
Unidade 3 – Genética de Poliploides

1. Introdução

A poliploidia refere-se às variações naturais ou induzidas no número de cromossomos, de um modo geral. As variações surgem nos conjuntos cromossômicos individuais.

Se for determinado o número de cromossomos de um grupo de indivíduos de uma mesma espécie, selecionando ao acaso, provavelmente este número seja o mesmo. Essa situação é esperada, pois as espécies são entidades biológicas razoavelmente constantes e não é difícil avaliar que a estabilidade relaciona-se a uma constância no número e tipos de genes e cromossomos.

Na verdade, o número de cromossomos de uma espécie é um dado biológico significativo, mas como os genes mutam em número através da perda ou adição, assim também fazem os cromossomos. O processo é esporádico, pois as divisões celulares e cromossômicas são fenômenos regulares, porém ocorrem variações, que, por vezes, são perpetuadas a fim de dar origem a novas espécies vegetais.

A palavra poliploide é formada pelo radical “ploides” que deriva de ploidia (= quantidade de genoma) e pelo prefixo “poli” (= vários). Portanto, poliploides são indivíduos que possuem vários genomas.

Dois grandes grupos são formados: os Euploides e os Aneuploides. No primeiro grupo estão os autopoliploides, que vem a ser indivíduos que tiveram seus genomas gaméticos duplicados, triplicados, formando diploides ($2n$), triploide ($3n$) e assim por diante, e alopoliploides. Esses possuem genomas de diferentes origens (alo = diferente) e foram originados de cruzamentos interespecíficos ou intergenéricos que ocorreram na natureza ou foram resultantes de cruzamentos artificiais. Nesse último caso o Triticale é um exemplo, pois foi o cereal obtido do cruzamento de *Triticum aestivum* e *Secale cereale*.

Os híbridos interespecíficos, por terem genomas diferentes entre si resultantes do cruzamento devem, portanto, dobrarem o número total de cromossomos para tornarem-se espécies férteis. A esses indivíduos se dá o nome de autoalopoliploide.

No segundo grupo estão os indivíduos aneuploides que são aqueles derivados da perda de um ou mais cromossomos do genoma. Caso clássico de aneuploidia encontra-se em *Datura stramonio*.

A evolução de plantas superiores deve muito ao aumento do número de cromossomos decorrentes da poliploidia. Aproximadamente a metade das plantas cultivadas importantes são poliploides, sendo muitas dessas euploides, que possuem números pares de cromossomos múltiplos do conjunto básico. Uma vez iniciada a poliploidia em um gênero de planta qualquer é provável que venha a ser um processo contínuo.

A poliploidia é mais comum em plantas perenes do que as anuais, nas plantas de altitude do que as de baixada e em plantas que se multiplicam assexuadamente do que aquelas que se reproduzem sexuadamente. A causa do aparecimento de plantas com número variável de genoma está nas divisões celulares que será explicada no item a seguir.

2. Origem dos Poliploides

Para se entender a Genética de poliploides, a compreensão do termo **Genoma** é fundamental. Genoma se refere ao conjunto básico de cromossomos da espécie. Por exemplo: o arroz (*Oryza sativa*) é uma espécie diploide com 24 cromossomos ($2n = 24$). O genoma básico do arroz é composto por 12 cromossomos, portanto $n = 12$. O feijão (*Phaseolus vulgaris*) possui 22 cromossomos, portanto o seu genoma básico é $n = 11$, e assim por diante.

Poliploides podem surgir pela duplicação de células somáticas e pela fusão de gametas citologicamente não reduzidos, sendo essa última a forma mais comum na natureza (DE WETT, 1971).

Os poliploides por sua origem podem ser classificados em três classes: (1) os que surgiram pela união de gametas não reduzidos com um gameta normal; (2) pela união de dois gametas não reduzidos e (3) por duplicação somática, entretanto as duas primeiras classes são mais comuns (HARLAN e DE WETT, 1975). Entre as plantas que surgiram por essas hipóteses estão os gêneros *Medicago* e *Musa*.

Dentro da visão colocada que os poliploides ocorrem de forma natural a partir de gametas não reduzidos (dihaploides, tetrahaploides) ou de gametas com o número somático de cromossomos, que fenômenos ocorrem nas divisões celulares, principalmente na meiose, para originar tais alterações?

Gametas não reduzidos são resultados de um processo meiótico anormal em que a redução do número cromossômico não ocorre. Essa falha na redução pode ocorrer basicamente de duas formas: (1) na meiose I, pela restituição na primeira divisão, e que os cromossomos não se dirigem para os polos na anáfase e em vez de duas células com número haploide na telófase I há formação de uma célula com o número diploide (dihaploide). Nesse caso, a meiose II ocorre normalmente, mas resulta em uma díade. (2) a outra forma do surgimento dos gametas $2n$ é na meiose II, pela restituição na segunda divisão, em que há falha na citocinese e restituição de núcleos diploides com a formação de díades ou tríades (PELOQUIM, 1981; SCHIFINO-WITTMANN e DAL'AGNOL, 2001).

Dois grandes grupos formam os poliploides. São os Euploides, que envolve alteração no conjunto cromossômico inteiro e os Aneuploides, que envolve parte do genoma.

3. Os Euploides

Euploides (eu = verdadeiro, de si mesmo) são indivíduos que tiveram duplicado todo o conjunto cromossômico. Entre esses estão os autopoliploides e os alopoliploides.

3.1. Os autopoliploides

Autopoliploidia é a duplicação do conjunto cromossômico de uma célula. Esse processo ocorre dentro das células sem a interferência de genomas exóticos. Por exemplo, se forem cultivadas plantas originadas de grãos de pólen de feijão, via cultura de anteras, inicialmente será haploide ($n = 11$ cromossomos). Se essas células sofrerem dobramento usando colchicina ou orizalina no meio de cultura, resultará no conjunto diploide ($2n = 22$ cromossomos), porém se mais um ciclo de divisão for interrompido as células ficarão tetraploides ($4n = 44$ cromossomos). Vê-se que não há inclusão de genomas diferentes.

A tabela 3.1 mostra a nomenclatura dos autopoliploides com o número de cromossomos homólogos presentes e a sua constituição genômica.

Tabela 3.1 – Nomenclatura dos autopoliploides, número de cromossomos homólogos e tipo de conjunto cromossômico.

Nome*	Número de homólogos	Tipo de conjunto cromossômico
Monoploide	1 (n)	ABC
Diploide	2 (2n)	AABBCC
Poliploide	Mais de dois	
- Triploide	3 (3n)	AAABBBCCC
- Tetraploide	4 (4n)	AAAABBBBCCCC
- Pentaploide, etc	5 (5n)	AAAAABBBBBCCCCC

* Adaptado de Allard (1960, p. 299).

Os indivíduos monoploides, embora seja de pouco uso, são de interesse do melhorista porque a duplicação induzida de seu genoma resulta em indivíduos totalmente homocigotos e todos os cromossomos terão alelos idênticos. A perpetuação desse tipo de indivíduo proporciona uma linha pura. Chase em 1940, citado por Allard (1960) discutiu o uso de monoploides no milho como um método que permite o estabelecimento de linhagens homocigotas de maneira mais rápida. Atualmente se faz cultivo de anteras que originam plantas monoploides de interesse para a Fruticultura, Horticultura e melhoramento genético em geral. A figura 3.1 mostra a obtenção de uma plântula de milho monoploide pelo autor.



Figura 3.1 – Milho monoploide albino obtido em experimento com milho crioulo. (Foto do autor)

Assim como os monoploides, os triploides ocupam posição de interesse ao trabalho de melhoramento. Pelo fato de possuírem três conjuntos cromossômicos a produção de gametas é irregular, entretanto há possibilidade de se obter indivíduos diploides e, por comparação, se analisar as variações fenotípicas entre os diploides e triploides. Essas variações fenotípicas serão associadas à falta de um dos conjuntos cromossômicos nos diploides.

A melancia sem semente é de natureza triploide. Oriunda do cruzamento entre plantas diploides ($2x = 2n = 22$) e de plantas tetraploides ($4x = 4n = 44$) os frutos triploides são selecionados por não formarem sementes, somente aparecem rudimentos brancos de sementes. (SOUZA et al, 1999; ZANETTINI e LAUXEN, 2003).

Embora os triploides sejam estéreis possuem características fisiológicas e fenotípicas favoráveis como frutos maiores e maior vigor fisiológico. A barreira da esterilidade poderá ser compensada com a reprodução vegetativa, dando condições de se manter extensos cultivos de indivíduos triploides. Além da melancia, a triploidia ocorre em maçãs, uva e banana.

Exemplos de várias ploidias numa mesma espécie podem ser encontrados em batata (*Ipomea batatas*) que apresenta genomas diploides, tetraploides e hexaploides. Igualmente *Allium porrum*, *Gossypium herbaceum* são espécies tetraploides e em berinjela (*Solanum melongena*) (SWANSON, 1957; MEDINA et al., 1972). A figura 3.2 mostra anáfases de células de pontas de raízes de berinjela submetida à colchicina.

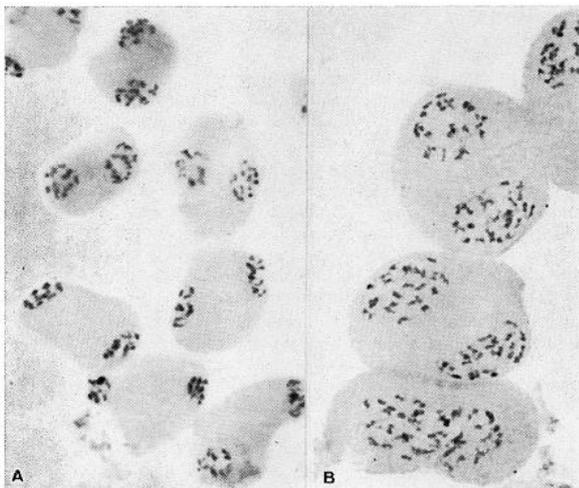


Figura 3.2 – Anáfases de células de raízes de berinjela. (a) diploide, (b) tetraploide tratada com colchicina. (Fonte: Medina et al., 1972).

Em tabaco o diploide tem $2n = 48$ cromossomos, porém o poliploide pode chegar a octaploide, com o número haploide de cromossomos multiplicado oito vezes. Isso é evidenciado pela análise citogenética e/ou pela análise de partes da epiderme das folhas. As células dos estômatos ficam maiores (SUZUKI et al., 1998).

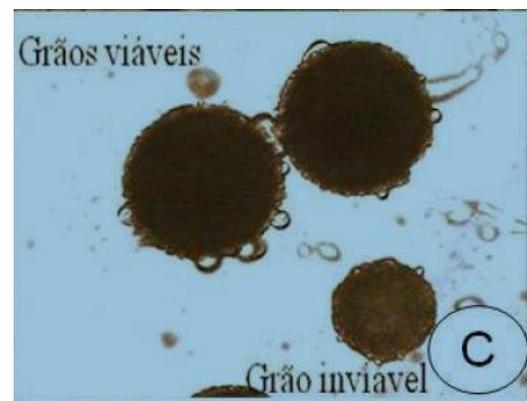
Na figura 3.3 é possível se ver as diferenças entre plantas diploides e tetraploides de *Manihot utilissima* analisando o tamanho dos grãos de pólen, pois são significativamente maiores.

Espécies de *Citrus* são diploides ($2n = 18$) apesar de ter sido encontrada várias espécies poliploides com $2n = 27, 36$ e 54 cromossomos. Apesar de o seu número cromossômico ser maior ele não se mantém na natureza, pois as espécies diploides são mais vantajosas. O caso da *Caesalpinia férrea*, uma leguminosa conhecida no nordeste por “jucá” é diferente, pois as espécies são diploides ($2n = 24$) e tetraploides ($4n = 48$) apresentam fenótipos iguais e são bem adaptadas (GUERRA, 1998).

É importante saber que as formas pares de poliploidia são mais férteis que as formas ímpares. Portanto, $2n, 4n, 6n \dots$ possuem meiose mais regular do que $3n, 5n, 7n$. Entretanto salienta-se que o nível de fertilidade está sempre abaixo do diploide.

Geralmente os autopoliploides são de maior desenvolvimento e vigor que os diploides dos quais se originaram tendendo a produzirem folhas mais largas e cores mais escuras, flores e sementes de maior tamanho e células maiores. A figura 3.3 demonstra resultado da pesquisa em grãos de pólen de *Manihot utilissima* onde os gametas são viáveis e inviáveis nos indivíduos diploides e tetraploides. Em tomate e no milho amarelo autopoliploide há produção de mais vitamina C, porém possuem menor fertilidade e produção de sementes.

Figura 3.3 – Grãos de pólen viáveis e inviáveis de *Manihot esculenta* Crantz (Fonte: HASHIMOTO, 2009).



A segregação gamética nos poliploides segue uma série de acordos com a presença do alelo dominante. Segundo Allard (1960) a presença de alelo dominante somente num tetraploide, por exemplo, o fenótipo que aparece é de acordo com esse alelo. A tabela 3.2 demonstra a segregação gamética de autopoliploides.

Tabela 3.2 – Segregação gamética de autotetraploide.

Designação gamética*	Segregação alélica
Nulplex	aaaa ou a^4
Simplex	Aaaa ou Aa^3
Duplex	AAaa ou A^2a^2
Triplex	AAAa ou A^3a

* Adaptado de Allard (1960, p. 311).

Como esses genótipos gaméticos se formam? Em formas normalmente diploides nas quais todos os cromossomos são dissômicos, existe somente uma forma heterozigota. Essa forma é aquela que possui, em cada par de cromossomos homólogos, um derivado da mãe e outro do pai. Assim, para um par de alelos Aa têm-se dois homozigotos AA e aa e um heterozigoto Aa. Em formas poliploides existem também só dois tipos homozigotos para cada par de genes. Se houver indivíduos com genótipo triploide sua segregação poderá ser AAa e Aaa, além dos homozigotos AAA e aaa. No caso dos triploides, ainda outras combinações gênicas nos gametas pode ocorrer devido à irregularidade na meiose. Por exemplo, gametas AA e a ou Aa e a podem se formar juntamente com os tipos já apresentados. Nesse caso esses gametas são denominados de dihaploides.

Uma das formas de se obter resultados fenotípicos de segregação triploide é usar o endosperma das sementes. Sabe-se que o endosperma é de natureza triploide, portanto se os genitores são diploides (AA x aa) o embrião formado será Aa, porém o endosperma será AAa ou Aaa, dependendo de qual dos genitores é o feminino. O fenótipo será de acordo com a interação entre os alelos dos genes.

Para exemplificar a interação alélica se utilizará do endosperma do milho em que os genes Su condicionam endosperma amiláceo e é completamente dominante sobre su que determinam endosperma doce. A segregação de F_2 será amiláceo (Su--) e doce (su su) seguindo a proporção mendeliana de $3/4 : 1/4$.

Outras interações entre alelos em triploides podem ocorrer. É o caso da ação intermediária. Exemplo disso é o gene **R** que determina a presença de antocianina na aleurona, enquanto que o alelo **r** controla a ausência desse pigmento. Portanto a segregação F_2 ficará assim constituída: 1/4 roxo (RRR ou RRr) para 1/2 pintado (Rrr) para 1/4 incolor (rrr). Nesse caso salienta-se que o fenótipo pintado possui pontos brancos sobre o endosperma roxo.

A ação do tipo quantitativa também é possível de se apresentar. É o caso do gene **Y** que condiciona endosperma amarelo, sendo seu alelo **y** responsável pelo endosperma branco. A segregação em F_2 fica composta dos seguintes fenótipos e genótipos: 1/4 amarelo forte (YYY), para 1/4 amarelo médio (YYy), para 1/4 amarelo fraco (Yyy), para 1/4 branco (yyy).

Outro tipo de euploide pode ocorrer, porém esses possuem genomas de origens diferentes. É o caso dos alopoliploides.

3.2. Os alopoliploides

Também chamados de aloploides (RAMALHO et al., 2008) são os derivados de hibridação interespecífica ou intergenérica e, portanto contém genomas de diferentes origens. No geral, obtém-se o híbrido F_1 que é estéril, entretanto por duplicação do genoma esse híbrido torna-se fértil. Esse híbrido é estéril porque todos os cromossomos são estruturalmente diferentes, não encontrando seu homólogo para pareamento na prófase da meiose. Pela duplicação, naturalmente haverá dois cromossomos de cada tipo e assim poderão formar-se bivalentes e a meiose dará origem a gametas viáveis.

São conhecidos vários alopoliploides naturais e outros foram obtidos experimentalmente. Um dos mais interessantes é o híbrido *Raphanobrassica* sintetizado artificialmente por Karpechenko em 1924. Inicialmente foi cruzada uma espécie de *Raphanus* ($2n = 18$) com uma espécie de *Brassica* ($2n = 18$) com o objetivo de obter uma planta que produzisse raiz de rabanete e folhas de couve, entretanto a planta obtida era exatamente o contrário do esperado. (Ver apresentação de Power point – Genética poliploide).

Ambas as espécies usadas nesses cruzamentos mantinham meiose regular. Foi obtido pelo autor um híbrido que era infértil e mostrava nos frutos características intermediárias entre as duas espécies. Por duplicação induzida foi possível Karpechenko obter o seu híbrido fértil, pois agora cada cromossomo contava com seu homólogo para o pareamento meiótico. A planta híbrida obtida não é uma planta cultivada.

4. A formação do genoma poliploide em plantas cultivadas

Dois processos envolvem a formação do genoma poliploide em plantas cultivadas: a hibridação interespecífica seguida da poliploidização. Exemplos abaixo demonstrarão os dois processos que permitiram o desenvolvimento das plantas que hoje fazem parte da agricultura.

A aveia (*Avena sativa*) em termos genéticos pode ser considerada uma autoalohexaploide com genoma básico igual a sete cromossomos. Pertencente à família *Poaceae*, subfamília *Poidea*, tribo *Aveneae* e gênero *Avena* possuem 30 diferentes espécies que estão agrupadas em diploides, tetraploides e hexaploides, cujos genomas podem ser identificados por AA, CC, AABB, AACC e AACCCD que são encontrados na natureza.

As espécies com genoma A são *Avena strigosa*, *Avena brevis*, *Avena nudbrevis*, *Avena hirtula* e *Avena weisstii*. Dentro desse grupo de aveias há várias divergências devido à translocação formando híbridos estéreis. O genoma C pertence às espécies *Avena clauda* e *Avena eriantha*, entretanto ambas as aveias evoluíram da *Avena ventricosa*. As plantas híbridadas originadas demonstram pareamento anormal com formação de multivalentes. As origens dos genomas B e D são desconhecidas (LI et al., 2000; MILACH, 1999; THOMAS, 1995).

O triticale (*X triticosecale wittmack*) é uma gramínea obtida artificialmente visando incorporar em um único tipo de planta as qualidades nutricionais eificadoras do trigo com a resistência a doenças, adaptação a solos pobres e tolerância à seca do centeio. Os primeiros programas de melhoramento se basearam nos

aloautooctaploides tais como AABBDDRR, no qual os genomas ABD são do trigo e R do centeio. No entanto a combinação do tipo AABBRR era mais promissora.

A cevada (*Hordeum vulgare* L.) foi uma das primeiras plantas domesticadas para consumo humano sendo, hoje o mais antigo dos cereais cultivados. Pertence à família *Poaceae*, tribo *Triticeae* e gênero *Hordeum*, possuem 32 espécies onde estão incluídas as diploides, tetraploides e as hexaploides com genoma básico $n = 7$ cromossomos. *Hordeum vulgare* L. é a única espécie cultivada com $2x = 2n = 14$ cromossomos é de caráter monoico, autógama, constituída de duas subespécies *vulgare* e *spontaneum*. A *Hordeum vulgare* spp *vulgare* engloba as formas cultivadas, enquanto que a *Hordeum vulgare* spp *spontaneum* são consideradas as cevadas silvestres e que não se cruzam com as da *vulgare*, porém dentro do gênero há formação de híbridos férteis.

O cruzamento entre espécies diferentes vão gerar híbridos com diferentes graus de fertilidade. Exemplos desses níveis são descritos a seguir.

4.1. Níveis de fertilidade a partir da hibridação interespecífica

O resultado dos cruzamentos interespecíficos pode variar desde a impossibilidade de alcançar produção de sementes até a fertilidade total das plantas da geração F_1 . Os exemplos abaixo a partir da hibridação interespecífica, com resultados de diferentes fertilidades e cruzamentos são descritos, segundo Poehlman (1974).

a. Hibridação entre espécies diferentes cujos híbridos demonstram fertilidade

Esses são cruzamentos entre espécies que possuem número cromossômico similar e homologia cromossômica mais ou menos completa. Os cromossomos pareiam na prófase da meiose e nos híbridos F_1 , cujas plantas são autoférteis. Esse caso é exemplificado por *Avena sativa* (aveia cultivada $2n = 42$) cruzada com *Avena bizantina* (aveia roxa $2n = 42$); *Triticum vulgare* ($2n = 42$) cruzado com *Triticum compactum* ($2n = 42$); *Glycine max* (soja cultivada $2n = 40$) cruzada com *Glycine ussuriensis* (soja silvestre $2n = 40$); *Gossypium hirsutum* (algodão $2n = 52$) cruzado com *Gossypium barbadense* (algodão egípcio $2n = 52$) e *Zea mays* (milho $2n = 20$) cruzado com *Euchlaena mexicana* (teosinto $2n = 20$).

b. Hibridação entre espécies que origina duplicação do número cromossômico

Esse tipo de hibridação entre espécies origina aumento do número de cromossomos pela duplicação dos mesmos. A origem da *Brassica* tetraploide se demonstrou experimentalmente por meio da combinação dos genomas das espécies diploides. Nesse caso o aumento de número de cromossomos se dá com o uso da colchicina no híbrido F_1 . Com a duplicação ocorre a fertilidade desses híbridos, pois do contrário seriam inférteis. Exemplo disso são *Brassica*, *Triticum*, *Nicotiana* e *Gossypium*.

c. Hibridação entre espécies com número cromossômicos distintos (sem ocorrer a duplicação do genoma)

Pode-se fazer alguns cruzamentos interespecíficos entre espécies que possuem número cromossômico diferente, com diversos graus de êxito. Exemplo disso é o cruzamento entre *Triticum durum* ($2n = 28$) com *Triticum vulgare* ($2n = 42$). No trigo o genoma básico é 7, já o *T. durum* é uma espécie tetraploide cujo genoma é AABB e *T. vulgare* é uma espécie hexaploide, cujo genoma é AABBDD. Dessa forma, cada progenitor no cruzamento dessas espécies terá 4 genomas (AABB), cada um com 7 cromossomos, portanto 28 cromossomos em comum. A planta híbrida F_1 poderá ter 35 cromossomos, derivado do genoma AABBDD. Ocasionalmente, se formariam gametas com 21 cromossomos no híbrido F_1 (ABD). A impossibilidade do pareamento dos gametas com 21 cromossomos produziria plantas F_2 com o complemento cromossômico completo do progenitor hexaploide – *Triticum vulgare* com genoma (AABBDD).

Algumas vezes se podem efetuar com êxito cruzamento entre espécies diploides e tetraploides intimamente relacionadas por meio da duplicação do número cromossômico do diploide, de tal maneira que esta [a diploide] iguala o genoma com o tetraploide.

5. Efeitos da Poliploidia

Entre os efeitos da poliploidia três são de especial significância: (1) qualquer aumento no número de cromossomos altera a segregação gamética, (2) o aumento de cromossomos é acompanhado, quase que inevitavelmente, por um maior tamanho da célula de onde provém o melhor comportamento de muitos poliploides, (3) qualquer aumento no número de cromossomos proporciona um disfarce ou cobertura de alelos recessivos deletérios.

Geralmente os poliploides possuem maior desenvolvimento e vigor que os diploides, dos quais derivaram, tendendo a produzir folhas mais longas e cores mais escuras, flores e sementes de maior tamanho e células maiores.

O mais importante efeito fenotípico é sobre a fertilidade dos poliploides. Os dados indicam que a esterilidade é devida à distribuição irregular dos cromossomos durante a divisão meiótica, devido às múltiplas associações formadas pelos bivalentes principalmente nos autopoliploides. Um maior número de genomas aparece alterar o equilíbrio dos processos fisiológicos com reflexos na fertilidade (BRIEGER e GURGEL, 1961). Entretanto, a esterilidade muitas vezes não é desfavorável por um todo. As plantas triploides podem vencer essa barreira com a reprodução vegetativa, como é o caso da bananeira e do limão tahiti.

Efeitos fisiológicos também são demonstrados nos poliploides. Nos tetraploides há um aumento significativo de componentes químicos em relação ao correspondente diploide. É o caso da seringueira (*Taraxacum kok-seghiz*) cujo tetraploide é mais rico em látex do que o diploide. O mesmo acontece com a beterraba açucareira em que o teor de açúcar é substancialmente maior no tetraploide (PETO e BOYER, 1940), e em repolho Newcomer (1943) encontrou maior quantidade de vitamina C.

6. Os aneuploides

Os aneuploides são aqueles indivíduos que possuem falta ou excesso de cromossomos no genoma. Conforme o número da perda ou de excesso tomam nomes como: nulissômicos ($2n - 2$), onde há falta de dois cromossomos não homólogos; monossômicos ($2n - 1$) onde há falta de somente um cromossomo, e polissômicos. Os polissômicos se dividem em trissômicos ($2n + 1$) onde há excesso de um cromossomo presente no genoma; tetrassômicos ($2n + 2$) são indivíduos que possuem dois cromossomos a mais e o duplo-trissômicos ($2n + 2 + 2$) que possuem excesso de dois cromossomos diferentes (ALLARD, 1960; RAMALHO et al., 2008).

Em plantas diploides a falta de homologia de um cromossomo resulta em inviabilidade, pois o gametófito é muito sensível. Quando, porém a espécie for poliploide há certa possibilidade do gametófito sobreviver. Isso já foi observado em *Nicotiana*, onde há várias espécies que são poliploides.

Na categoria dos polissômicos um dos mais interessantes são os trissômicos, pois se podem estudar os efeitos fenotípicos do cromossomo que está repetido três vezes. A transmissão do cromossomo extra é normal pelo lado feminino e raramente se dá pelo lado masculino.

Em milho se conhecem trissômicos para quase todos os cromossomos, nesse caso eles têm valor ainda especial, pois possibilitam a localização de genes nos cromossomos, pois facilmente se notam as razões gaméticas diferentes da razão diploide comum, pelo fato de o gene estar representado três vezes.

Trabalho semelhante ao do milho foi desenvolvido por Sears (1939) em trigo. Na cultivar Chinese Spring o autor desenvolveu uma série de 21 monossômicos e esses estudos possibilitaram o mapeamento genético identificando o cromossomo portador do gene (BRAMMER, 2003).

A aneuploidia também por ter causas genéticas de deficiência na formação de algum dos fios do fuso de divisão e/ou presença de genes que determinam a não sinapse dos cromossomos na prófase I. É o caso dos alelos *st3*, *st4* e *st5* em soja que causam a dessinapse cromossômica. Com o não pareamento dos homólogos há maior propensão de perdas e adições de cromossomos nas células resultantes, podendo provocar

esterilidade em plantas. No caso da soja os genes citados foram retirados das cultivares atualmente usadas na agricultura pelas técnicas de melhoramento de plantas.

7. O uso de alterações cromossômicas no Melhoramento de Plantas

A cultura de tecidos vegetais é um dos instrumentos auxiliares ao melhoramento de plantas. Nascida da necessidade de se obter plantas livres de vírus, como no caso do morango e da batata, novos campos de ação foram abertos e descobertos. É o caso da obtenção de explantes de outras partes das plantas que não fosse exclusivamente do ápice foliar.

O estudo da Bioquímica e da Fisiologia Vegetal avançou a passos largos devido ao uso de células vegetais individualizadas – o protoplasto. Como também avançou a Genética Molecular com o isolamento do DNA e o conhecimento da sequência de bases nucleotídicas que o compõe, além das técnicas específicas de RAPD, RFLP e PCR, onde podem ser conhecidos e amplificados genes a partir de fragmentos de cromossomos nuclear ou citoplasmático.

Além de todas essas descobertas, a variação no número de cromossomos obtidos nos meios de cultura, foi um grande passo para tornar mais rápido o trabalho do melhorista. Kasha (1982) relata que os haploides obtidos na cultura de tecidos em cevada seriam obtidos com 3 ou 4 gerações no programa convencional de melhoramento com autopolinizações anuais e seleção fenotípica. A obtenção de haploides ou monoploides favorece a obtenção de homocigotos para todos os genes pela duplicação cromossômica e, portanto de linhagens puras. Análises citogenéticas, fenotípicas, seleção e pesquisa em mutagenese podem ser realizadas.

No I Simpósio Internacional sobre o uso de haploides, Peloquin (1981) relata que: “o potencial de haploide no melhoramento e pesquisa genética pode ser obtido se houver eficiência na obtenção desses haploides”. O haploide é definido como um esporófito que contém o número gamético de cromossomos e que podem ser obtidos por diversos meios. Por exemplo, em milho (*Zea mays*) $2x = 2n = 20$ ocorrem espontaneamente, em batatas (*Solanum tuberosum*) $2x = 2n = 48$ são obtidas a partir de cruzamentos entre espécies com nível de ploidia diferentes, em cevada (*Hordeum vulgare*) $2x = 2n = 14$ ocorrem através da eliminação cromossômica seguido de cruzamento interespecífico e em fumo (*Nicotiana tabacum*) $2x = 2n = 48$ pode ser obtido através da cultura de anteras.

A cultura de anteras contendo micrósporos na fase de primeira mitose é a técnica mais empregada para se alcançar os haploides. Seu cultivo tem sido descrito desde a década de 1960 em *Datura innoxia*, *Oryza sativa* e *Nicotiana* spp (SONDAHL e SHARP, 1982). Entretanto, essa técnica vem sendo aprimorada de forma que hoje o cultivo de micrósporo somente resulta igualmente em haploides. São chamados os embriões androgenéticos (FLOH e HANDRO, 1991). No cultivo de anteras quando o meio de cultura favorece ocorre um desvio na rota fisiológica/metabólica do seu desenvolvimento, permitindo que haja sucessivas divisões mitóticas. As células diferenciadas dessas divisões originam plântulas (*in vitro*) de natureza haploide (SANTOS, 1999).

A partir da obtenção de haploides as técnicas citogenéticas de contagem cromossômicas, a determinação do conteúdo de DNA e a análise das características fenotípicas levam a conclusão de que a planta obtida é um monoploide, porque o número de cromossomos será a metade, assim como a quantidade de DNA, em relação ao diploide. Quando plantas $2n$, nesse caso, são chamadas de haploides é porque a espécie é tetraploide ($4n$), nesse caso o haploide é chamado de dihaploide.

7.1. Utilização dos haploides

Segundo Floh e Handro (1991) as plantas haploides podem ser utilizadas em pesquisas básicas e aplicadas, como:

- a. No material haploide a expressão dos genes, num genoma simples elimina muitas complexidades apresentadas pelo diploide. Não há mascaramento dos genes recessivos;

- b. Em hibridação somática e engenharia genética. Os haploides favorecem combinações de diferentes genomas;
- c. Trabalhos de citogenética como pareamento cromossômico, estudo de alterações estruturais;
- d. Material para estudos fisiológicos e bioquímicos comparados entre esses haploides e seus respectivos diploides ou poliploides;
- e. Material para o melhoramento de plantas utilizando o processo de diploidização genômica, produzindo indivíduos com características específicas de interesse agrônomo, como no caso do arroz, milho, cevada, trigo, batata e do fumo.

A diploidização citada no item (e) acima se refere ao que a biotecnologia denomina de haplodiploidização, que é tornar diploide o que é haploide. A cultura de anteras é a forma de obter o haploide, portanto a partir do uso de inibidores de fuso de divisão não se forma e as plântulas haploides tornam-se diploides.

O progresso no conhecimento da importância e mecanismo da poliploidia em plantas mostra que grande número de espécies poliploides são polifiléticas, que as espécies ditas diploides, na sua maioria são arqueopoliploides e que a evolução por poliploidia teve como mecanismo de apoio longa reorganização dos cromossomos, havendo, também, silenciamento gênico, eliminação de sequências, ação de elementos transponíveis, invasão intergenômica e efeitos epigenéticos. Mecanismos esses que ainda deverão ser investigados para se estabelecer a exata base genética da diploidização, que é a forma com um poliploide age normalmente como se fosse um diploide (SCHIFINO-WITMANN, 2004).

8. Método de evolução das culturas de aveia (*Avena sativa* L.) e de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.)

Esse anexo demonstra uma revisão de literatura sobre os métodos de evolução das culturas de aveia e feijão. Trata-se de um estudo como exemplos além dos relatados no item 4 deste capítulo.

8.1. Evolução do gênero *Avena*

Atualmente a aveia é uma cultura em expansão principalmente no centro-sul do Brasil devido ao seu múltiplo uso. A aveia fornece proteína na alimentação humana e animal. A área plantada no sul do Brasil, RS, SC e PR excede a do trigo, pois com o advento do plantio direto, é considerada uma boa cultura de cobertura do solo, portanto usada com muita frequência. Para tanto, o CNPT desenvolveu variedades de aveia que chegam a produzir cerca de 8 t/ha de matéria seca.

Oriunda a Ásia e do Oriente Médio a aveia se espalhou por toda a Europa inicialmente e, dada sua grande diversidade e possibilidade de se adaptar a vários climas alcançou as zonas mais frias da Rússia e região mais quente da Etiópia.

A aveia demonstra grande capacidade de adaptação devido a que, na sua origem, várias espécies contribuíram para sua constituição genômica. Além disso, os genomas das aveias atuais são modificados aumentando sua variabilidade. Dois processos envolveram a formação das aveias atuais, a hibridação específica e a poliploidização.

I. Formação do Genoma

A aveia em termos genéticos pode ser considerada autoalohexaploide com genoma básico igual a sete cromossomos. Pertencente à família *Gramineae*, subfamília *Poideae*, tribo *Aveneae* e gênero *Avena*, possuem trinta diferentes espécies que são agrupadas em diploides, tetraploides e hexaploides cujos genomas podem ser identificados como AA, CC, AABB, AACC e AACCCD que são encontrados na natureza.

A forma de especiação que o gênero *Avena* sofreu foi à hibridação interespecífica entre duas espécies diploides formando híbrido estéril com posterior diploidização. Porém, algumas aveias diferenciaram devido à translocações ocorridas nos cromossomos. Nesse caso estão incluídas as *Avena sativa* e *Avena byzantina*, nas quais dois cromossomos, o 7C e 17, estão envolvidos na translocação (Figura 3.6 pág 38).

As espécies diploides com o genoma A são *Avena strigosa*, *Avena brevis*, *Avena nudibrevis*, *Avena hirtula* e *Avena weistii*. Para diferenciação de qual espécie derivou o genoma foi determinado o subscrito da espécie ao genoma, como se segue para *Avena strigosa* (A_s), para *Avena brevis* (A_b) e assim por diante. Dentro desse grupo de aveias há várias divergências devido às translocações cromossômicas, formando híbridos estéreis.

O genoma C proveio da espécie *Avena clauda* e *Avena eriantha*. Ambas as espécies evoluíram da *Avena ventricosa*. As plantas híbridas originárias demonstram pareamento anormal dos cromossomos com a formação de multivalentes.

O cruzamento entre plantas de genoma A com as do genoma C formam híbridos inférteis, demonstrando não homologia cromossômica. A espécie que mais participou desse cruzamento foi a *Avena strigosa*. Os híbridos estéreis com o genoma AC para se tornarem férteis duplicaram o genoma, formando espécies tetraploides AACC que foram denominadas de *Avena maroccana* e *Avena murphy*. As diferenças entre essas aveias são as translocações derivadas do genoma (FEDERIZZI et al., 1999).

Conjuntamente a formação desses tetraploides apareceu as *Avenas barbata*, *Avena abyssinica*, *Avena vaviloviana* e *Avena agidrina* cujos genomas estão constituídos do grupo A com outro denominado B cuja origem ainda é desconhecida. A espécie do grupo A que mais participou da formação dos tetraploides foi *Avena strigosa* (A_s) (LI et al., 2000). No grupo das aveias tetraploides, Thomas (1995) cita a *Avena macrostachya* como sendo autotetraploide natural, perene com fecundação cruzada.

No grupo das aveias hexaploides aparecem às aveias cultivadas atualmente que são *Avena sativa*, *Avena byzantina*, *Avena sterilis* e *Avena fatua* (MILACH, 1999). Nesse mesmo grupo Thomas (1995) cita a *Avena nuda*. Todas essas espécies possuem genoma AACDD e são, portanto, hexaploides, intercruzáveis e interférteis. A tabela 3.3 mostra o gênero *Avena* com seu número cromossômico e fórmula cromossômica.

Tabela 3.3 – Espécies de *Avena* com o número cromossômico e fórmula genômica *

Espécie	Número cromossômico	Fórmula genômica
DIPLOIDES		
<i>Avena strigosa</i>	$2n = 2x = 14$	AsAs
<i>Avena hirtula</i>	$2n = 2x = 14$	AsAs
<i>Avena atlântica</i>	$2n = 2x = 14$	AsAs
<i>Avena weistii</i>	$2n = 2x = 14$	AsAs
<i>Avena canarensis</i>	$2n = 2x = 14$	AcAc
<i>Avena damascena</i>	$2n = 2x = 14$	AdAd
<i>Avena próstata</i>	$2n = 2x = 14$	ApAp
<i>Avena longiglumis</i>	$2n = 2x = 14$	AlAl
<i>Avena clauda</i>	$2n = 2x = 14$	CpCp
<i>Avena ventricosa</i>	$2n = 2x = 14$	CvCv
TETRAPLOIDES		
<i>Avena barbata</i>	$2n = 4x = 28$	AABB
<i>Avena abyssinica</i>	$2n = 4x = 28$	AABB
<i>Avena vaviloviana</i>	$2n = 4x = 28$	AABB
<i>Avena maroccana</i>	$2n = 4x = 28$	AACC
<i>Avena murphyi</i>	$2n = 4x = 28$	AACC
<i>Avena macrostachya</i>	$2n = 4x = 28$	AAAA ou CCCC
HEXAPLOIDES		
<i>Avena sterilis</i>	$2n = 6x = 42$	AACCDD
<i>Avena fatua</i>	$2n = 6x = 42$	AACCDD
<i>Avena sativa</i>	$2n = 6x = 42$	AACCDD
<i>Avena nuda</i>	$2n = 6x = 42$	AACCDD

* Adaptado de Federizzi et al., 1999.

O grupo das aveias tetraploides são essencialmente autopoliploides. Não contribuíram para a evolução das hexaploides. O genoma A provém diretamente da *Avena strigosa* (AsAs), enquanto que o genoma B provavelmente tenha provindo do cruzamento com formas selvagens de aveias (Tavares et al., 1993)

O genoma D, até hoje, possui origem desconhecida, pois nenhuma das espécies possui esse genoma especificamente (THOMAS, 1995; MILACH, 1999; LI et al., 2000).

A aveia comum (*Avena sativa*) e aveia rocha (*Avena byzantina*) se originaram do ancestral comum *Avena fatua*, porém a origem mais correta é a do ancestral *Avena sterilis*. A *Avena fatua* se diferenciou por mutação da *Avena byzantina*. Isso foi corroborado quando “fatuóides” foram encontrados em grãos de *Avena byzantina*. Fatuóides são tipos de alterações que se pode reconhecer pela presença de longos filamentos na base da lema e do ráquis, além da proeminência no grão e uma barba longa e retorcida ou curvada. Essa característica pode ser obtida em formas segregantes a partir da irradiação de sementes de *Avena byzantina* (POEHLMAN, 1974).

II. Domesticação da Aveia

A aveia aparece a cerca de 1000 a.C. na Europa Central e foi considerada como cultura secundária que evoluiu para o leste e norte europeu como cultura de grão. Nessa região foram encontradas formas transitórias de aveia assemelhando-se a cevada cultivada misturadas em amostras de trigo “emmer” obtido de várias regiões do meio-oeste europeu.

Ainda que não haja evidência de domesticação da aveia nessas áreas os arqueólogos a reconheceram como erva (forma herbácea) invasora da cultura do trigo, sendo, portanto dessa maneira que ocorreu a migração das formas da aveia para o norte europeu. Entretanto, onde o trigo “emmer” parou de ser cultivada pela severidade do clima no norte europeu, a expansão da aveia continuou atingindo áreas de clima bastante severo.

A agressividade e a adaptabilidade da *Avena sterilis* tem suportado essa visão da expansão. Além disso, a forma hexaploide cultivada é a forma mais especializada ecologicamente, sendo a *Avena fatua* uma forma intermediária. A mutação para não deiscência e a perda da dormência foram às alterações críticas que deram vantagem adaptativa na evolução e domesticação da cultura da aveia.

No final do século I o genoma AD hexaploide do complexo *Avena sativa* – *Avena byzantina* parece ter-se estabilizado com uma das maiores culturas, entretanto sua importância relativa ao trigo e a cevada não é clara. Aveias diploides e tetraploides que retém o grão na maturidade são as formas cultivadas. A forma tetraploide *Avena abyssinica*, restrita a Etiópia evoluiu da introdução da forma *Avena barbata* nessa região que aconteceu junto com a cevada provida do meio-oeste europeu.

A forma hexaploide originária do cruzamento *Avena sativa* x *Avena byzantina* que possui grãos largos se estabeleceu bem na Europa e há seu tempo foi levada para a América, Argentina e Austrália durante o processo de colonização dessas regiões.

As aveias europeias dos séculos VII e IX foram certamente misturas de homocigotos com várias respostas adaptativas a diferentes condições ambientais. O nome da variedade de aveia da América do Norte indica a sua origem na Rússia, Polônia, Suíça, Finlândia, França e Inglaterra. Similarmente a colonização das regiões temperadas do hemisfério norte foi acompanhada pela introdução de raças características dos países de origem dos colonizadores. A variabilidade genética dessas raças foi sem dúvida um fator importante no sucesso das culturas do velho mundo em novos lugares.

Essa variabilidade genética entre as aveias cultivadas pode ser observada com relação à retenção de grãos e a ausência de dormência, características que auxiliaram na sua domesticação. A *Avena fatua* difere do seu ancestral *Avena marocana* ou *Avena murphyi* por essa característica. Em 1956 Jones (citado por THOMAS, 1995) relata que usando raios X em cromossomos de *Avena sterilis* obteve nulissomia do cromossomo IV, resultando plantas com $2n = 40$ cromossomos onde as plantas apresentavam rápida deiscência dos grãos,

assemelhando-se a *Avena fatua*. Com essa técnica o autor pode relacionar a característica observada com a ausência do cromossomo.

A *Avena sterilis* foi a primeira a se estabelecer devido sua agressividade e capacidade de se adaptar a várias condições ecológicas, tanto que aparecem migrações desse grupo para o norte da África (região quente da Etiópia), para a China (principalmente *Avena fatua*) e para as colônias americanas pelo processo de colonização.

No Brasil as aveias foram introduzidas pelos imigrantes europeus, principalmente a espécie diploide *Avena strigosa*, porém as tetraploides e a hexaploide *Avena sterilis* é de ocorrência ocasional. A *Avena fatua* tornou-se invasora nas culturas do trigo, cevada e da própria aveia.

III. Estudos moleculares e citogenéticos em aveia

As técnicas de Biologia Molecular permitiram a demonstração de que o genoma do arroz, dentre as gramíneas, é o mais antigo e que trigo, aveia, cevada e milho originaram-se desse genoma pelo acúmulo de modificações ocorridas no DNA (WILSON et al., 1996). Segundo esses autores, os genes de efeito quantitativo parecem ter grandes semelhanças nas diferentes espécies de gramíneas e que as modificações ocorreram mais nos genes qualitativos.

Com o uso do polimorfismo de minissatélites no DNA a filogenia da *Avena sativa* foi estudada por Li et al., (2000). Esses autores concluíram que o genoma AACCC (*Avena murphyi*) e a diploide AcAc (*Avena canarensis*) possuem alta similaridade genética com as aveias hexaploides, enquanto que AsAs (*Avena strigosa*) e AIAI (*Avena longiglumis*) possuem baixa similaridade.

Com base nos resultados encontrados os outros autores puderam concluir que o genoma A passou do grupo da aveia tetraploide para a hexaploide pela *Avena murphyi*, apesar de que a *Avena strigosa* tenha igualmente contribuído para isso com menor expressão.

Entre as aveias diploides *Avena longiglumis* (AIAI) e *Avena strigosa* (AsAs) e a tetraploides *Avena abyssinica* (AABB) ocorre baixo grau de similaridade, através do uso de polimorfismo de microssatélites (LI et al., 2000).

A aplicação das técnicas moleculares de DNA levou a Li et al., (2000) a estabelecer uma árvore filogenética onde 12 espécies estão associadas em *cluster* por sua aproximação genômica. A figura 3.4 mostra a proposta dos autores.

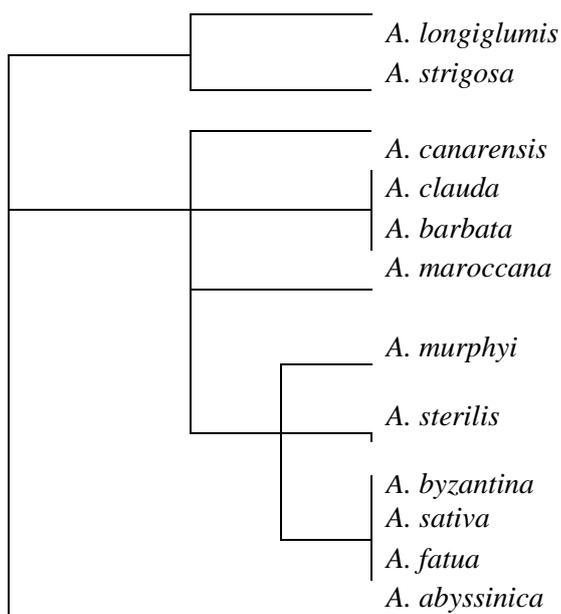


Figura 3.4 – Proposta de filogenia de 12 espécies de aveia utilizando polimorfismo de minissatélite e microssatélite de DNA (Adaptado de LI et al., 2000).

Na figura acima as espécies de aveias variam devido à quantidade de DNA repetitivo presente nos genomas, além dos padrões “em tandem”, mostrando diferentes distribuições entre gêneros e família. Resultados moleculares permitiram o arranjo de espécies de aveia de acordo com quantidade de cromossomos (Figura 3.5).

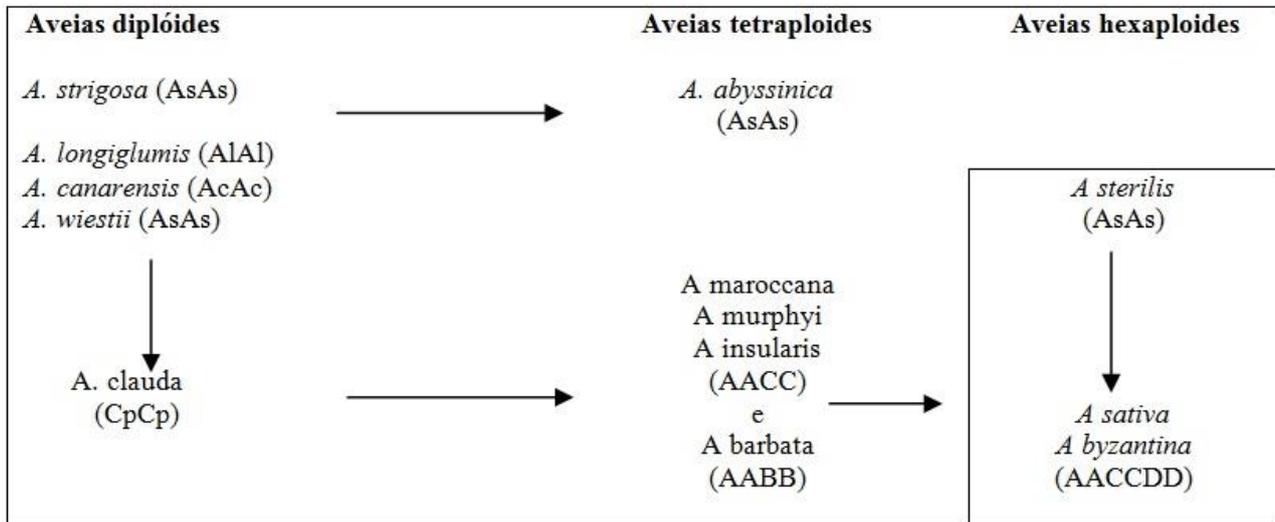


Figura 3.5 – Proposta dos passos evolutivos das aveias e origem dos genomas AACC (Adaptado de LI et al., 2000).

Entre as aveias hexaploides *Avena sativa* e *Avena byzantina* há diferenças cromossômicas que impedem a formação de híbridos férteis. Estudos citogenéticos

utilizados para estudar a diferença entre essas duas espécies encontraram a translocação 7C-17 (Figura 3.6) apesar de que ambas das espécies evoluíram no norte europeu.



Figura 3.6 – Cromossomos bandeados com banda C demonstrando a translocação recíproca 7C-17 em aveia (JALLEN e BEARD, 2000).

O significado evolutivo dessa translocação encontrada em genótipos selvagens de cultivados de aveia hexaploide não é conhecido. Entretanto, essa modificação foi a maior causa de diferenciação na evolução das aveias hexaploides (RAJHATHY e THOMAS, 1974).

Diferenças citogenéticas em *Avena sterilis* com origens diferentes e em *Avena byzantina* cv Mulga foram estudadas por Ladizinski (1970) com a finalidade de estabelecer a variabilidade existente entre aveias hexaploides. Na meiose o autor encontrou normalidade com a formação de 21 bivalentes, porém apenas uma cultivar mostrou trissomia (2n = 43 cromossomos).

Entre as cultivares de *Avena sterilis* o autor realizou cruzamentos para entender se havia diferenças cromossômicas dentro da espécie e encontrou a formação de quadrivalentes, alguns quadrivalentes

heteromórficos demonstrando translocações recíprocas. Além disso, a formação dos quadrivalentes seguiu duas conformações específicas, sendo uma delas em anel e a outra em cadeia.

IV. Conclusão sobre os processos de evolução da aveia

A aveia cultivada possui ampla difusão e diversificação em todos os continentes, pois tem uso em rações ou como forrageira na alimentação animal. Na alimentação humana é ainda pouco difundido como complemento alimentar, restringindo-se a períodos de desenvolvimento humano. Atualmente, na agricultura, seu uso é o de cobertura de solo como prática conservacionista e servir igualmente como pastoreio para os agropecuaristas.

No ponto de vista genético pode-se concluir que o acúmulo de pequenas mutações como nulissomia, translocações, diploidização e DNA repetitivo fizeram com que espécies de aveia se multiplicassem e se divergissem quanto a suas características fenotípicas. Entretanto dentro dos grupos há homologias que permitem a formação de híbridos férteis, como exceção dos diploides cujos híbridos são inférteis. Falta somente a designação do conjunto cromossômico D, pois todas as referências são unânimes em dizer que é desconhecido.

8.2. Evolução do gênero *Phaseolus*

O feijão sempre foi o alimento importante na mesa de todos por ser fonte de proteína de que dispõem para a dieta humana. Destaca-se igualmente pela grande capacidade de adaptação a variadas condições edafoclimáticas, dando condições para que haja cultivo por parte de grandes e pequenos produtores.

No Brasil, o feijoeiro é cultivado em todo o território nos mais diferentes sistemas de plantio, como cultivo solteiro, consorciado ou intercalado com uma ou mais espécies. Os gêneros *Phaseolus* contribuem com cerca de 80% da produção brasileira de feijão e os demais 23% são do gênero *Vigna*.

O feijão é cultivado em cerca de 100 países em todo o mundo, dado ao grande número de gêneros e espécies que possui e a capacidade adaptativa nas mais diferentes regiões. Por isso o feijão adaptou-se favoravelmente desde as Américas até ao extremo oriente (YOKOYAMA et al., 1996).

I. Centro de origem e domesticação e o ancestral comum

A classificação botânica do feijoeiro pode ser assim exposta:

Ordem: *Rosales*
Família: *Fabaceae (Leguminosae)*
Subfamília: *Faboideae (Papopoloideae)*
Tribo: *Phaseoleae*
Gênero: *Phaseolus*
Espécie: *Phaseolus vulgaris L.*

A leguminosa selvagem que vegeta no México e na América Central foi designada como *Phaseolus vulgaris*, porém não é conhecido como exatidão o local de sua origem. Algumas evidências morfológicas, de distribuição geográfica, de relações genético-ecológicas indicam que o progenitor ancestral é o feijão comum americano.

Os estudos de De Candolle de 1882 (GENTRY, 1969) relatam que não há precisão se as formas cultivadas do novo mundo são as ancestrais do velho mundo. Ao mesmo tempo, Gentry (1969) relata que Vavilov estudando a origem das plantas, descobriu grande riqueza de formas nos feijão das Américas, por isso nomeou a América Central como o centro de origem do feijão comum.

Em 1952, Burkar (GENTRY, 1969) descreve o *Phaseolus aborigineus* da Argentina como forma ancestral do gênero *Phaseolus*. Todavia, em 1953 esse mesmo autor, reduz essa espécie a uma subespécie de *Phaseolus vulgaris*. Com referência a *Phaseolus aborigineus*, Kaplan (1981) verificou que essa espécie vegetal naturalmente em populações da América do Sul, enquanto que no México e na América Central essa espécie

possui sítios isolados deslocando-se desde a América Central até a Argentina, passando pelas encostas declivosas dos Andes.

Para reforçar a ideia do *Phaseolus aborigineus* como ancestral de *Phaseolus*, Brucher e Brucher (1976) relatam descobertas no Peru dessa espécie datando do período pré-cerâmico (7.000 a 10.000 a. C.). Esses autores fazendo estudos filogenéticos na forma selvagem do feijão *Phaseolus aborigineus* ratificaram que essa espécie realmente é ancestral das formas de feijão cultivadas em jardins. Por isso, *Phaseolus aborigineus* recebeu a denominação de Burkhart e Brucher, ficando *Phaseolus aborigineus* Burk.

II. Centro de domesticação

Com as viagens intermares após descobrimento da América os navegadores coletaram e levaram para o Velho Mundo os “feijões de jardim”, *Phaseolus vulgaris* L. que já era domesticada na América Central, nos Andes da América do Sul e na Colômbia a partir da forma ancestral *Phaseolus aborigineus*. Na Europa sua entrada se deu pela península ibérica e espalhou-se para todos os outros países, inclusive o oriente.

Outras formas de feijão já estavam domesticadas no centro de origem mexicano, além do *Phaseolus vulgaris* que são: *Phaseolus lunatus*, *Phaseolus coccineus*, *Phaseolus polyanthus* e *Phaseolus mungo*. Todas essas espécies são diploides como $2n = 22$ cromossomos. Com todas essas espécies associadas à forma selvagem formam um pool gênico capaz de cruzarem-se entre si formando híbridos férteis, apesar de que Zimmermann e Teixeira (1996) relatam que o cruzamento entre essas espécies é muito difícil, mesmo que artificialmente.

Novas espécies apareceram em função do processo de seleção, levando as modificações na forma do grão, principalmente e na estrutura da planta. Espécies asiáticas e africanas, denominadas *Phaseolus aureus* e *Phaseolus mungo* são anuais, com sementes pequenas, vagens pequenas e cilíndricas originárias das espécies do velho mundo e do novo mundo. *Phaseolus mungo*, posteriormente, por estudos citogenéticos, foi transferido para o grupo da *Vigna* e passou a ser denominado de *Vigna mungo*.

Na Índia foram desenvolvidas várias espécies de *Phaseolus* como *Phaseolus lunatus*, *Phaseolus mungo*, *Phaseolus multiflorum* e *Phaseolus vulgaris*. Essas espécies possuem flores amarelas diferindo significativamente da espécie ancestral *Phaseolus aborigineus* e da domesticada *Phaseolus vulgaris*. Essas últimas possuem flores brancas e algumas brancas pigmentadas com antocianina. Por isso, há indícios de que tenha havido cruzamento intergenérico entre *Phaseolus* e *Vigna* e que esses híbridos eram férteis, pois ambas possuem $2n = 22$ cromossomos e morfologia floral idêntica.

Por essa razão as espécies de leguminosas indianas são chamadas dentro de quatro grupos (1) *Phaseolus*, (2) *Macropitilium*, (3) *Strophostiles* e (4) *Dysolobium* (SARBHOY, 1970).

No centro de domesticação as espécies se formaram e, devido ao processo de seleção algumas alterações ocorreram no gênero *Phaseolus*, como praticamente ocorre com qualquer cultura sob processo de domesticação e seleção. Segundo Zimmermann e Teixeira (1996) essas modificações foram hábito de crescimento mais compacto, eretos, aumento no tamanho das vagens e sementes, redução na sensibilidade ao fotoperíodo, na dormência das sementes e na deiscência das vagens.

III. Evolução citogenética em *Phaseolus*

Em 1978, Sarbhoy comenta que invariavelmente o número cromossômico do gênero *Phaseolus* é $2n = 22$, com exceção de uma espécie que é tetraploide, portanto, $2n = 44$ cromossomos. Embora o número de cromossomos seja o mesmo para todas as espécies, há diferenças no tamanho deles, o que pode indicar que a especiação deva ter ocorrido.

Esse mesmo autor estudou a mitose e meiose de 15 espécies de *Phaseolus* que foram desenvolvidas na Ásia. A tabela 3.4 mostra algumas dessas espécies com sua morfologia cromossômica serão aqui citadas, caracterizando principalmente a diferença no tamanho dos cromossomos.

Tabela 3.4 – Espécies, número de cromossomos e morfologia cromossômica de nove espécies de *Phaseolus* de origem asiática.

Espécies *	Número Cromossômico	Morfologia Cromossômica
<i>P. atropurpureus</i>	22	2 pares longos, 1,80 μ 6 pares médios, 1,30 – 1,65 μ 3 pares curtos, 1,0 μ 11 bivalentes na diacinese
<i>P. aureus</i>	22	2 pares longos, 2,60 – 2,80 μ 4 pares médios, 1,60 – 2,0 μ 5 pares curtos, 1,0 – 1,40 μ 11 bivalentes na diacinese com 1 nucléolo
<i>P. acutifolius</i>	22	3 pares longos, 2,20 – 2,50 μ 5 pares médios, 1,50 – 1,80 μ 3 pares curtos, 1,0 μ 11 bivalentes na diacinese com 1 nucléolo
<i>P. aconitifolius</i>	22	2 pares longo, 1,70 – 1,85 μ 4 pares médio, 1,30 – 1,50 μ 5 pares curtos, 1,0 – 1,20 μ 11 bivalentes na diacinese
<i>P. calcaratus</i>	22	2 pares longos, 1,80 μ 6 pares médios, 1,20 – 1,60 μ 3 pares curtos, 1,0 μ 11 bivalentes na diacinese com 1 nucléolo
<i>P. bracteatus</i>	22	3 pares longos, 1,70 – 1,80 μ 4 pares médios, 1,30 – 1,60 μ 4 pares curtos, 1,0 – 1,20 μ 11 bivalentes na diacinese com 1 nucléolo
<i>P. helvolus</i>	22	2 pares longos, 1,70 – 1,85 μ 5 pares médios, 1,30 – 1,60 μ 4 pares curtos, 1,0 – 1,20 μ 11 bivalentes na diacinese com 1 nucléolo
<i>P. vulgaris</i>	22	1 par longo, 3,0 μ 3 pares longos, 2,5 – 2,8 μ 3 pares médios, 2,0 μ 4 pares curtos, 1,75 μ 11 bivalentes na diacinese com 1 nucléolo
<i>P. tetraploide</i>	44	5 pares longos, 2,1 – 2,5 μ 10 pares médios, 1,3 – 1,8 μ 7 pares curtos, 1,0 – 1,20 μ 22 bivalentes na diacinese com 1 nucléolo

* Adaptado de Sarbhoy (1978).

Nas investigações citogenéticas, Sarbhoy (1977b, 1978) ressalva que a evolução nas espécies de *Phaseolus* ocorreu devido às alterações estruturais nos cromossomos. Além da variação comprovada nesses estudos com relação ao tamanho dos cromossomos, foram encontradas inversões heterozigotas que também devem ter contribuído para a especiação do gênero *Phaseolus*.

Em 1937 Upcott (citado por SARBHOY, 1977a) classifica as inversões em 3 grupos, conforme a disposição cromossômica na meiose em: (1) os que apresentam mais de 10% de pontes anafásicas; (2) os que têm menos de 10% de pontes anafásicas e (3) os que não mostram formação de pontes durante a divisão anafásica. *P. aureus*, *P. vulgaris* e *P. semirectus* são representantes do primeiro grupo, enquanto *Vigna mungo* e *P. ricciadianus* são do segundo grupo. O terceiro grupo é constituído por outros *Phaseolus*, por exemplo, *P. atropurpureus*, *P. mungo*, *P. lunatus* e a espécie tetraploide. Após estudo citogenético desenvolvidos por Sarbhoy (1977) considera-se que as espécies do gênero *Phaseolus* evoluíram através da

redução no tamanho dos cromossomos. Babcock e Cameron (1934) e Srivastava (1963), citados por Sarbhoy (1977), estudaram o mesmo fenômeno em *Crepis* e *Vicia*, respectivamente e que o *Phaseolus* demonstra paralelismo com essas espécies com relação ao fenômeno do encurtamento dos cromossomos.

Outro ponto baseado por Sarbhoy (1977b) foi à simetria cariotípica. Relata que cariótipos mais simétricos referem-se a espécies mais antigas, enquanto as espécies mais novas são assimétricas. Portanto, *Phaseolus vulgaris*, por esse motivo, foi a mais primitiva espécie e foi o ancestral das demais. Esse fato foi corroborado com descobertas em sítios arqueológicos no México a cerca de 7.000 a.C. onde *Phaseolus vulgaris* vegetava junto com espécies selvagens.

IV. Estudos moleculares e centro de origem de *Phaseolus*

A faseolina no feijão é uma glicoproteína chamada também de globulina G1 e constitui 38,5% das proteínas na cultivar comercial Carioca (LAJOLO et al., 1996). Essa proteína apresenta variações devido ao local de domesticação do gênero *Phaseolus*. Há dois tipos de faseolina, a “S” e a “T” que representam variações eletroforéticas de acordo com o centro de domesticação.

Segundo Zimmermann e Teixeira (1996) os feijão que apresentam a faseolina do tipo S são de origem Mesoamericana e as do tipo T são do sul dos Andes. Além disso, foi proposta um centro secundário, localizado na Colômbia em que a faseolina apresenta-se de duas formas, são as do tipo “B” e “CH”.

Com a domesticação do feijão algumas mudanças morfológicas aconteceram dentre elas o tamanho das sementes. As cultivares das espécies originárias da América Central possuem sementes pequenas (25g/100 sementes) com faseolina do tipo S, enquanto que as do sul dos Andes possuem sementes grandes com faseolina dos tipos T, CH e A.

Estudos de padrões eletroforéticos do sistema isoenzimáticos de sementes de cultivares espanholas, sugerem que a Espanha, após descobrimento da América, pode ter se tornado um centro secundário de domesticação. Seus resultados demonstraram que as sementes das cultivares espanholas possuem faseolina do tipo M e que seria uma variante do tipo S, de origem Mesoamericana. Além do que, as sementes das cultivares analisadas são de tamanho pequeno, portanto, é possível que a Espanha tenha sido centro secundário de domesticação e de diversificação do gênero *Phaseolus* (ESPEJO-IBÁÑEZ et al., 1994).

Estudando a origem, diversidade e utilização do germoplasma cubano de *Phaseolus vulgaris* Castiñeiras et al., (1991) verificaram que os dados eletroforéticos da faseolina possibilitam a conclusão que esse germoplasma teve origem tanto no centro Mesoamericano como no México e ainda que o tipo T dessa faseolina foi introduzida diretamente do centro sul andino. Kaplan (1965) diz que os estudos arqueológicos do *Phaseolus* estão acompanhados dos estudos do milho que seguindo a mesma rota até Cuba.

Vasconcelos et al., (1996) utilizando marcadores moleculares baseados em DNA, estudaram a diversidade genética de *Phaseolus vulgaris* com a finalidade de determinar a origem do germoplasma para introdução em programas de melhoramento. Os autores utilizaram 28 cultivares de várias procedências dentro das Américas. O estudo da variação genética das faseolinas B e T foram obtidas com a técnica do RAPD e o resultado permitiu o agrupamento em dois grandes “clusters” de acordo com a origem, se da Mesoamérica, se da Colômbia.

9. Conclusão

Com toda certeza a espécie *Phaseolus* apresenta um ancestral comum que foi o *Phaseolus aborigineus*, apesar das discussões taxonômicas e que esse teve origem em dois centros, o Mesoamericano e o Mexicano.

Desses centros o feijão se espalhou pelo Andes até a Argentina e, pelos navegadores, para o resto do mundo, entrando na Espanha que se tornou o centro secundário de domesticação. Outros centros de domesticação como Asiático-Africano se formou dando origem a feijões com tipos morfológicas específicos. Os da Ásia são de grãos pequenos enquanto que os da Espanha são longos.

Com relação à estrutura cromossômica vê-se que o cariótipo de todas as espécies é composto por 22 cromossomos, diferindo em termos de comprimento. Foi comprovada também a existência de inversões provocando variabilidade no gênero.

Por fim, há citações que ressaltam que a especiação do gênero *Phaseolus* se deu por encurtamento dos cromossomos. Fato esse de difícil explicação, pois a literatura é pobre nesse aspecto.

10. Referências Bibliográficas

ALLARD, P.W. **Princípios do melhoramento genético de plantas**. São Paulo: Edgar Blucher Ltda. 1960 p.298-349.

BRAMMER, S.P. **A citogenética na caracterização genômica de trigo**. In. EMBRAPA. Documento 31. Passo Fundo. 2003. p.3.

BRIEGER, F.G.; GURGEL, J.T.A. **Curso de Genética**. USP. ESALQ. Publicação didática. v.II, 1961, p.163-185.

BRUCHER, O.B.; BRUCHER, H. The South American wild bean (*Phaseolus aborigineus* Burk) as ancestor of the common bean. **Economic Botany**, v.30, n.3, p.257-272, 1976.

DEBUCK, D.G.; SMARTT, J. Beans. In: SMARTT, J.; SIMMONDS, N.W. (Ed) **Evolution of crops plants**. Harlow: Longman Scientific and Technical. 2.ed. 1995, p.287-294.

DE WETT, J.M.J. Polyploidy and evolution. **Taxon**, v.20, n.1, p.29-35, 1971.

ESPEJO-IBAÑEZ, M.C.; SANCHEZ, M.P.; SÁNCHEZ-YÉLAMO, M.D. Isoenzymatic variability in seeds of some Spanish common beans (*Phaseolus vulgaris* L. Leguminosae): relation to their domestication centers. **Biochemical Systematics and Ecology**. v. 22, n.8, p.827-833, 1994.

FEDERIZZI, L.C.; MILACH, S.C.K.; PACHECO, M.T. et al. Melhoramento da aveia. In BORÉM, A. (ed.) **Melhoramento de espécies cultivadas**. Viçosa: Editora UFV. 1999. p.131-157.

FLOH, E.I.S.; HANDRO, W. Haploides: obtenção e aplicações. In. CROCOMO, O.J.; SHARP, W.R.; MELO, M. (Ed.) **Biotecnologia para produção vegetal**. Piracicaba: CEBTEC/FEALQ. 1975. p. 463-479.

GENTRY, H.S. Origem of the common bean, *Phaseolus vulgaris*. **Economic Botany**, v.23, p.55-69, 1969.

HASHIMOTO, D.Y.C. Estudo comparativo entre híbridos diploides e tetraploides de mandioca (*Manihot esculenta* Crantz): citogenética, apomixia e anatomia caulinar. Universidade de Brasília. **Dissertação de Mestrado**. Brasília, p.74, 2009.

HARLAN, J.R.; DE WETT, J.M.M.J. On the Winge and prayer: the origin of polyploidy. **The Botanic Review**, v.41, n.4, p.311-390, 1975.

JELLEN, E.N.; BEARD, J. Geographical distribution of a chromosome 7C and 17 intergenomic translocation in cultivated oat. **Crop Science**, v.40, p.256-263, 2000.

KAPLAN, L. Archeology and domestication in American *Phaseolus* (Beans). **Economic Botany**, v.19, p.358-368, 1965.

KAPLAN, L. What is the origin of the common bean? **Economy Botany**, v.35, n.2, p.241-254, 1981.

KASHA, K.J. Production and applications of haploids in barley. In. CRUZ-COKE, R.; BRNICE, D. (Ed.) **V Congresso Latinoamericano de Genética**. Santiago. Associação Latinoamericana de Genética. Acta. p.128-135, 1982.

- LADIZINSKI, G. Chromosomes rearrangements in the hexaploid oats. **Heredity**, v.25, p.457-461, 1970.
- LAJOLO, F.M.; GENOVESE, M.I.; MENEZES, E.W. Qualidade nutricional. In: ARAÚJO, R.S.; RAVA, C.A.; STONE, L.F.; ZIMMERMANN, M.J.O. (coord.) **Cultura do feijoeiro comum no Brasil**. Piracicaba: POTAFÓS, 1996. p.23-56.
- LI, C.D.; ROSSNAGEL, B.G.; SCOLES, G.J. The development of oat microsattelite markers and their use in identifying relationship among *Avena* species and oats cultivars. **Theoretical and Applied Genetics**, v.101, p.1259-1268, 2000.
- MEDINA, D.M.; CRUZ, N.D.; LONGO, c.r.l.; et al. Poliploidização em berinjela (*Solanum melongena* L.). II – Observações em plantas resultantes de tratamento com colquicina. **Bragantia**, v.31, n.24, p.289-309, 1972.
- MILACH, S.; FEDERIZZI, L.C.; HANDEL, C.L. et al. Hibridação em aveia. In: BORÉM, A. **Hibridação artificial de plantas**. Viçosa: UFV Editora. p.121-137, 1999.
- PELOQUIN, S.J. Chromosomal and cytoplasmic manipulation. In: FREY, S. (Ed.) **Plant Breeding II**. p.117-147, 1981.
- PETO, F.H.; BOYER, J.W. Comparasion of diploid and triploid sugar beets. **Canadian J. Research**, v.18, p.273-282, 1940.
- POEHLMAN, J.M. **Mejoramiento genetico de las cosechas**. México: Editorial Limusa. 1974. p.453.
- RAJHATHY THOMAS, **Cytogenetics of oats (Avena L.)**. Canadá: Misc. Pub. Genetics Society. n.2, 1974.
- RAMALHO, M.A.P.; SANTOS, J.B.; ZIMMERMANN, M.J.O. **Genética quantitativa em plantas autógamias. Aplicações ao melhoramento do feijoeiro**. Goiana: Editora da UFG. 1993. p.9-18.
- RAMALHO, M.A.P.; SANTOS, J.B.; PINTO, C.B. **Genética na agropecuária**. São Paulo: Editora UFLA. 4.ed. 2008. p.463.
- SANTOS, E.K. Cultura de tecidos: uma ferramenta biotecnológica para o melhoramento vegetal. In: SACCHET, A.M.O.F. **Genética para que te quero?** Porto alegre: Editora da UFRGS. 1999. p.143-147.
- SARBHOY, R.K. Cytogenetical studies in genus *Phaseolus* Linn. I. and II. Somatic and meiotic studies in fifteen species of *Phaseolus*. (Part 1) **Cytologia**, v.43, p.161-170, 1978.
- SARBHOY, R.K. Cytogenetical studies in genus *Phaseolus* Linn. I. and II. Somatic and meiotic studies in fifteen species of *Phaseolus*. (Part 2) **Cytologia**, v.43, p.171-180, 1977a.
- SARBHOY, R.K. Cytogenetical studies in genus *Phaseolus* Linn. III. Evolution in the genus *Phaseolus*. **Cytologia**, v.42, p.401-413, 1977b.
- SEARS, E.R. Cytogenetics studies with polyploid species of wheat. I. Chromossomal aberration in progeny of a haploid *Triticum vulgare*. **Genetics**. v.124, p.509-523, 1939.
- SCHIFINO-WITTMANN, M.T.; DALL'AGNOL, M. Gametas não reduzidos no melhoramento de plantas. **Ciência Rural**, v.31, n.1, p.169-171, 2001.
- SCHIFINO-WITTMANN, M.T. Poliploidia e seu impacto na origem e evolução das plantas silvestres e cultivadas. **Revista Brasileira de Agrociências**, v.10, n.2, p.151-157, 2004.
- SONDAHL, M.R.; SHARP, W.R. Obtenção de plantas haploides pela cultura de haploides. In: **V Congresso Latinoamericano de Genética**. Santiago. Associação Latinoamericana de Genética. Acta, p.136-137, 1982.
- SOUZA, F.F.; QUEIRÓZ, M.A.; DIAS, R.C.S. Melancia sem semente. Desenvolvimento e avaliação de híbridos triploides experimentais de melancia. **Biociência**, v.9, n.2, p.90-95, 1999.

TAVARES, M.J.C.M.S.; ZANETTINI, M.H.B.; CARVALHO, F.I.F. Origem e evolução do gênero *Avena*: suas implicações no melhoramento genético. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**. Brasília, v.28, n.4, p.499-507, 1993.

THOMAS, Oats. In: SMARTT, J.; SIMMONDS, N.W. (Ed.) **Evolution of crop plants**. Essex. England: Longman Scientific and Technical. 2.ed. 1995. p.132-136.

VASCONCELOS, M.J.V.; BARROS, E.G.; MOREIRA, M.A.; VIEIRA, C. Genetic diversity of the common bean *Phaseolus vulgaris* L. determined by DNA-bases moleculares markers. **Revista Brasileira de Genética**, v.19, n.3, p.447-451, 1996.

WILSON, W.A.; McCOUGH, S.R.; SORELS, M. Comparative genetics of wheat, barley, oats, rye and maize. In: SCOLES, G.; ROSSNAGEL, B. (Ed) **Proceedings of V International Oat Conference**. Saskatoon, p.189-196, 1996.

YOKOYAMA, L.P.L.; BANNO, K.; KLUTHCOUSKI, J. Aspectos socioeconômicos da cultura. In: ARAÚJO, R.S.; RAVA, C.A.; STONE, L.F.; ZIMMERMANN, M.J.O. (Coord.) **Cultura do feijoeiro comum no Brasil**. Piracicaba: POTAFÓS, p.1-21, 1996.

ZANETTINI, M.H.B.; LAUXEN, M.S. Alterações cromossômicas estruturais e numéricas: consequências e aplicações. In FREITAS, L.B.; BERED, F. (Org) **Genética e evolução vegetal**. Porto Alegre: Editora da UFRGS. Cap.13. 2003. p.217-240.

ZIMMERMANN, M.J.O.; TEIXEIRA, M.G. Origem e evolução. In: ARAÚJO, R.S.; RAVA, C.A.; STONE, L.F.; ZIMMERMANN, M.J.O. (coord.) **Cultura do feijoeiro comum no Brasil**. Piracicaba: POTAFÓS, 1996, p.57-70.

Exercícios

1. Considerando o cariótipo com $2n = 8$ cromossomos. Represente um nulissômico, um monossômico, um trissômico, um tetrassômico, um haploide, um triploide e um tetraploide.

	-----○-----	-----○-----	-----○-----	-----○-----
	-----○-----	-----○-----	-----○-----	-----○-----
R: Nulissomia	-----○-----	-----○-----	-----○-----	-----○-----
	-----○-----	-----○-----		
Monossomia	-----○-----	-----○-----	-----○-----○-----	
	-----○-----	-----○-----	-----○-----	
Trissomia	-----○-----	-----○-----	-----○-----	-----○-----
	-----○-----	-----○-----	-----○-----	-----○-----
	-----○-----			
Haploide	-----○-----	-----○-----	-----○-----	-----○-----
	-----○-----	-----○-----	-----○-----	-----○-----
Triploide	-----○-----	-----○-----	-----○-----	-----○-----
	-----○-----	-----○-----	-----○-----	-----○-----
	-----○-----	-----○-----	-----○-----	-----○-----
Tetraploide				



2. Em trigo, considerando dois genes em cromossomos independentes, um para arista (A determina a presença e a ausência) e outro para cor do grão (B determina cor creme e b cor branca), há possibilidade do aparecimento de aneuploides, naturalmente, provocando variabilidade na cultura se o grão de pólen mutado for detectado. Supondo que o gene para a presença de aristas esteja num cromossomo que foi perdido durante a meiose. O grão de pólen, apesar da mutação continua fértil. Execute o cruzamento entre plantas com os dois marcadores genéticos a partir da geração paternal, sendo a alteração cromossômica ocorreu na gametogênese da F_1 e descreva a frequência fenotípica em F_2 . **R:** Frequência fenotípica em F_2 de 5 – presença de arista, cor creme (com 5 alelos no total); 1 – presença de arista, cor branca (com 3 alelos no total); 1 – ausência de arista, cor branca (com 3 alelos no total).
3. Na evolução de plantas foi comum a aloploidia seguido da autopoliploidia. Baseado nisso, quantas cromátides irmãs e centrômeros podem ser encontrados numa espécie resultante do cruzamento de duas outras que continham respectivamente, A – célula meristemática com 32 cromossomos e B – células do endosperma com 96 cromossomos? **R:** Cromátides irmãs - 192; centrômeros - 96.
4. As plantas diploides produzem gametas normalmente e, na dupla fertilização, originam o embrião e o endosperma. Utilizando então o endosperma, amiláceo (Su) e doce (su), para caracterizar tecidos triploides verifique quais as constituições genotípicas do embrião e do endosperma e suas quantidades mínimas a partir do cruzamento entre plantas com fenótipos amiláceo x doce, sendo que o fenótipo amiláceo é dominante sobre doce (utilize todos os cruzamentos possíveis). **R:** Embriões Susu - 5; SuSu - 2; susu - 1; endosperma - SuSusu - 2; Sususu - 3.
5. Considerando o exemplo da cor do endosperma e que haja interação alélica do tipo intermediária em sementes de milho, programe um cruzamento entre duas plantas, sendo uma com antocianina e outra sem antocianina no grão e determina o fenótipo, sabendo que R determina a presença de antocianina na aleurona e o alelo r condiciona a ausência desse pigmento, e ainda que o genótipo heterozigoto condiciona grãos pintados. **R:** A partir de pais homozigotos, quanto da F_1 resultará em grãos pintados.
6. Em batatas várias ploidias podem ser encontradas e as plantas cruzadas entre si com o auxílio do melhorista. Plantas diploides de batata portando gene para folha lobada foram cruzadas com plantas tetraploides da mesma espécie, porém com folhas recortadas. Sendo a recortada dominante sobre a lobada, qual o tipo de folhas resultantes desse cruzamento. Determine os genótipos de ambas as espécies, os gametas de cada genitor e o cruzamento até F_2 . **R:** P_1 RRRR (recortada); gametas RR; P_2 rrrr (lobada); gametas rr; F_1 RRrr (recortada); F_2 8 recortadas : 1 lobada.
7. No centro de origem de *Hordeum* (espécie de cevada) foram encontradas plantas cujas folhas produziam quantidades diferenciadas de proteínas. Por exemplo, a espécie A produzia cerca de 840 μg de proteína glicosilada, enquanto que a espécie B produzia cerca de 210 μg da mesma proteína. O que se pode dizer sobre a constituição genotípica dessas duas espécies? Se houver cruzamento dessas espécies entre si, qual a quantidade prevista de proteína a planta fértil é capaz de produzir? **R:** 1260 μg .
8. A cor amarela no endosperma do grão de milho é dominante sobre a cor branca. O endosperma é derivado da fecundação do mesocisto por um dos núcleos reprodutivos do grão de pólen. Se a constituição genética do mesocisto for yy e houver fecundação por outro y a cor será branca. Entretanto, se o mesocisto for YY e for fecundação por Y então a cor será amarela. A intensidade da cor variará com a quantidade de alelos Y. Da mesma forma, o alelo Y soma 2,20 unidades de vitamina A/g (UVA/g) a quantidade básica de 0,05 UVA/g nos grãos de milho cuja combinação alélica é yyy. Determine a cor do grão e a quantidade de UVA/g usando todas as combinações possíveis a partir da fecundação do mesocisto pelo núcleo do grão de pólen. **R:** 4 amarelos com intensidade diferentes e a quantidade de UVA/g varia entre 6,65 a 0,05.

9. O cruzamento de espécies diferentes foi uma das formas que as plantas cultivadas se originaram, passando por duas etapas de extrema importância. Foi encontrada uma espécie A diploide que possui F.C. = 3 ml + 3 mc + 2 al e outra espécie B, também diploide cuja F.C. = 2 sml + 3 al + 3 ac. Essas espécies se cruzaram na natureza. Baseado nessa situação responda:
- Quais as etapas essas plantas passaram para resultar em plantas férteis? R: aloploidia e autopoliploidia;
 - Quantos cromossomos terá a espécie fértil? R: 64 cromossomos.
 - Por que suas fórmulas cromossômicas tiveram que ser estudadas?
10. A cultura de anteras é uma técnica auxiliar de melhoramento de plantas que permite trabalhar com indivíduos monoploides. Baseado nisso responda:
- Qual a característica do genoma de uma planta monoploide?
 - Como esta planta pode ser cruzada com uma planta diploide normal?
 - Explique por desenho, os cromossomos de uma planta monoploide.
11. Explique a necessidade de ocorrer poliploidia após ter acontecido processo de hibridação interespecífica? Dê exemplos.
12. Baseado no ciclo celular, objetivamente a divisão celular, explique como esse período pode influenciar a formação de aneuploides?
13. Cruzamentos entre espécies diploides e triploides são possíveis nas fruteiras. Uma é doadora de pólen, enquanto que a outra é receptora. Demonstre, por meio de desenho, a formação dos grãos de pólen de ambas as espécies e o resultado do cruzamento entre elas, usando, para tanto dois genes não alélicos (Detenha-se nas fases de anáfase/telófase de cada uma).