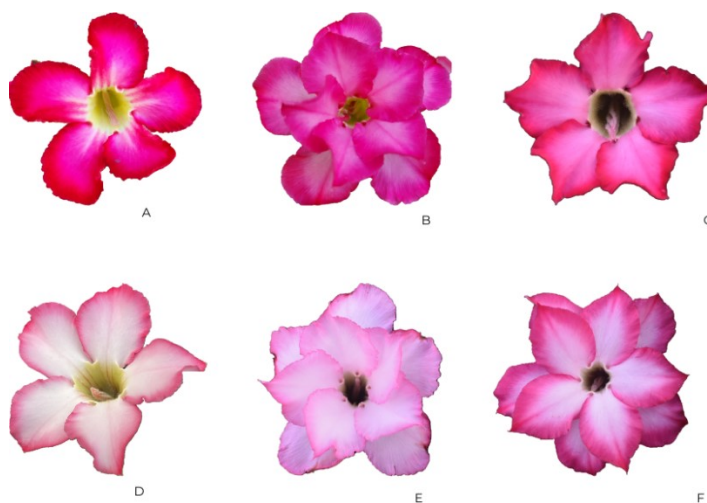
Família	Proporção observada		Razão esperada	χ^2	p-valor
	V	R B			
Genitores					
ICA-rxS	0	1 0	1:0:0		
ICA-bC	0	0 1	0:1:0		
Geração F₁					
ICA-rxS x ICA-bC (RB)	58	0 0	0:0:1		
Geração F₂					
F ₁ (RB) × F ₁ (RB)	71	9 8	12:3:1	4,92	0,0852 ^{ns}

^{ns} Não significativo a 5% de significância. V: vermelho, R: roxo, B: branco:

Fonte: Elaborado pela autora, 2024.

Ao contrário do padrão observado para RB (F₁), houve segregação fenotípica da cor da flor para as famílias (F₁) BRo e RoB, em três classes de cores, a saber: rosa, magenta escuro e vermelho (FIGURAS 3 e 4). Houve ajuste da segregação observada à razão fenotípica (12:3:1) e não rejeição da hipótese de epistasia dominante (Tabela 4).

Figura 3 - Segregação fenotípica da cor da flor e disposição petalar nas progênes F₁ da família BRo de *Adenium obesum*.

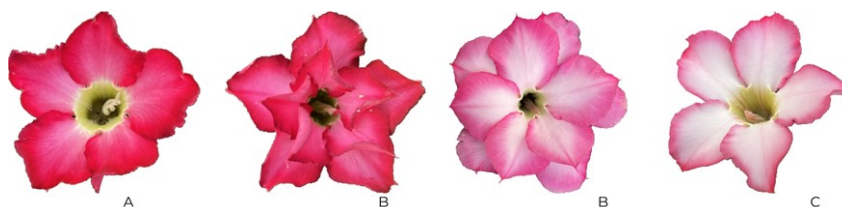


Nota: A-F notar flores de *Adenium obesum* de cor vermelha, rosa e magenta escuro (F₁); A: notar flor de cor vermelha e disposição petalar simples, com variação do tipo marginado largo. B: notar flor de cor magenta escuro e disposição petalar dupla, sem variação; C: flor de cor magenta escuro, disposição petalar simples e presença de variação marginado largo; D: flor de cor rosa e disposição simples e variação marginado estreito. E: flor de cor rosa, disposição composta e ausência de variação; F: flor de cor rosa, disposição composta e marginado largo.

Fonte: Elaborada pela autora, 2024.

Perante as novas classes fenotípicas constatadas, para entender melhor a composição genotípica, sugere-se dois genes, A e B, com duas formas alélicas (A, a, B, b). O alelo B em um dos loci, na condição dominante, é responsável pelo fenótipo rosa, impedindo a expressão dos alelos A ($A_B_$ e $aaB_$), o fenótipo magenta é condicionado pela ausência de expressão do B (A_bb), e o recessivo ($aabb$) se manifesta como vermelha.

Figura 4- Segregação fenotípica da cor da flor e disposição petalar nas progêneses F_1 da família RoB de *Adenium obesum*.



Nota: A-D: notar flores de *Adenium obesum* de cor vermelha, rosa e magenta escuro (F_1); A: flor de cor vermelha e disposição petalar simples, sem variação. B: notar flor de cor magenta escuro e disposição petalar dupla, sem variação; C: flor de cor rosa, disposição petalar dupla e presença de variação marginado largo; D: flor de cor rosa e disposição simples e variação marginado estreito.

Fonte: Elaborada pela autora, 2024.

Tabela 4 - Análise fenotípica da segregação da característica cor da flor nos genitores e geração F_1 da família BRo e RoB de *A. obesum*.

Família	Proporção observada				Razão esperada	χ^2	p-valor
	B	Ro	Mg	V			
Genitores							
ICA-bC	1	0	0	0	1:0:0:0		
ICA-roS	0	1	0	0	0:1:0:0		
Geração F_1							
ICA-bC x ICA-roS (BRo)		50	16	5	12:3:1	0,8122	0,666 ^{ns}
ICA-roS x ICA-bC (RoB)		24	4	3	12:3:1	1,172	0,556 ^{ns}

^{ns} Não significativo a 5% de significância. B: branco, Ro: rosa, Mg: Magenta, V: vermelho.

Fonte: Elaborado pela autora, 2024.

A análise da geração F_1 da família BR indicou que a segregação observada para as classes magenta claro e vermelho (FIGURA 5), não diferiu estatisticamente da razão fenotípica típica da epistasia dominante por recessivo (13:3) (Tabela 5).

Figura 5- Segregação fenotípica da cor da flor e disposição petalar nas progênes F₁ da família BR de *Adenium obesum*.



Nota: A-L: notar flores de *Adenium obesum* de cor vermelha magenta claro (F₁); A e E: notar flor de cor vermelha e disposição petalar composta, com variação do tipo marginado estreito. B e D: notar flor de cor vermelha e disposição petalar dupla, variação marginado largo; C: flor de cor vermelha, disposição petalar simples e presença de variação marginado largo; F: flor de cor vermelha e disposição simples e ausência de variação. G e J: flor de cor magenta claro, disposição composta e variação composta; H: flor de cor magenta claro, disposição simples e variação tipo pintado; K e L: magenta claro, disposição simples e variação tipo composta.

Fonte: Elaborada pela autora, 2024.

Dois genes, com duas formas alélicas parecem governar a cor da flor, considerando esse cruzamento da família BR. Nesse modelo, um alelo dominante em um locus pode afetar a expressão de ambos os alelos em um segundo locus, enquanto um alelo recessivo no segundo locus mascara a expressão de alelos no primeiro locus. Assim, ao considerar dois genes A e B, com alelo A epistático para B e b, e b é epistático para A e a, tem-se A_B_, A_bb, aabb (9+3+1) como possíveis genótipos para cor vermelha e (3) aaB_ e para flores de cor magenta claro. Isto ocorre porque o alelo A parece ser epistático e dominante, enquanto b é epistático e recessivo, com A inibindo B.

Tabela 5 - Análise fenotípica da segregação da característica cor da flor nos

genitores e geração F₁ da família BR de *A. obesum*, Montes Claros, Brasil, 2024.

Família	Proporção observada				Razão esperada	χ ²	p-valor
	B	Ro	V	Mg			
Genitores							
ICA-bC	1	0	0	0	1 0 0 0		
ICA-rxS	1	0	0	0	0 1 0 0		
Geração F₁							
ICA-bC x ICA-rxS (BR)			159	25	13 : 3	3,219	0,072 ^{ns}

^{ns} Não significativo a 5% de significância. B: branco, Ro: rosa, Mg: Magenta, V: vermelho.

Fonte: Elaborado pela autora, 2024.

4.3 Herança da disposição petalar

Em todos os cruzamentos testados os progenitores eram contrastantes para essa característica e apresentavam disposição petalar simples a composta. O teste qui-quadrado para a família RB (F₂) demonstrou ajuste à hipótese de segregação 13:3 (simples: composta), o que denota uma natureza digênica, com interação gênica epistática dominante por recessiva para a herança deste caráter (Tabela 6).

Tabela 6. Análise fenotípica da segregação da característica disposição petalar nos genitores e nas gerações F₁ das famílias BR, BRo e RoB e F₂ da família RB de *A. obesum*, Montes Claros, Brasil, 2024.

Família	Proporção observada	Razão esperada	χ ²	p-valor
	Simple	Composta		
Genitores				
ICA-rxS	1	0	1:0	
ICA-bC	0	1	0:1	
ICA-roS	1	0	1:0	
Geração F₁				
ICA-bC x ICA-rxS (BR)	101	90	9:7	0,88 1 ns
ICA-rxS x ICA-bC (RB)	31	27	9:7	0,18 5 ns
ICA-bC x ICA-roS (BRo)	29	42	7:9	0,24 3 ns
ICA-roS x ICA-bC (RoB)	16	15	9:7	0,77 8 ns
Geração F₂				
F ₁ (RB) × F ₁ (RB)	74	16	13: 3	0,55 8 ns

^{ns} Não significativo a 5% de significância.

Fonte: Elaborado pela autora, 2024.

Nesse modelo, um alelo dominante em um locus pode afetar a expressão de ambos os alelos em um segundo locus, enquanto um alelo recessivo no segundo locus mascara a expressão de alelos no primeiro locus. Assim, ao considerar dois genes A e B, com alelo A epistático para B e b, e b é epistático para A e a, tem-se A_B_, A_bb, aabb (9+3+1) como possíveis genótipos para disposição simples e (3) aaB_ e para flores de pétalas compostas. Isto ocorre porque o alelo A é epistático e dominante, enquanto b é epistático e recessivo, com A inibindo B.

O padrão de segregação fenotípica da disposição petalar das famílias F₁ BR, BRo e RoB ajustou-se à hipótese 9:7, que parece resultar da interação epistática duplo recessiva (Tabela 6). Nesse tipo de epistasia os dois genes dominantes se complementam, por isso observou-se essa razão de segregação. Na família BR e RoB segregaram em 9 (simples): 7 (composta), enquanto na BRo a condição composta foi predominante nas flores (composta: simples). Assumindo-se os genes A e B, dada razão fenotípica observada nas famílias BR e RoB (F₁), os genótipos com presença de alelo dominante em cada loco (9 A_B_) expressam o fenótipo simples e os genótipos com duplos recessivos (3 A_bb, 3 aaB_ e 1 aabb) exibem flores compostas. No entanto, houve diferenças entre os cruzamentos quanto ao fenótipo predominante para BRo, com os possíveis genótipos para as flores compostas (9 A_B_). A combinação entre ICA-bC e ICA-roS parece favorecer a duplicidade das pétalas. A ação combinada de dois genes é necessária para obter flores compostas. Mesmo diferindo o tipo de ação epistática a predominância fenotípica não diferiu entre os recíprocos RB e BR.

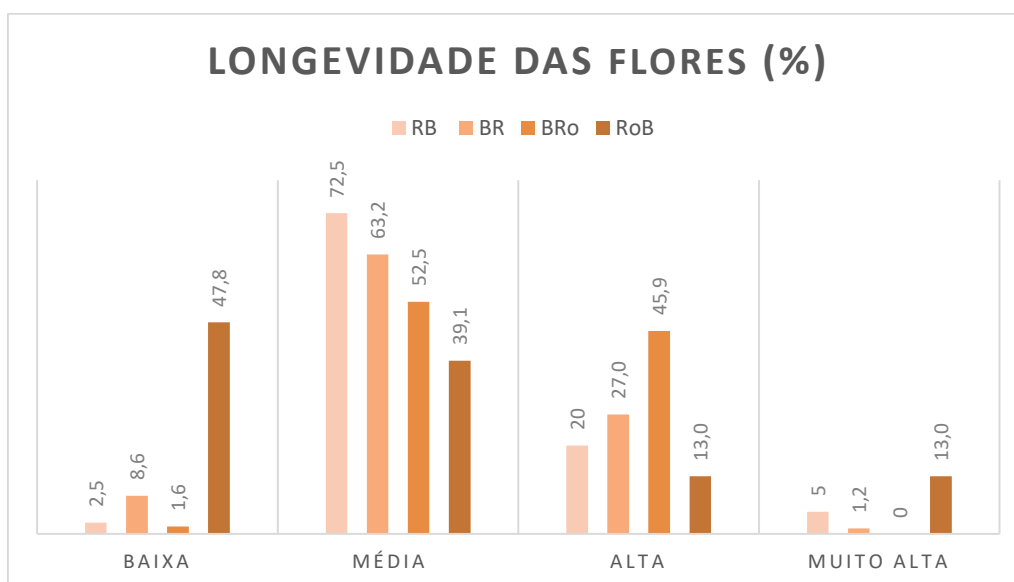
4.4 Estudo de características qualitativas e quantitativas morfo-ornamentais em progênies F₁

4.4.1 Longevidade floral

Os genitores ICA-rxS, ICA-bC e ICA-roS, nas condições do presente estudo, apresentaram longevidade média, média e muito alta, respectivamente. As flores das progênies F₁ permaneceram nas plantas em média por 15 dias, com fenótipo médio.

De todas as progênes F₁, 60,98% apresentaram longevidade média das flores e apenas 2,44% das progênes expressaram a condição de longevidade muito alta, superando a média do maior valor para os genitores (GRÁFICO 1). Com exceção da família BRo, que segregou para três classes, todas as demais progênes segregaram nas quatro classes para essa característica.

Gráfico 1- Longevidade das flores das progênes F₁ de *A. obesum* das famílias RB, BR, BRo e RoB.



Fonte: Elaborado pela autora, 2024.

Apesar família da RoB ser advinda da hibridação entre genitores caracterizados por apresentarem longevidades alta (ICA-roS) e média (ICA-bC) e apresentar a melhor média de longevidade das flores (17 dias), foi observada uma grande proporção de indivíduos na classe fenotípica de longevidade baixa (47,8%), frente aos 26% das classes alta e muito alta combinadas. Em contrapartida, na combinação recíproca dos mesmos genótipos dando origem a família BRo, as

plantas distribuíram-se quase em mesma proporção nas classes de média (52,5%) e alta longevidade (45,9%), seguida pela baixa longevidade de apenas 1,6% das ocorrências. Nessa família não houve progênie transgressiva, expressa pela condição de longevidade muito alta.

As progênies F₁ das famílias RB e BR produziram em torno de 72,5% e 63,2% das progênies com padrão de longevidade média. Vale ressaltar que ambos os genitores (ICA-bC e ICA-rxS) foram caracterizados por apresentar padrão de média longevidade. Para essas famílias, os fenótipos de alta longevidade ocorreram na proporção de 20 e 27%, respectivamente. A proporção de plantas de longevidade muito alta foram superiores às de longevidade baixa quando o genótipo ICA-bC foi doador de pólen.

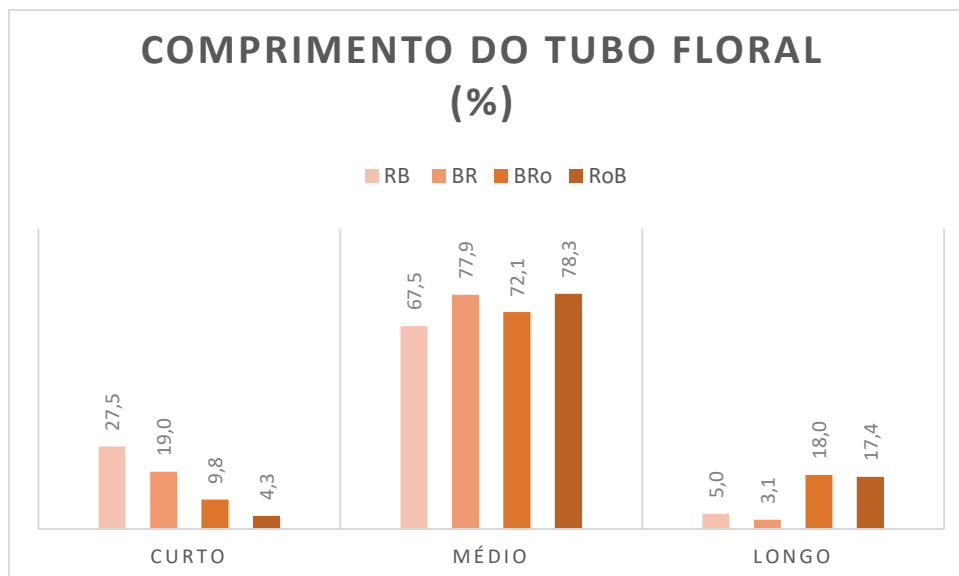
4.4.2 Comprimento do tubo floral

O comprimento médio do tubo floral (CT) foi classificado como médio, médio e longo, para ICA-rxS, ICA-bC e ICA-roS, respectivamente. A média geral de todas as progênies F₁ foi 44,08 mm, classificada como de comprimento médio do tubo floral. As progênies de cada família apresentaram valores mínimo e máximo para esse caráter na faixa de 31mm a 58 mm, indicando superioridade de alguns indivíduos, e que algumas progênies diferiram marginalmente dos genitores.

Entre todas as progênies F₁ houve predomínio para o tamanho médio (75,3%), seguida da maior proporção de flores com tubo floral curto (17,1%). Apenas 7,7% das progênies F₁ foram consideradas transgressivas positivamente para esse caráter, exibindo tubo floral longo, acima de 50 mm. Em ambos os cruzamentos recíprocos RB e BR (médio X médio) houve segregação para todas as classes. O fenótipo médio parece ser dominante sobre os fenótipos curto e longo (GRÁFICO 2).

Nas progênies BRo (médio X longo) e RoB (longo X médio) predominou o fenótipo médio sobre os fenótipos longo e o curto. Nos recíprocos RoB e BRo foram observados valores de 17 e 18% de plantas com comprimento de tubo floral superior a 50mm. A segregação transgressiva negativa foi mais frequente nas famílias RB e BR (GRÁFICO 2).

Gráfico 2- Comprimento do tubo floral das progênies F₁ de *A. obesum* das famílias RB, BR, BRo e RoB.



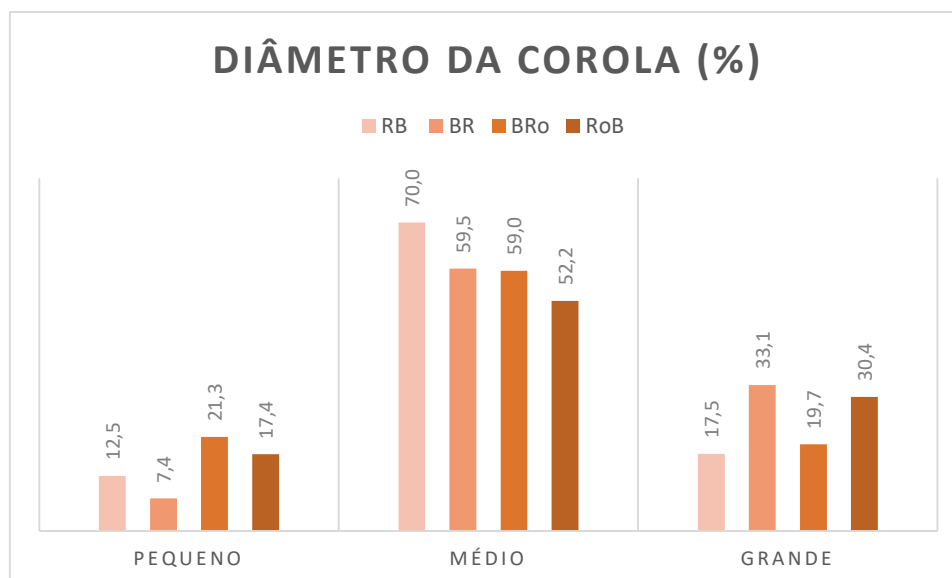
Fonte: Elaborado pela autora, 2024.

4.3 Diâmetro da corola

O diâmetro da corola (DC) foi classificado como médio, grande e médio, para ICA-rxS, ICA-bC e ICA-roS, respectivamente. A média do diâmetro da corola das flores de todas as progênes F₁ foi de 55,53 mm, classificado fenotipicamente como médio. Ao considerar todas as progênes, 60% apresentaram diâmetro da corola que foi classificado como médio (48 a 60 mm), e as demais se distribuíram em 27,9% na classe grande (a partir de 61 mm) e 17,1 na pequena (menor que 47 mm). Todas as progênes segregaram para as três classes de diâmetro (GRÁFICO 3).

Nos cruzamentos entre plantas com DC médio X grande (RB) e grande X médio (BR) as progênes segregaram para médio (70 e 59,5%), grande (17,5 e 33,1%) e pequeno (12,5 e 7,4%) (GRÁFICO 3). Nos recíprocos BRo e RoB, quando o ICA-bC foi o genitor feminino, a sequência de predominância fenotípica observada foi: média, pequena e grande.

Gráfico 3- Diâmetro da corola das progênes F₁ de *A. obesum* das famílias RB, BR, BRo e RoB.



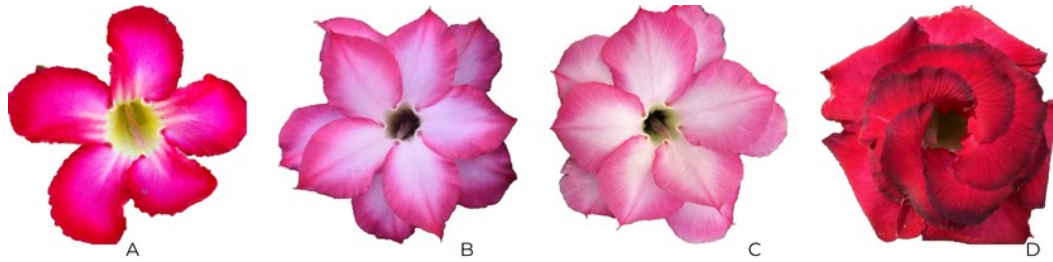
Fonte: Elaborado pela autora, 2024.

As progênes F₁ com diâmetro floral pequeno ocorreram com mais frequência nas famílias BRo e RoB. Os indivíduos dessas famílias distribuíram-se de forma semelhante entre as classes fenotípicas. Em contrapartida, as famílias BR e RoB apresentaram as maiores proporções de indivíduos transgressivos positivamente.

4.4 Formato do lóbulo da corola

Para as progênes F₁ de rosa-do-deserto predominou o formato obovado no lóbulo da corola (60%), seguido pelo ovalado (18,8%), elíptico e arredondado (10%) (FIGURA 6). Na família RB, cujos genitores eram contrastantes (arredondado x obovado), a progênie segregou em três classes, com predomínio do formato obovado (70%) e ovalado e arredondado com as mesmas proporções (GRÁFICO 4), não foi observada nenhum indivíduo com formato elíptico. Na família BR, houve segregação nas 4 classes fenotípicas, com o fenótipo obovado em maior proporção (65%), para 20,9% de ovalado e 13,5% de arredondado, e rara ocorrência (0,6%) do formato elíptico (GRÁFICO 4).

Figura 6- Segregação fenotípica do formato da corola nas progênes de *Adenium obesum*.

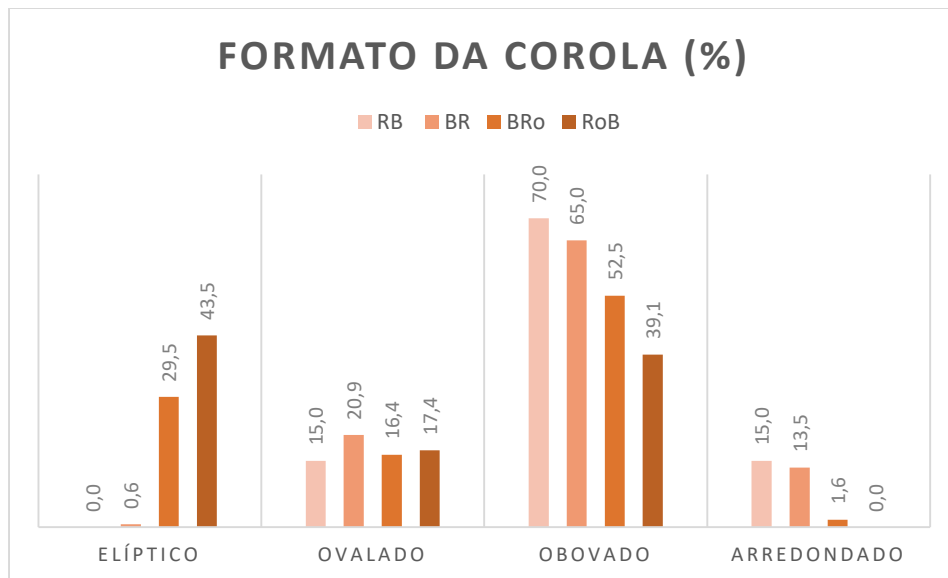


Nota: A: formato elíptico, B: formato ovalado, C: formato obovado, D: formato arredondado.

Fonte: Elaborada pela autora, 2024.

Na família RoB (elíptico x obovado), o formato elíptico foi observado em maior porcentagem (43,5%), seguido pelo obovado (20,9%), mas não ocorreu formato arredondado na corola dessa progênie. Na BRo, o comportamento foi inverso, com predominância dos fenótipos obovado em comparação ao elíptico, e com poucos indivíduos expressando o fenótipo arredondado (1,6%) (GRÁFICO 4).

Gráfico 4- Formato do lóbulo da corola das progênes F₁ de *A. obesum* RB, BR, BRo e RoB.



Fonte: Elaborado pela autora, 2024.

4.5 Variação da corola

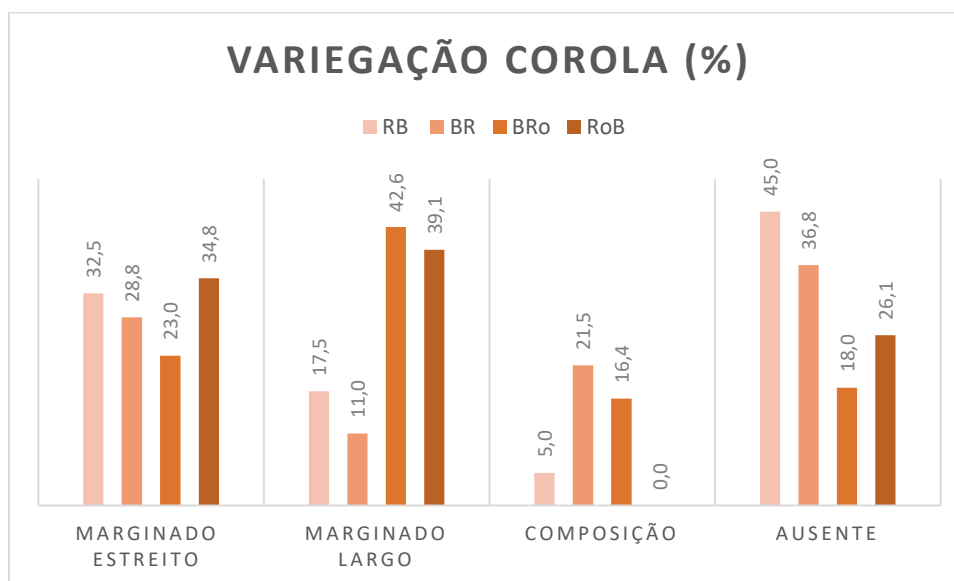
As flores da maioria das progênes apresentaram presença de variação na corola (66,8%). O tipo marginado estreito foi o de maior ocorrência (28%), seguido

pelo marginado largo (20,9%) e a composição (16,4%) entre os tipos pintado, centralizado e marginados (FIGURAS 2, 3, 4,5).

Houve segregação diferenciada de cada progênie nas classes fenotípicas de variegação, a saber: RB: 3 classes, BR: 6 classes, BRo: 3 classes, RoB: 2 classes. As progênies F₁ oriundas de cruzamentos entre genitores ausentes para esse caráter, RB e BR, apresentaram variegação em 55% e 63,2% das flores, respectivamente. Na família RB, o tipo marginado estreito (32,5%) de VC foi dominante sobre o marginado largo (17,5%) e sobre a composição (5%) (GRÁFICO 5). No entanto, no cruzamento recíproco (BR), a segunda posição da distribuição fenotípica foi ocupada pelo fenótipo composição, seguido por marginado largo, listrado, pintado e centralizado. Entre as progênies BRo e RoB o tipo de marginado largo foi dominante sobre o estreito, seguindo o padrão do genitor ICA-roS.

Ao considerar todas as progênies F₁ a ocorrência individual dos tipos de variegação listrado, gradativo, pintado e centralizado foi rara (GRÁFICO 5).

Gráfico 5- Variegação da corola das progênies F₁ de *A. obesum* das famílias RB, BR, BRo e RoB.



Fonte: Elaborado pela autora, 2024.

Nos cruzamentos em que os genitores não expressavam variegação, RB e BR, a condição ausente foi maior em comparação aos recíprocos nos quais o ICA-

Nota: Caracteres avaliados: Longevidade da flor (LG), número de pétalas (NP), comprimento do tubo floral (CT), diâmetro da corola (DC), formato da corola (FC) e variegação da corola (VC). Híbridos experimentais (F₁): BR (ICA-bC ♂ X ICA-rxS ♀), BRo (ICA-bC ♂ X ICA-roS ♀), RB (ICA-rxS ♂ X ICA-bC ♀), RoB (ICA-roS ♂ X ICA-bC ♀). Fonte: Elaborado pela autora, 2024.

O primeiro grupo foi constituído apenas pelo genitor ICA-roS, e caracterizou-se por apresentar as maiores estimativas de longevidade, comprimento do tubo floral, e a menor média para formato da corola, indicando predomínio dos tipos mais estreitos. Para as características CT e VC o ICA-roS apresentou as melhores médias para esse carácter seguido das suas progênes. O número de pétalas do genitor ICA-roS foi igual ao ICA-rxS, que já pertence ao segundo grupo. O grupo II agregou dois genitores (ICA-bC e ICA-rxS) e todas as progênes F₁. ICA-rxS e ICA-bC diferiram entre si em quatro das seis características avaliadas. As progênes diferiram em algumas características de ambos os genitores e entre si a depender o genitor masculino e feminino.

As progênes RB e BR, demonstraram melhor performance que ambos os genitores para LG e VC. A família RB se comportou de forma semelhante ao genitor masculino (ICA-bC) para CT e FC. Na família BR, as progênes apresentaram comportamento semelhante ao ICA-bC para CT, DC e FC. Para a combinação entre ICA-rxS e ICA-bC, o NP foi o maior para o ICA-bC, bem como quando ele foi usado como doador de pólen. As médias de CT e DC do ICA-bC foram superiores ao ICA-rxS. Entre suas progênes as que tiveram ICA-bC como genitor feminino foram superiores. O formato da corola foi maior para ICA-rxS do que ICA-bC e nos cruzamentos em que o ICA-rxS foi o genitor feminino.

As progênes BRo e RoB foram as mais próximas fenotipicamente e os acessos ICA-roS e ICA-bC os mais dissimilares. Ao comparar os genitores das progênes BRo e RoB verificou-se que o ICA-roS apresentou maior LG, CT e VC, enquanto o ICA-bC expressou os melhores valores fenotípicos para NP, DC e FC. Nesses cruzamentos recíprocos as progênes diferiram entre si para todas as características, mas foram as famílias que expressaram maiores médias de LG, NP, CT e VC. Na família BRo, em que ICA-bC foi utilizado como genitor feminino, as progênes responderam melhor para NP e VC. Ao contrário, quando esse genitor foi o doador de pólen a progênes expressaram melhores médias para LG, CT e DC, na RoB.

No entanto, as variações relatadas sobre as características e o uso dos genitores como doador ou receptor de pólen só ficaram claras entre os recíprocos. Em geral, não se pode afirmar que o ICA-bC, por exemplo, como genitor feminino resultará sempre em incremento de CT e DC. Na verdade, se somarmos as médias das progênes com ICA-bC como genitor feminino e compará-las com os cruzamentos em que ele foi doador de pólen não há diferença.

4.7 Seleção em progênes e Indicação de Genótipos-ideótipos

As progênes BR e RoB promoveram maior incremento para as características morfo-ornamentais avaliadas, no entanto, em todas as progênes a ocorrência de genótipos-ideótipos foi constatada.

Considerando a avaliação de dados quantitativos e qualitativos nas progênes, bem como os atributos visuais e valor estético, indicamos os seguintes genótipos para dar início a um programa de cruzamentos e seleção de indivíduos superiores no programa de melhoramento: RB7, R7B4G, B3R359, B4R639, RB1, B3R313, B2R42, B7Ro69, B2R77, B2R420, B2R415, B7Ro91, RoB42, RoB437, B7Ro25, RoB452, 1025RB10 (branca), 1025RB27 (roxa), 1132RB81 (vermelha).

5 DISCUSSÃO

5.1 Herança da presença/ausência de antocianinas e cor das pétalas em *A. obesum*

Considerando os genitores utilizados e cruzamentos realizados, a presença de antocianinas nas pétalas de rosa-do-deserto demonstrou ser um caráter dominante, tanto nas gerações F₁ e F₂ das quatro famílias de irmãos-completos avaliadas. A progênie F₂ da família RB indicou a ocorrência de interação gênica do tipo epistática para a ausência de antocianinas, duplo dominante (15:1) governando a herança desse caráter. Os fenótipos brancos nas pétalas de rosa-do-deserto parecem ser condicionados pela presença dos alelos recessivos para os dois loci. Nos demais cruzamentos, as populações F₁ avaliadas também demonstraram predomínio do mesmo comportamento fenotípico e indicaram que as interações gênicas do tipo epistáticas predominaram na expressão da característica da

presença de antocianinas.

A cor das flores é uma das características ornamentais mais importantes e as antocianinas são componente chave na determinação (Wang *et al.*, 2023). De acordo com Zhao *et al.* (2024) compreender os mecanismos de controle desse caráter fornece suporte para o melhoramento, com impacto econômico significativamente benéfico no mercado de flores.

De acordo com Tatsuzawaa *et al.* (2021) as antocianinas são os principais pigmentos na ocorrência dos fenótipos coloridos em *A. obesum*. Considerando os resultados do presente estudo, este fenótipo parece ser induzido pela presença de ao menos um alelo dominante de qualquer um dos dois genes que sugerimos estar governando esse caráter. A ausência dos alelos dominantes produzirá uma flor branca. A epistasia é um mecanismo de interação dos produtos gênicos expresso a nível fenotípico, modificando a segregação clássica prevista para dois genes (Dwivedi *et al.*, 2024). Interações epistáticas entre genes flavonoides são comuns porque há várias enzimas-chave na via biossintética dos flavonoides com múltiplos precursores (Hughes; Khazaei; Vandenberg, 2020).

Pode-se inferir também que, para os programas de melhoramento da espécie, a partir desses dados, e visando incrementar as chances de obtenção de fenótipos com a ausência de antocianinas nas pétalas em rosa-do-deserto, será necessária a utilização de pelo menos um dos genitores com ausência de antocianinas. Neste caso, o surgimento de indivíduos duplo-recessivos só ocorrerá a partir da segunda geração filial, em uma proporção reduzida, considerando genitores em homozigose. A partir desta etapa bastará identificar os indivíduos na F₂ que apresentam o fenótipo e que poderão ser usados nos sistemas de propagação assexuada, seguindo para a comercialização dos clones, prática trivial para a espécie.

A ação genética epistática foi determinante para o caráter de cor da flor em todos os cruzamentos de *A. obseum* deste estudo, entretanto, o tipo diferiu em um dos cruzamentos. Isso pode ser atribuído à magnitude dos efeitos genéticos e da composição genotípica dos genitores (Modha *et al.*, 2018). Possíveis discordâncias podem ser relatadas envolvendo genitores com fixação diferenciada de alelos (Srivastava *et al.*, 2019).

Para o cruzamento específico realizado no presente estudo entre genótipos de flores roxas com flores brancas, bem como observado para *Solanum melongena* (Sidhu *et al.*, 2022), a combinação desses genótipos pode dar origem ao

desenvolvimento de uma variedade de cores em F₂, no entanto não há homozigose para todos esses genótipos neste estágio. No presente estudo a família RB apresentou epistasia dominante na geração F₂ (12:3:1) com a formação de genótipos de cor vermelha, roxa e branca na segunda geração filial.

A expressão de genes estruturais da rota de biossíntese das antocianinas e possíveis relações competitivas por mesmo substrato podem explicar a variação fenotípica das flores, observada em RB (F₂). A predominância observada de flores vermelhas sugere que a maioria das plantas provavelmente possui alelos que promovem a produção de antocianinas vermelhas, devido à presença de alelos funcionais para enzimas-chave na via de biossíntese de antocianina. Provavelmente, o gene que codificam a enzima F3'H que atua na conversão de um composto precursor para a via da cianidina, que é um pigmento de cor vermelha poderia estar envolvido na determinação do fenótipo observado (Lou *et al.*, 2023; Zhao; Tao, 2015; Fatihah *et al.*, 2022; Tanaka, 2006; Deng *et al.*, 2018).

Todavia, ao considerar a cor roxa das pétalas do genitor ICA-rxS e o surgimento de genótipos roxos na geração F₂, podemos supor a presença também do gene que codifica a enzima F3'5'H desempenhando um papel importante na rota metabólica de síntese das antocianinas (ISHIGURO *et al.*, 2012). A contribuição da enzima F3'5'H para produção de antocianinas tipo delphinidina e cor roxa a azul em flores é bem descrita na literatura (Katsumoto, *et al.*, 2007; Tanaka, 2012; Qi, *et al.*, 2013; Tanaka; Brugliera, 2013, Noman *et al.*, 2017; Noda *et al.*, 2018; Lou *et al.*, 2023). Em função da impossibilidade de obter progênies por autofecundações na planta, a intensidade da cor roxa poderá ser intensificada por retrocruzamento com o pai de cor roxa (ICA-rxS).

Segundo Fiévet *et al.* (2010), a epistasia, em termos fenotípicos, pode imitar a superdominância, o que pode permitir explorar heterose e obter híbridos F₁ com valor ornamental. Efeitos epistáticos podem contribuir para vigor híbrido nas culturas, desde que poucos genes estejam associados ao controle do caráter (Dwivedi *et al.*, 2024). Essa abordagem poderia ser uma estratégia viável para a rosa-do-deserto, tratando-se de uma planta com indícios de endogamia (dados observados e não publicados).

O conhecimento do modo de herança também se reflete na escolha dos genitores, com seleções fenotípicas mais assertivas, permite também estimar os tamanhos populacionais necessários para atingir objetivos específicos de

melhoramento, prevendo os prováveis padrões de segregação de características na progênie e por fim, incrementando a eficácia no processo de seleção e melhoramento da espécie (Cao *et al.*, 2017; Dwivedi *et al.*, 2024).

Na família BR (F₁) a segregação fenotípica de flores vermelhas dominantes sobre as flores de cor magenta clara parece ser o resultado da ação de dois genes com efeito epistático. Esse padrão de cores sugere que o fenótipo vermelho dominante resulta da presença de alelos funcionais para enzimas-chave na via de biossíntese de antocianinas e maior acúmulo do pigmento. Em contraste, o fenótipo magenta claro pode resultar de menor conteúdo de antocianinas provocado pela condição recessiva (Yamagishi *et al.*, 2012; Zhao *et al.*, 2024).

No entanto, diante desses fenótipos, explicações adicionais precisam ser apontadas. É importante ponderar que, para a produção das antocianinas, nem só as enzimas-chave podem ser determinísticas. Há evidências que, além dos genes estruturais da biossíntese de antocianinas, há comprometimento dos genes reguladores de transcrição no desenvolvimento da cor das flores por meio da regulação temporal e espacial dos genes estruturais (Zhao; Tao, 2015). Eles ativam ou suprimem a transcrição e expressão dos genes alvo e, portanto, regulam produção de antocianinas (Zhang *et al.*, 2003; Wang *et al.*, 2023).

A regulação de enzimas e fatores de transcrição envolvidos na biossíntese de antocianina pode alterar significativamente as cores das flores (Lou *et al.*, 2023). Portanto, a variação de cor pode ser atribuída à concentração do pigmento antocianina, e a cor mais profunda resulta de uma maior quantidade de pigmento (Yamagishi *et al.*, 2012; Zhao *et al.*, 2024).

Para as famílias BRo e RoB (F₁) em vista dos fenótipos rosa, magenta e vermelho, as sugestões gênicas baseadas na via biossintética da antocianina, propostas para RB (F₂) não parece fazer sentido. Para elucidar possíveis genes candidatos para a expressão fenotípica observada aqui, a concorrência entre os produtos gênicos F3'H e F3'5'H deve ser considerada (Ishiguro; Taniguchi; Tanaka, 2012; Lou *et al.*, 2023). A enzima codificada pelo gene dominante se expressa e há formação de antocianinas e a cor rosa é predominante. O fenótipo magenta indica uma alteração no conteúdo de antocianina, devido à presença de apenas um alelo dominante. No entanto, a cor vermelha é condicionada pela inibição da expressão gênica e, por conseguinte, a ausência da produção das enzimas anteriores que poderiam competir com F3'H pelo substrato. Isso devido à recessividade que inibe

atividades de, por exemplo, CHS ou F3'5'H, levando ao acúmulo de antocianinas vermelhas. Na ausência do gene dominante houve produção de cianidina e flores vermelhas (Zhao *et al.*, 2024).

As cores das flores em *Impatiens uliginosa* foram justificadas sob a perspectiva das diferenças de conteúdo e tipo de pigmento. As flores de cor rosa apresentaram diversidade de antocianinas e pigmentos exclusivos, não constatados nas demais. Nas vermelhas houve predominância da cianidina e a cor vermelha intensa foi resultado de maiores conteúdos totais de antocianinas (Zhao *et al.*, 2024). Isso pode corroborar a explicação para o fenótipo vermelho encontrado por este estudo, em que o predomínio da cianidina pode ter sido determinístico.

Na literatura há indicações da ação enzimática CHS produzindo o fenótipo rosa em flores (Sun *et al.*, 2015; Zhao *et al.*, 2024), o que pode fazer desse gene também um forte candidato. Mas, é importante considerar que a cor real do pigmento não depende apenas das reações de catalisação da enzima, mas também de outros fatores como pH e co-pigmentação, temperatura e luz (Noman *et al.*, 2017; Zhao; Tao, 2015).

Para a rosa-do-deserto a cor petalar rosa é considerada uma das mais comuns na espécie. No entanto, o interesse mercadológico para flores de coloração mais conspícuas como vermelho e roxo é maior, por serem mais chamativas e podem atribuir maior valor ornamental (Hong *et al.*, 2022; Hûla; Flegr, 2016). A diversificação da cor das flores tem um impacto econômico benéfico no mercado de flores (Zhao *et al.*, 2024). Diante dos resultados da família BRo e RoB pode-se inferir que para obter a cor vermelha será necessário considerar um parental com esse fenótipo. Mas, a condição homozigota recessiva pode diminuir a frequência do fenótipo. Portanto, na escolha dos genitores, o padrão petalar de cor rosa não deve ser considerado com a finalidade de obter diversidade de pigmentação petalar na progênie. Ademais, outras características fazem com que essa planta não seja considerada em cruzamentos para obter indivíduos superiores, longo período juvenil e baixa produtividade de flores (dados não apresentados).

5.6 Herança da disposição petalar das flores de *A. obesum*

No presente estudo, o fenótipo composto para disposição petalar da rosa-do-deserto foi determinado pela ação epistática de dois genes, no entanto, variou o tipo

de interação entre as famílias avaliadas. Isso pode ser atribuído as diferentes composições genótípicas dos genitores usados em cada cruzamento.

O modelo ABC(DE), introduzido para explicar a regulação genética na determinação de órgãos florais, preconiza que a identidade de cada componente do verticilo floral é determinada por uma combinação de genes agrupados em três classes funcionais homeóticas, chamadas genes de classe A, B e C, respectivamente (Theissen, 2001). Por exemplo, se os genes de classe A ou B forem superexpressos ou mal regulados, isso pode levar à formação de pétalas extras em vez de estames. Sem a função dos genes de classe C o desenvolvimento dos estames pode ser comprometido ou completamente ausente. Como A e C regulam-se negativamente a expressão de um previne ação do outro no tecido (Ai *et al.*, 2017, Zhang *et al.*, 2020).

No presente estudo, perante o efeito epistático (13:3) para o fenótipo simples na família RB (F₂) é plausível supor que, as flores da rosa-do-deserto com disposição petalar composta, podem resultar da supressão de genes da família C, mesmo com o genótipo ICA-bC apresentando a disposição petalar composta. Outros estudos confirmam que a expressão do fenótipo duplo e multipétalo em diversas espécies parece se correlacionar com alterações nos genes da classe C, dentre as quais ressaltamos: *Tagetes erecta*, (ZHANG *et al.*, 2020), *Rhododendron obtusum* (CHEON *et al.*, 2017), *Gentiana scabra* (NAKATSUKA *et al.*, 2015), *Camellia japonica* (SUN *et al.*, 2015), *Petunia hybrida* (NOOR *et al.*, 2014) e *Cyclamen persicum* (TANAKA *et al.*, 2013), *Rosa hybrida* (Dubois *et al.*, 2010) e *Cymbidium ensifolium* (Wang *et al.*, 2011).

Nas famílias BR, RoB e BRo o efeito epistático (9:7) foi observado, nas primeiras famílias (BR e RoB) com proporções de disposição petalar simples superior ao fenótipo composto e, efeito inverso foi observado na família BRo. Nesses casos a hipótese de dois genes com duas formas alélicas parece ser a mais provável.

Não foi observado efeito nos cruzamentos recíprocos, quando o genótipo de disposição petalar composto (ICA-bC) foi utilizado como genitor feminino nos cruzamentos com o genótipo ICA-rxS. Em contrapartida, quando a hibridação foi realizada com o genótipo ICA-roS, o efeito foi identificado, com predomínio de genótipos de disposição petalar composta quando o ICA-bC foi utilizado como receptor de grãos de pólen.

Em estudos sobre herança da disposição petalar ou duplicidade de pétalas em roseiras, a condição dupla foi controlada por um gene dominante e a condição homocigota recessiva foi constatada para as flores simples (Debener, 1999). Shupert (2005) ao realizar a hibridação entre pais com flores simples e duplas em rosas, 8 de 19 progênies híbridas tinham flores duplas, enquanto 11 delas tinham flores simples. No entanto, outros autores sugeriram interações entre dois genes para o número de pétalas em roseiras (Kılıç *et al.*, 2024). Os autores destacaram a importância do genótipo receptor do pólen na determinação do tipo de flor da progênie, ao mesmo tempo em que reconhece que o doador de pólen pode afetar o resultado, especialmente em casos onde a característica de flor única é dominante.

A herança da disposição petalar ainda não é muito bem compreendida e inúmeras variações têm sido observada em espécies ornamentais. De acordo com Heijmans *et al.* (2012), há uma redundância em genes da família C, o que implica na compensação parcial de um, caso outro sofra mutação. Mas o desenvolvimento floral pode ser afetado caso ambos sejam afetados, resultando em perda completa da identidade do órgão reprodutivo e a um aumento de estruturas não reprodutivas. Essa redundância também pode levar a variações no número de órgãos florais se o equilíbrio da expressão for interrompido. Modificações gênicas podem resultar em órgãos quiméricos, bem como constatado para alguns híbridos de rosa-do-deserto. Isso pode explicar a frequente ocorrência de flores com estames petaloides nas famílias e alterações morfológicas do carpelo particularmente nas famílias BRo e RoB (dados não mostrados).

A preferência do consumidor é altamente dinâmica e muda rapidamente, e o mercado exige constantemente novas características. O desenvolvimento de novos formatos e padrões de flores é essencial para que as plantas ornamentais mantenham seu valor de mercado e, portanto, a "figura floral" é uma meta importante de melhoramento (Mekapogu *et al.*, 2023). Geralmente, há preferência mercadológica para variedades de flores compostas do que variedades de flores simples em plantas ornamentais (Nakatsuka *et al.*, 2015; Singh *et al.*, 2019, 2020; Beese *et al.*, 2024; Gaurav; Agnihotri, 2017).

Para a rosa-do-deserto a combinação entre os genitores ICA-bC e ICA-roS parece favorecer a duplicidade das pétalas. Mas todos os acessos usados como genitores são capazes de produzir flores compostas. Tais alterações carregam valor comercial substancial devido à sua distinção (Beese *et al.*, 2024).

5.7 Estudo de características qualitativas e quantitativas morfo-ornamentais em progênies F₁

A segregação das progênies para todas as características sugere ausência de homozigose entre os genitores para as características avaliadas e/ou que as características apresentam um componente quantitativo. A heterozigose para a maioria dos loci é muito frequente em plantas alógamas, especialmente às ornamentais que são comumente hibridadas para obtenção de fenótipos transgressivos com valor ornamental (Mekapogu *et al.*, 2023; Partap *et al.*, 2023; Chavan *et al.*, 2018, Singh *et al.* 2019, 2020). Obtenção de indivíduos transgressivos positivamente pode indicar vigor híbrido e deve ser considerado, visto que a produção desse tipo de variedade é comum e aceitável pelo mercado florícola. A reprodutibilidade das características na progênie reflete sua robustez à variação genética (PIEPER; MONNIAUX; HAY, 2015).

As evidências sugerem a condição de LG média predomina sobre a alta e muito alta. Foram observadas diferenças entre os cruzamentos recíprocos das famílias RB e BR quando o ICA-bC foi o genitor masculino. Nessa condição, foi constatado nas progênies maior proporção de plantas com longevidade das flores muito altas maiores que baixas. Nos cruzamentos entre genitor médio (ICA-bC) e alto (ICA-roS) gerando as famílias BRo e RoB, a longevidade foi positivamente influenciada pelo ICA-roS na condição de genitor masculino. No entanto, esse cruzamento não favoreceu geração de progênies transgressivas que ocorreram quando o ICA-roS foi receptor de pólen. Para a melhoria desse caráter a seleção de indivíduos transgressivos pode ser praticada preferencialmente nas progênies RoB e na RB.

A longevidade floral é uma característica importante na indústria floral (HUYLENBROECK, BHATTARAI; 2022; Singh *et al.*, 2020) e pode ser afetada por fatores ambientais como temperatura, deficiência hídrica e nutricional, bem como luminosidade (Primack, 1985; Zhao *et al.*, 2020). Além dos fatores abióticos, aspectos relacionados ao metabolismo secundário do genótipo podem influenciar essa característica, caso das antocianinas, que possuem efeitos foto protetores que podem explicar o bom desempenho do acesso ICA-roS frente ao ICA-bC em relação a maior longevidade.

Outro fator importante é o tamanho floral. Ramos *et al.* (2022) constataram que o acesso com maior tamanho floral foi o de maior longevidade, e sugeriram que, mesmo ainda não havendo estudo indicando se há alguma correlação genética entre o número de camadas florais e a longevidade floral; fisiologicamente, flores com mais pétalas e tamanhos maiores podem se tornar drenos mais eficientes.

Variações entre genótipos com diferentes números de pétalas e durabilidade das flores também foram relatadas por Singh *et al.* (2019). Por fim, destacamos que além dos elementos mencionados acima, nosso estudo sugere haver a ação de componentes genéticos que precisam ser identificados e que poderão auxiliar no processo de seleção de genitores para incrementar o caráter.

Houve incremento de CT quando o ICA-roS foi um dos genitores, demonstrando potencial de transferência dessa característica à progênie. Mas não houve diferença expressiva nos valores fenotípicos quando o acesso foi usado como genitor foi feminino ou masculino. Os resultados mostraram que as famílias BRo e RoB destacaram-se para CT, com maior proporção de progênies positivamente transgressivas. O que denota potencial desses indivíduos para incremento nas dimensões das flores.

Com relação ao DC os resultados sugeriram que o fenótipo médio é dominante sobre o grande e pequeno. Na combinação com ICA-roS, sendo o ICA-bC utilizado como doador de pólen, foi observada a ocorrência de maior proporção de flores com diâmetro da corola grande em detrimento das dimensões pequenas. O diâmetro da flor em roserias é uma característica influenciada por ambos os genitores, bem como por interações genéticas (Dugo *et al.*, 2005). O incremento nessa característica correlaciona-se ao comprimento das pétalas ao invés do número de pétalas (Kiliç *et al.*, 2024).

Ao associar os dados de comprimento do tubo floral com diâmetro da corola, entre os recíprocos, a combinação que deu origem à família RoB contribui mais para o incremento desses caracteres que as demais famílias avaliadas. Dessa maneira, visando a obtenção de flores maiores as combinações BR e RoB parecem ser as mais indicadas, devido à possibilidade de selecionar indivíduos superiores. A família RoB apresenta potencial para flores maiores, considerando CT e DC.

Os resultados sugerem não haver influência do genótipo ICA-bC como genitor feminino ou masculino sobre o DC. Mas, considerando que esse genitor teve a maior média para esses caracteres, o seu uso em futuros cruzamentos pode ser

benéfico para o tamanho floral. O diâmetro da corola pode ser um caráter crucial para as flores. É na porção superior da corola, nas pétalas, que as abundantes cores se expressam e, portanto, tem maior contribuição ornamental.

Todas essas características definem o valor ornamental de uma planta para os consumidores e novidades nessas características são de grande interesse para a indústria de plantas ornamentais (Singh *et al.*, 2019).

Quanto ao formato da corola variações importantes foram observadas. Os dados do presente estudos sugerem uma predominância do formato obovado em relação aos formatos ovalado e arredondado. Dessa forma, ao buscar fenótipos com formatos arredondados na corola, sugerimos que pelo menos um dos genitores apresente a característica. Dentre as famílias avaliadas, se destacaram a RB e BR com as maiores porcentagens desse fenótipo. O genitor ICA-roS foi determinante para o formato elíptico da corola, em ambos os cruzamentos (BRo e RoB), as famílias apresentaram as maiores proporções desse padrão quando comparadas às demais.

Em termos ornamentais, os fenótipos obovados e arredondados tornam a flor mais cheia, o que é interessante para o valor estético. No entanto, o formato tipo estrela da flor é, em parte, construído pelos lóbulos mais estreitos da corola como o elíptico (Lyakh; Soroka; Boika, 2018). A apreciação estética das flores se manifesta de muitas maneiras. Sabe-se que a cor, tamanho e formato determinam valor estético das flores. Flores radialmente simétricas são preferidas, bem como formatos redondos são mais apreciados a objetos com contornos nítidos, que evocam sentimentos fortes, mas não necessariamente negativos. As formas pontiagudas podem ser fortemente simbólicas de poder e mistério e podem ser esteticamente agradáveis (Hůla; Flegr, 2016). Rombac *et al.* (2018) ressaltaram a importância da cor, o tamanho e o formato das flores para a avaliação do consumidor, impactando diretamente suas escolhas e preferências na hora da compra.

A variação da corola foi constatada mesmo nas progênies em que os genitores não expressavam esse caráter. Nas progênies em que os genitores masculinos eram coloridos houve maior diversidade de VC comparada às famílias nas quais o genitor ICA-bC esteve envolvido como genitor masculino. Além disso, o fenótipo composição foi mais frequente e a ocorrência rara dos tipos listrado, pintado e centralizado foi registrada quando ICA-rxS foi usado como doador de grãos de pólen. Ademais, as cores também foram mais diversas nos recíprocos RB e BR

quando comparados aos BRo e RoB, que, por sua vez, manifestaram esse caráter apenas em cores mais acentuadas da coloração de fundo da flor (dados não mostrados).

A progênie F₁ da BR apresentou maior variabilidade fenotípica para o caráter VC. Esse fato denota o potencial dessa progênie para variabilidade de cor da flor, uma vez que a variegação pode assumir cores (roxo, vermelho, violeta) e intensidade de coloração diferentes (magenta escuro e vermelho púrpura), o que eleva o valor ornamental da flor. Entre os recíprocos, RB e BR, a maior taxa de variegação, bem como diversidade de cores pode sugerir influência positiva ICA-rxS para essa característica.

5.8 Agrupamento hierárquico de características morfo-ornamentais e seleção genótipos-ideótipos

Os trabalhos relacionados à produção de variedade superiores comungam da ideia de elevada diversidade genética (SINGH *et al.*, 2017, 2019; CHAVAN *et al.*, 2017, 2018;) e fenotípica em *A. obesum* (RAMOS *et al.*, 2022; MAMILLA *et al.*, 2022) e que a planta possui natureza heterozigótica (CHAVAN *et al.*, 2018; Singh *et al.*, 2019, 2020) e alta herdabilidade para disposição petalar e cor (CHAVAN *et al.*, 2018).

As progênies F₁ das famílias RB e BR se assemelham mais ao genitor ICA-bC, na condição de genitor masculino, para CT, DC e FC, e NP. Apenas para o formato de variegação que o ICA-rxS parece ter mais influência na determinação do fenótipo das progênies. Em contrapartida, para as progênies F₁ das famílias BRo e RoB houve mais semelhança fenotípica ao ICA-roS para as características de LG, CT, FC e VC.

Apesar das famílias possuírem sempre um genitor em comum, o método UPGMA também permitiu discriminar os genitores e as famílias considerando os caracteres utilizados. As progênies apresentaram-se em um grupo distinto de dissimilaridade, indicando a existência de variabilidade genética e que a futuras combinações entre os mesmos poderá gerar ganhos para o melhoramento genético de *A. obesum*.

Há diversidade genética entre as famílias e as progênies BR e RoB promoveram maior incremento de logeidade, diâmetro da corola, comprimento do

tubo da corola e variegação, entre os cruzamentos recíprocos. A partir dos genótipos-ideótipos propostos pode-se identificar e selecionar indivíduos superiores nas progênes, o que reflete a eficiência dos cruzamentos e aponta caminhos estratégicos para a maximização do potencial genético da espécie. Indica que as combinações utilizadas podem favorecer heterose e que esse fenômeno pode ser explorado na espécie.

6 CONCLUSÕES

Em todos os cruzamentos, a presença da antocianina foi um caráter dominante. Dois genes com duas formas alélicas e interações gênicas do tipo epistáticas predominaram na expressão da característica da presença de antocianinas.

A cor da flor na família RB é governada pela epistasia dominante, como predomínio do fenótipo vermelha sobre o roxo e o branco.

A disposição petalar das flores de *A. obesum*, para os cruzamentos realizados, tem natureza digênica, com interação gênica epistática para a herança, e a disposição petalar simples é dominante sobre a composta.

Dezenove genótipos-ideótipos fenotipicamente transgressivos para as características avaliadas foram selecionados nas quatro progênes para dar continuidade ao programa de melhoramento genético da espécie, a saber: RB7, R7B4G, B3R359, B4R639, RB1, B3R313, B2R42, B7Ro69, B2R77, B2R420, B2R415, B7Ro91, RoB42, RoB437, B7Ro25, RoB452, 1025RB10 (branca), 1025RB27 (roxa), 1132RB81 (vermelha).

REFERÊNCIAS

ABTAHI, M. *et al.* Revealing seed color variation and their possible association with yield and quality traits in a diversity panel of flax (*Linum Usitatissimum* L.). **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 1038079, 2022.

ACQUAAH, G. Conventional plant breeding principles and techniques. **Advances in plant breeding strategies: Breeding, biotechnology and molecular tools**, p. 115-158, 2015.

AHMAD, I. *et al.* Genetic analysis for five important morphological attributes in wheat (*Triticum aestivum* L.). **JAPS: Journal of Animal & Plant Sciences**, v. 26, n. 3, 2016.

Al, Ye *et al.* Characterization and functional analysis of five MADS-box B class genes related to floral organ identification in *Tagetes erecta*. **PloS one**, v. 12, n. 1, p. e0169777, 2017.

ALLARD, R. W. Principles of plant breeding. **Soil Science**, v. 91, n. 6, p. 414, 1961.

AL-NAGGAR, A. M. M. *et al.* Genetic parameters controlling the inheritance of glaucousness and yield traits in bread wheat. **Brazilian journal of biology**, v. 82, p. e253864, 2021.

ALVES, F. A. L. Utilização de técnicas de análise multivariadas no estudo da diversidade genética em quixabeira (*Sideroxylon obtusifolium*). **Pesquisa Agropecuária Pernambucana**, v. 26, n. 1, 2021.

BEESE, S. *et al.* Breeding for different flower forms in ornamental crops: a review. **Plant Archives**, v. 24, n. 2, pp. 2201-2215, 2024.

BERNARDO, R. Reinventing quantitative genetics for plant breeding: something old, something new, something borrowed, something BLUE. **Heredity**, v. 125, n. 6, p. 375-385, 2020.

BESTER, S. P. *Adenium multiflorum*. In: SANBI biodiversity for life. **South African National Biodiversity Institute**. Pretória: National Herbarium, c2004. Disponível em: <<http://pza.sanbi.org/adenium-multiflorum>>. Acesso em: 30 maio 2020.

BESTER, S. P. *Adenium Roem. & Schult. (Apocynaceae)*. In: SANBI biodiversity for life. **South African National Biodiversity Institute**. Pretória: National Herbarium, c2007. Disponível em: <http://pza.sanbi.org/adenium>. Acesso em: 1 jun. 2020.

BHATTARAI, K; VAN HUYLENBROECK, J. Breeding, genetics, and genomics of ornamental plants. **Horticulturae**, v. 8, n. 2, p. 148, 2022.

BORÉM, A; MIRANDA, G. V. Melhoramento de plantas. rev. e ampl. **Viçosa: UFV**, 2013.

BOTELHO, F. B. S.; RODRIGUES, C. S.; BRUZI, A. T. Ornamental plant breeding. **Ornamental Horticulture**, v. 21, n. 1, p. 9-16, 2015.

BOTELHO, F. B. S.; RODRIGUES, C. S.; BRUZI, A. T. Ornamental plant breeding. **Ornamental horticulture**, v. 21, n. 1, p. 9-16, 2015.

BRUGLIERA, F. *et al.* Violet/blue *chrysanthemums*—metabolic engineering of the anthocyanin biosynthetic pathway results in novel petal colors. **Plant and Cell Physiology**, v. 54, n. 10, p. 1696-1710, 2013.

CAO, Zhe *et al.* A single gene controls leaf background color in caladium (*Araceae*) and is tightly linked to genes for leaf main vein color, spotting and rugosity. **Horticulture research**, v. 4, 2017.

CAVALLINI-SPEISSER, Q.; MOREL, P.; MONNIAUX, M. Petal cellular identities. **Frontiers in plant science**, v. 12, p. 745507, 2021.

CHAMANI, E.; WAGSTAFF, C.I.; KANANI, M. Padrão fenológico de flores cortadas de rosas H3O durante o desenvolvimento floral. **Scientia Horticulturae**, v. 271, p. 109460, 2020.

CHAVAN, S. K.; SINGH, A.; BARKULE, S. Genetic variability studies on *Adenium obesum* forsskroem and schult. **Asian. Jr. of Microbiol. Biotech. Env. Sc**, v. 20, n. 3, p. 965-969, 2018.

CHAVAN, S. K.; SINGH, A.; BARKULE, S. R. Application of DNA marker (RADP) technology to study molecular diversity in *Adenium obesum* (Forssk), Roem and Schult. **Eco. Env. & Cons**, v. 24, p. S403, 2017.

CHEON, Kyeong-Seong *et al.* Floral morphology and MADS gene expression in double-flowered Japanese evergreen azalea. **The Horticulture Journal**, v. 86, n. 2, p. 269-276, 2017.

COEN, E. S.; MEYEROWITZ, E. M. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. **Nature**, v. 353, n. 6339, p. 31-37, 1991.

COLOMBO, R. C. *et al.* *Adenium obesum* as a new potted flower: growth management. *Ornamental horticulture*, v. 24, n. 3, p. 197-205, 2018.

COLOMBO, R. C. *et al.* Biometric description of fruits and seeds, germination and imbibition pattern of desert rose [*Adenium obesum* (Forssk.), Roem. & Schult.]. **Journal of Seed Science**, v. 37, n. 04, p. 206-213, 2015.

CORNEA-CIPCIGAN, M. *et al.* Characterization of *Cyclamen* genotypes using morphological descriptors and DNA molecular markers in a multivariate analysis. **Frontiers in Plant Science**, v. 14, p. 1100099, 2023.

Cruz, C. D. (2016). **GENES – a software package for analysis in experimental statistics and quantitative genetics**. Versão 2023.0. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Brasil. Disponível em: <http://www.ufv.br/dbg/genes/>, acesso em: 15 de novembro de 2024.

CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. Modelos biométricos aplicados ao melhoramento. **UFV, Viçosa**, 2012.

CUI, H. *et al.* The numerical classification and grading standards of daylily (*Hemerocallis*) flower color. **PLoS One**, v. 14, n. 6, p. e0216460, 2019.

CVEJIĆ, S.; JOCIĆ, S.; MLADENOVIĆ, E. Inheritance of floral colour and type in four new inbred lines of ornamental sunflower (*Helianthus annuus* L.). **The Journal of Horticultural Science and Biotechnology**, v. 91, n. 1, p. 30-35, 2016.

DE KEYSER, E. *et al.* How to perform RT-qPCR accurately in plant species? A case study on flower colour gene expression in an azalea (*Rhododendron simsii* hybrids) mapping population. **BMC molecular biology**, v. 14, p. 1-15, 2013.

DE, L. Improvement of ornamental plants-a review. **International Journal of Horticulture**, v. 7, 2017.

DENG, Y. *et al.* Identification and characterization of flavonoid biosynthetic enzyme genes in *Salvia miltiorrhiza* (Lamiaceae). **Molecules**, v. 23, n. 6, p. 1467, 2018.

DIMMITT, M. A.; HANSON, C. The genus *Adenium* in cultivation. Part 1. *A. obesum* and *A. multiflorum*. **Cactus and Succulent Journal**, v. 63, n. 5, p. 223-225, 1991.

DIMMITT, M. *Adenium* culture, producing large specimens quickly. **Cactus and succulent journal**, v. 70, n. 2, p. 59-64, 1998.

DIMMITT, M. The genus *Adenium* in cultivation. Part 5. Superior Cultivars. **Cactus and succulent journal**, v. 68, n. 5, p. 253-256, 1996a.

DIMMITT, M. The genus *Adenium* in cultivation. Part 6. Selected hybrids. **Cactus and succulent journal**, v. 68, n. 6, p. 306-310, 1996b.

DIMMITT, M.; JOSEPH, G.; PALZKILL, D. **Adenium: Sculptural Elegance, Floral Extravagance**. Tucson: Scathingly Brilliant Idea, 2009. 152 p.

DONOSO, A. *et al.* Understanding *Alstroemeria pallida* flower colour: Links between phenotype, anthocyanins and gene expression. **Plants**, v. 10, n. 1, p. 55, 2020.

DUBOIS, A. *et al.* Tinkering with the C-function: a molecular frame for the selection of double flowers in cultivated roses. **PLoS One**, v. 5, n. 2, p. e9288, 2010.

DWIVEDI, S. L. *et al.* Epistasis and pleiotropy-induced variation for plant breeding. **Plant Biotechnology Journal**, 2024.

ENDRESS, M. E.; LIEDE-SCHUMANN, S.; MEVE, U. An updated classification for *Apocynaceae*. **Phytotaxa**, v. 159, n. 3, p. 175-194, 2014.

FARZAD, M. *et al.* Differential expression of three key anthocyanin biosynthetic genes in a color-changing flower, *Viola cornuta* cv. Yesterday, Today and Tomorrow. **Plant Science**, v. 165, n. 6, p. 1333-1342, 2003.

FATIAH, H. N.N *et al.* Expression of anthocyanin biosynthesis-related genes during flower development in *Lilium* spp. **Plant Gene**, v. 31, p. 100372, 2022.

FATMI, U.; GEETHIKA, K. Evaluation of seed germination, establishment and growth of different adenium (*Adenium arabicum*) hybrids under prayagraj agro-climatic conditions. **International Journal of Plant & Soil Science**, v. 34, n. 23, p. 263-269, 2022.

FIÉVET, J. B.; DILLMANN, C.; DE VIENNE, D. Systemic properties of metabolic networks lead to an epistasis-based model for heterosis. **Theoretical and applied genetics**, v. 120, p. 463-473, 2010.

FISHBEIN, M. *et al.* Evolution on the backbone: *Apocynaceae* phylogenomics and new perspectives on growth forms, flowers, and fruits. **American Journal of Botany**, v. 105, n. 3, p. 495-513, 2018.

FREYRE, R. *et al.* Genetics and anthocyanin analysis of flower color in mexican petunia. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 140, n. 1, p. 45-49, 2015.

GAURAV, A.K.; AGNIHOTRI, R. Strategies for the development of unique flower forms in ornamental crops: A review. **Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry**, v. 6, n. 6, p. 2474-2478, 2017.

GRIESBACH, R. J. Correlation of pH and light intensity on flower color in potted *Eustoma grandiflorum* Grise. **HortScience**, v. 27, n. 7, p. 817-818, 1992.

GRLESBACH, R. J. The inheritance of flower color in *Petunia hybrida* Vilm. **Journal of Heredity**, v. 87, n. 3, p. 241-245, 1996.

HE, G. *et al.* The MYB transcription factor RcMYB1 plays a central role in rose anthocyanin biosynthesis. **Horticulture Research**, v. 10, n. 6, p. uhad080, 2023.

HEIJMANS, K. *et al.* Redefining C and D in the petunia ABC. **The Plant Cell**, v. 24, n. 6, p. 2305-2317, 2012.

HONG, S. *et al.* Decoding the formation of diverse petal colors of *Lagerstroemia indica* by integrating the data from transcriptome and metabolome. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 970023, 2022.

HU, X. *et al.* The R2R3-MYB Transcriptional Repressor TgMYB4 Negatively Regulates Anthocyanin Biosynthesis in Tulips (*Tulipa gesneriana* L.). **International Journal of Molecular Sciences**, v. 25, n. 1, p. 563, 2024.

HUANG, T.; IRISH, V. F. Gene networks controlling petal organogenesis. **Journal of Experimental Botany**, v. 67, n. 1, p. 61-68, 2016.

HUGHES, J.; KHAZAEI, H.; VANDENBERG, A.. The study of genetics of flower color in faba bean reveals generous diversity to be used in the horticulture industry. **HortScience**, v. 55, n. 10, p. 1584-1588, 2020.

HUGHES, J.; KHAZAEI, H.; VANDENBERG, A. The study of genetics of flower color in faba bean reveals generous diversity to be used in the horticulture industry. **HortScience**, v. 55, n. 10, p. 1584-1588, 2020.

HŮLA, M.; FLEGR, J. What flowers do we like? The influence of shape and color on the rating of flower beauty. **PeerJ**, v. 4, p. e2106, 2016.

IBRAFLO. Instituto Brasileiro de Floricultura. **Diagnóstico da cadeia de flores e plantas ornamentais: Evolução do PIB e do emprego Dados de 2023**. Disponível em:< <https://www.ibraflor.com.br/n%C3%BAmeros-do-setor-c%C3%B3pia>>. Acesso em: 10/10/2024.

IBRAFLOR. Instituto Brasileiro de Floricultura. **Números do setor**. Disponível em:<<https://www.ibraflor.com.br/n%C3%BAmeros-do-setor-c%C3%B3pia>>. Acesso em: 10/10/2024.

IRISH, V. The ABC model of floral development. **Current Biology**, v. 27, n. 17, p. R887-R890, 2017.

ISHIGURO, K.; TANIGUCHI, M.; TANAKA, Y. Functional analysis of *Antirrhinum kelloggii* flavonoid 3'-hydroxylase and flavonoid 3', 5'-hydroxylase genes; critical role in flower color and evolution in the genus *Antirrhinum*. **Journal of plant research**, v. 125, p. 451-456, 2012. doi: 10.1007/s10265-011-0455-5.

JUDD, W. S. *et al.* **Sistemática Vegetal:- Um Enfoque Filogenético**. Artmed Editora, 2009.

JUNQUEIRA, A. H.; PEETZ, M. Brazilian consumption of flowers and ornamental plants: habits, practices and trends. **Ornamental Horticulture**, v. 23, n. 2, p. 178-184, 2017.

KAPOOR, M. *et al.* Role of petunia pMADS3 in determination of floral organ and meristem identity, as revealed by its loss of function. **The Plant Journal**, v. 32, n. 1, p. 115-127, 2002.

KATOCH, M. *et al.* Ornamental Plant Breeding for Improved Floral Attributes: Entering a New Era. In: **Ornamental Horticulture: Latest Cultivation Practices and Breeding Technologies**. Singapore: Springer Nature Singapore, 2024. p. 45-62.

KATSUMOTO, Y. *et al.* Engineering of the rose flavonoid biosynthetic pathway successfully generated blue-hued flowers accumulating delphinidin. **Plant and cell physiology**, v. 48, n. 11, p. 1589-1600, 2007.

KILIÇ, T. *et al.* Inheritance of Some Traits in Crosses between Hybrid Tea Roses and Old Garden Roses. **Plants**, v. 13, n. 13, p. 1797, 2024.

KUMAWAT, G. *et al.* Insights into marker assisted selection and its applications in plant breeding. In: **Plant breeding-current and future views**. Intechopen, 2020.

LEUS, T. V. Inheritance of yellow colour in safflower (*Carthamus tinctorius* L.). **Vavilov Journal of Genetics and Breeding**, v. 19, n. 1, p. 58-62, 2015.

LI, C. *et al.* Anthocyanin biosynthesis induced by MYB transcription factors in plants. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 23, n. 19, p. 11701, 2022.

LIANG, Che-Yu *et al.* Assessment of violet-blue color formation in *Phalaenopsis* orchids. **BMC plant biology**, v. 20, p. 1-16, 2020.

LOU, Y. *et al.* PhCHS5 and PhF3' 5' H Genes Over-Expression in Petunia (*Petunia hybrida*) and *Phalaenopsis* (*Phalaenopsis aphrodite*) Regulate Flower Color and Branch Number. **Plants**, v. 12, n. 11, p. 2204, 2023.

LU, C. *et al.* Flower color classification and correlation between color space values with pigments in potted *multiflora chrysanthemum*. **Scientia Horticulturae**, v. 283, p. 110082, 2021.

LYAKH, V. A.; SOROKA, A. I.; BOIKA, O. A. Diversity of Ornamental Flower Traits and Peculiarities of their Inheritance in *L. grandiflorum* Desf. **Indian Hortic. J**, v. 8, p. 106-110, 2018.

MCBRIDE, K. M. **The Effect of Cultural Practices on Growth, Flowering and Rooting of Adenium Obseum**. 2012. Tese de Doutorado. University of Florida.

MEKAPOGU, M. *et al.* Anthocyanins in floral colors: biosynthesis and regulation in chrysanthemum flowers. **International journal of molecular sciences**, v. 21, n. 18, p. 6537, 2020.

MEKAPOGU, M. *et al.* Genetic Engineering and Genome Editing Advances to Enhance Floral Attributes in Ornamental Plants: An Update. **Plants**, v. 12, n. 23, p. 3983, 2023.

MODHA, K. *et al.* Epistatic Basis of Mosaic Resistance in Mungbean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek]. **Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci**, v. 7, n. 4, p. 3265-71, 2018.

MONNIAUX, M.; PIEPER, B.; HAY, A. Stochastic variation in *Cardamine hirsuta* petal number. **Annals of Botany**, v. 117, n. 5, p. 881-887, 2016.

MORITA, Y.; HOSHINO, A. Recent advances in flower color variation and patterning of Japanese morning glory and petunia. **Breeding science**, v. 68, n. 1, p. 128-138, 2018.

MURRAY, J. R.; SMITH, A. G.; HACKETT, W. P. Differential dihydroflavonol reductase transcription and anthocyanin pigmentation in the juvenile and mature phases of ivy (*Hedera helix* L.). **Planta**, v. 194, p. 102-109, 1994.

NABIPOUR SANJBOD, R. *et al.* Autophagic and phytochemical aspects of color changes in white petals of snapdragon flower during development and senescence. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, v. 29, n. 5, p. 695-707, 2023.

NAKATSUKA, T. *et al.* Isolation and characterization of the C-class MADS-box gene involved in the formation of double flowers in Japanese gentian. **BMC plant biology**, v. 15, p. 1-14, 2015.

NARBONA, E.; DEL VALLE, J. C.; WHITTALL, J. B. Painting the green canvas: how pigments produce flower colours. **The Biochemist**, v. 43, n. 3, p. 6-12, 2021.

NASCIMENTO, A. L. *et al.* Inheritance of leaf color in papaya. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 19, n. 2, p. 161-168, 2019.

NEITZKE, R. S. *et al.* Diversity in Capsicum landraces cultivated in Brazil. **Acta**

horticulturae, v. 918, p. 531-536, 2011.

NEVES, M. F. *et al.* Mapeamento e quantificação da cadeia de flores e plantas ornamentais no Brasil. **São Paulo: OCESP**, 2015.

NIETSCHKE, S.; ALMEIDA, E. F. A.; MENDES, R. B (Org.). **Cultivo e Manejo da Rosa-do-Deserto**. São José dos Pinhais: Editora Brazilian Journals, 2021.

NODA, N. Recent advances in the research and development of blue flowers. **Breeding science**, v. 68, n. 1, p. 79-87, 2018.

NOMAN, A. *et al.* Biotechnological advancements for improving floral attributes in ornamental plants. **Frontiers in plant science**, v. 8, p. 530, 2017.

NOOR, S. H. *et al.* Double flower formation induced by silencing of C-class MADS-box genes and its variation among petunia cultivars. **Scientia Horticulturae**, v. 178, p. 1-7, 2014.

NOOR, S. H. *et al.* Double flower formation induced by silencing of C-class MADS-box genes and its variation among petunia cultivars. **Scientia Horticulturae**, v. 178, p. 1-7, 2014.

OHMIYA, A. Molecular mechanisms underlying the diverse array of petal colors in *chrysanthemum* flowers. **Breeding science**, v. 68, n. 1, p. 119-127, 2018.

OROZCO, A. Z.; GONZALEZ, A. C. Bases para la mejora genética en la rosa del desierto (*Adenium obesum*). **Repertorio Científico**, v. 24, n. 1, p. 43-56, 2021.

OYEN, L. P. A. *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult. Record from PROTA4U. In: SCHMELZER, G. H. (ed.); GURIB-FAKIM, A. (ed.). PROTA (Plant Resources of Tropical Africa; Ressources végétales de l'Afrique tropicale). Wageningen: [s. n.], c2006c. Disponível em: <http://www.prota4u.org/search.asp>. Acesso em: 30 Maio 2020.

PAIVA, P. D. O. *et al.* Flower and ornamental plant consumers profile and behavior. **Ornamental horticulture**, v. 26, n. 3, p. 333-345, 2020.

PARTAP, M. *et al.* Designing of future ornamental crops: a biotechnological driven perspective. **Horticulture Research**, p. uhad192, 2023.

PESSOA, A. M.S *et al.* Potential of pepper plant accessions for ornamental purposes using diallel analysis. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 91, n. 04, p. e20180379, 2019.

PLAIZIER, A. C. A revision of *Adenium* Roem. & Schult. and of *Diplorhynchus* Welw. ex Foc. & Hiern (Apocynaceae). **Veenman**, 1980.

POSSOBOM, C. C. F.; CANAVEZE, Y.; RAMOS, S. M. B. Aspectos botânicos da rosa-do-deserto. In: NIETSCHKE, Sílvia; ALMEIDA, Elka Fabiana Aparecida; MENDES, Rosane Borges (Org.). **Cultivo e Manejo da Rosa-do-Deserto**. São José

dos Pinhais, SP: Editora Brazilian Journals, 2021., 2021.

QI, Y. *et al.* Flower-specific expression of the Phalaenopsis flavonoid 3', 5'-hydroxylase modifies flower color pigmentation in *Petunia* and *Lilium*. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)**, v. 115, p. 263-273, 2013.

R Core Team (2023). **_R: A Language and Environment for Statistical Computing_**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<https://www.R-project.org/>>.

RAMALHO, M. A. P. *et al.* Genética na agropecuária: genética quantitativa. 2012.

RAMOS, S. M.B *et al.* Biology and structure of flowers in *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult.(Apocynaceae) accessions with notes on the significance of these features for floriculture. **Brazilian Journal of Botany**, v. 45, n. 2, p. 689-702, 2022.

RAVIKUMAR, B.; DHATT, K. K. Genetic analysis of flower colour variation in periwinkle (*Catharanthus roseus* L.) inbred lines. **Genetic Resources and Crop Evolution**, v. 71, n. 5, p. 2247-2253, 2024.

REIS, M. V. *et al.* Profile of producer and retailer of flower and ornamental plant. **Ornamental Horticulture**, v. 26, p. 367-380, 2020.

ROMAN, H. *et al.* Genetic analysis of the flowering date and number of petals in rose. **Tree genetics & genomes**, v. 11, p. 1-13, 2015.

ROWLEY, G. D. The pollination mechanism of *Adenium* (Apocynaceae). **The National Cactus and Succulent Journal**, v. 35, n. 1, p. 2-5, 1980.

RZEPECKY, A. *Adenium dhofarensis* Rzepecky sp. nov. a long-overlooked species from the central-southern part of the Arabian Peninsula. **Cactus and Succulent Journal**, v. 87, n. 3, p. 129-135, 2015.

SANTOS, S. P. *et al.* Genetic control of traits related to maturity in cowpea. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 20, n. 4, p. e32722049, 2020.

SERVIÇO NACIONAL DE PROTEÇÃO DE CULTIVARES – SNPC. Disponível em:<<https://www.gov.br/agricultura/pt-br/assuntos/insumos-agropecuarios/insumos-agricolas/protacao-de-cultivar/ornamentais>>. Acesso em:17/12/2024.

SCHUSTER, I.; CRUZ, C. D. Estatística genômica aplicada a populações derivadas de cruzamentos controlados. In: **Estatística genômica aplicada a populações derivadas de cruzamentos controlados**. 2004. p. 568-568.

SHEN, P. *et al.* Genetic analysis of main flower characteristics in the F1 generation derived from intraspecific hybridization between *Plumbago auriculata* and *Plumbago auriculata* f. alba. **Scientia Horticulturae**, v. 274, p. 109652, 2020.

SHI, Z. *et al.* Transcriptome analysis reveals chrysanthemum flower discoloration under high-temperature stress. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 1003635, 2022.

SHUPERT, D. A.; BYRNE, D. H.; BRENT PEMBERTON, H. Inheritance of flower traits, leaflet number and prickles in roses. In: **IV International Symposium on Rose Research and Cultivation 751**. 2005. p. 331-335.

SIDHU, R. K.; SIDHU, M. K.; DHATT, A. SINGH. Inheritance studies on different quantitative and qualitative fruit traits in brinjal (*Solanum melongena* L.). **Journal of Horticultural Sciences**, v. 17, n. 2, p. 298-306, 2022.

SILVA, J. M. *et al.* Caracterização morfológica de acessos de pimentas (*Capsicum* spp.) conservados no estado do Maranhão. **Brazilian Journal of Development**, v. 7, n. 3, p. 21358-21373, 2021.

SINGH, A. *et al.* Evaluation of *Adenium obesum* for potted ornamentals under soilless growing system. **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**, v. 6, n. 12, p. 2141-2146, 2017.

SINGH, Alka *et al.* New multipetalous variety G. Ad. 1 of *Adenium obesum*. **International journal of current microbiology and Applied Science**, v. 8, n. 2, p. 197-203, 2019.

SOROKA, A. I.; BOIKA, O. A.; LYAKH, V. A. Inheritance of the number of ray flowers in sunflower. **Helia**, v. 43, n. 73, p. 123-131, 2020.

SOUZA, V. de C.; LORENZI, H. Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Fanerógamas nativas e exóticas no Brasil. **Nova Odessa: Instituto Plantarum**, p. 420, 2012.

STEVENS, J. T.E *et al.* Predictive links between petal color and pigment quantities in natural *Penstemon* hybrids. **Integrative and Comparative Biology**, v. 63, n. 6, p. 1340-1351, 2023.

SUN, W. *et al.* Molecular and biochemical analysis of chalcone synthase from *Freesia* hybrid in flavonoid biosynthetic pathway. **PloS one**, v. 10, n. 3, p. e0119054, 2015.

SUN, Y. *et al.* Distinct double flower varieties in *Camellia japonica* exhibit both expansion and contraction of C-class gene expression. **BMC plant biology**, v. 14, p. 1-11, 2014.

SUYAMA, T. *et al.* Inheritance of the double-flowered trait in decorative hydrangea flowers. **The Horticulture Journal**, v. 84, n. 3, p. 253-260, 2015.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. Universitat Jaume I, 2013.

TANAKA, Y. Plant pigments for coloration: anthocyanins, betalains and carotenoids. **Plant J**, v. 54, p. 733-749, 2008.

TANAKA, Y. *et al.* Flower color modification by engineering of the flavonoid biosynthetic pathway: practical perspectives. **Bioscience, biotechnology, and biochemistry**, v. 74, n. 9, p. 1760-1769, 2010.

TANAKA, Y.; BRUGLIERA, F. Metabolic engineering of flower color pathways using cytochromes P450. **Fifty years of cytochrome P450 research**, p. 207-229, 2014.

TANAKA, Y. *et al.* Multi-petal cyclamen flowers produced by AGAMOUS chimeric repressor expression. **Scientific reports**, v. 3, n. 1, p. 2641, 2013.

TANGWISIT, P.; MANOCHAI, B.; WANNAKRAIROJ, S. Inheritance of flower color in *Adenium obesum*. 2015. In: NIETSCHE, S.; ALMEIDA, E. F. A.; MENDES, R. B (Org.). **Cultivo e Manejo da Rosa-do-Deserto**. São José dos Pinhais: Editora Brazilian Journals, 2021.

TATSUZAWA, F. *et al.* Flavonoids from the Flowers of *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult., *Mandevilla sanderi* (Hemsl.) Woodson, and *Nerium oleander* L.(Apocynaceae). **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 99, p. 104347, 2021.

THEIßEN, G. Development of floral organ identity: stories from the MADS house. **Current opinion in plant biology**, v. 4, n. 1, p. 75-85, 2001.

THEIßEN, G.; MELZER, R.; RÜMPLER, F. MADS-domain transcription factors and the floral quartet model of flower development: linking plant development and evolution. **Development**, v. 143, n. 18, p. 3259-3271, 2016.

TILNEY-BASSETT, R. A. E. *et al.* The inheritance of red, salmon, rose-pink and soft-pink flower colours in zonal pelargoniums. **Journal of Horticultural Science**, v. 70, n. 3, p. 499-508, 1995.

TSUCHIMOTO, S. *et al.* The whorl-specific action of a petunia class B floral homeotic gene. **Genes to Cells**, v. 5, n. 2, p. 89-99, 2000.

VAINIO, J. *et al.* Petunia dihydroflavonol 4-reductase is only a few amino acids away from producing orange pelargonidin-based anthocyanins. **Frontiers in plant science**, v. 14, p. 1227219, 2023.

VAN DER KOOI, C. J. *et al.* How to colour a flower: on the optical principles of flower coloration. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 283, n. 1830, p. 20160429, 2016.

VAN DER KOOI, C. J.; SPAETHE, J. Caution with colour calculations: spectral purity is a poor descriptor of flower colour visibility. **Annals of Botany**, v. 130, n. 1, p. 1-9, 2022.

VAN DER WALT, K. **Population biology and ecology of the critically endangered succulent *Adenium swazicum***. PhD Dissertation. University of the Witwatersrand, Johannesburg, 2015.

WANG, Hui-Zhong *et al.* Genetic variation and cultivar identification in *Cymbidium ensifolium*. **Plant Systematics and Evolution**, v. 293, p. 101-110, 2011.

WANG, Z. *et al.* Molecular and metabolic insights into anthocyanin biosynthesis for spot formation on *Lilium leichtlinii* var. *maximowiczii* flower petals. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 24, n. 3, p. 1844, 2023.

WEISS, M. R. Floral color change: a widespread functional convergence. **American Journal of Botany**, v. 82, n. 2, p. 167-185, 1995.

WHITNEY, H. M. *et al.* Conical epidermal cells allow bees to grip flowers and increase foraging efficiency. **Current Biology**, v. 19, n. 11, p. 948-953, 2009.

WILTS, B. D. *et al.* Ultrastructure and optics of the prism-like petal epidermal cells of *Eschscholzia californica* (California poppy). **New Phytologist**, v. 219, n. 3, p. 1124-1133, 2018.

XIANG, L. *et al.* CmMYB# 7, an R3 MYB transcription factor, acts as a negative regulator of anthocyanin biosynthesis in chrysanthemum. **Journal of Experimental Botany**, v. 70, n. 12, p. 3111-3123, 2019.

XIAO, Q. *et al.* A comparative study of flavonoids and carotenoids revealed metabolite responses for various flower colorations between *Nicotiana tabacum* L. and *Nicotiana rustica* L. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 828042, 2022.

XU, Q. *et al.* New insights into the influence of NHX-type Cation/H⁺ antiporter on flower color in *Phalaenopsis* orchids. **Journal of Plant Physiology**, v. 279, p. 153857, 2022.

XUE, L. *et al.* Flower pigment inheritance and anthocyanin characterization of hybrids from pink-flowered and white-flowered strawberry. **Scientia Horticulturae**, v. 200, p. 143-150, 2016.

YAMAGISHI, M.; YOSHIDA, Y.; NAKAYAMA, M. The transcription factor LhMYB12 determines anthocyanin pigmentation in the tepals of Asiatic hybrid lilies (*Lilium* spp.) and regulates pigment quantity. **Molecular Breeding**, v. 30, p. 913-925, 2012.

YAN, J.; WANG, M.; ZHANG, L. Light induces petal color change in *Quisqualis indica* (*Combretaceae*). **Plant Diversity**, v. 40, n. 1, p. 28-34, 2018.

YANG, J. *et al.* Multilevel regulation of anthocyanin-promoting R2R3-MYB transcription factors in plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 1008829, 2022.

YIN, X. *et al.* Regulation of MYB transcription factors of anthocyanin synthesis in lily flowers. **Frontiers in Plant Science**, v. 12, p. 761668, 2021.

YOSHIOKA, S. *et al.* The carotenoid cleavage dioxygenase 4 (CmCCD4a) gene family encodes a key regulator of petal color mutation in chrysanthemum. **Euphytica**, v. 184, p. 377-387, 2012.

YUAN, C. *et al.* Fatores de transcrição semelhantes a CmCYC2 podem interagir entre si ou se ligar ao promotor para regular o desenvolvimento da simetria floral em *Chrysanthemum morifolium*. **Plant molecular biology**, v. 103, p. 159-171, 2020.

ZHANG, C. *et al.* Identification, characterization and functional analysis of AGAMOUS subfamily genes associated with floral organs and seed development in Marigold (*Tagetes erecta*). **BMC plant biology**, v. 20, p. 1-17, 2020.

ZHANG, D. *et al.* Integrative Analysis of Metabolome and Transcriptome Reveals the Mechanism of Flavonoid Biosynthesis in *Lithocarpus polystachyus* Rehd. **ACS omega**, v. 7, n. 23, p. 19437-19453, 2022.

ZHAO, D.; TAO, J. Recent advances on the development and regulation of flower color in ornamental plants. **Frontiers in plant science**, v. 6, p. 261, 2015.

ZHAO, Lu-Qiu *et al.* Effects of cell morphology, physiology, biochemistry and CHS genes on four flower colors of *Impatiens uliginosa*. **Frontiers in Plant Science**, v. 15, p. 1343830, 2024.

ZHENG, X. *et al.* Arabidopsis transcription factor TCP4 represses chlorophyll biosynthesis to prevent petal greening. **Plant Communications**, v. 3, n. 4, 2022.

ZHONG, C. *et al.* The R2R3-MYB transcription factor GhMYB1a regulates flavonol and anthocyanin accumulation in *Gerbera hybrida*. **Horticulture Research**, v. 7, 2020.

ZHOU, Y. *et al.* Classification and association analysis of *Gerbera (Gerbera hybrida)* flower color traits. **Frontiers in Plant Science**, v. 12, p. 779288, 2022.