

FATORES RESPONSÁVEIS PELA DESUNIFORMIDADE VARIETAL NO TRIGO *TRITICUM AESTIVUM* (L.) THELL E O PAPEL DA INSTABILIDADE CROMOSSÔMICA¹

MARIA IRENE B. DE M. FERNANDES², MARIA HELENA BODANEZE-ZANETTINI³
e ANA CHRISTINA A. ZANATTA⁴

RESUMO - A mistura mecânica acidental, os cruzamentos naturais, a segregação do cruzamento original e a instabilidade cromossômica recorrente são os principais fatores responsáveis pela ocorrência de tipos desviantes do padrão da cultivar. Estudos conjuntos, efetuados no Centro Nacional de Pesquisa de Trigo (CNPT)/EMBRAPA, em Passo Fundo, RS, e no Departamento de Genética da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), mostraram que oscilações climáticas drásticas, moléstias fúngicas e viróticas, defensivos e acidez do solo contribuem para aumentar a incidência de anomalias cromossômicas em trigo (*Triticum aestivum* (L.) Thell); mas o fator determinante principal é, sem dúvida, o genótipo. O germoplasma mexicano Norin 10 tem apresentado taxas mais elevadas do que as variedades brasileiras. As progênes de plantas estáveis têm maior fertilidade do que as de plantas instáveis, o que mostra a importância da seleção de plantas normais para os estoques fundadores. Entretanto, a seleção de progênes estáveis, em cultivares com instabilidade elevada, não foi bem sucedida, o que confirma ser este um fator recorrente cujo efeito pode ser apenas minimizado. Recomendações específicas são apresentadas com este objetivo.

Termos para indexação: mistura mecânica acidental, *Triticum aestivum*, cruzamentos naturais, cultivar, genética.

THE CAUSAL FACTORS OF VARIETAL UNIFORMITY IN WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* (L.) THELL) AND THE ROLE OF CHROMOSOMAL INSTABILITY

ABSTRACT - Mechanical mixtures, natural crosses, segregation from original cross and recurrent chromosomal instability are the main factors that cause varietal uniformity. Joint experiments carried out at CNPT/EMBRAPA in Passo Fundo, RS, Brazil, and at the UFRGS laboratories showed that drastic climatic fluctuations, fungal and virus diseases, agrochemicals and soil acidity may increase the incidence of chromosomal abnormalities in wheat (*Triticum aestivum* (L.) Thell), but the main determining factor is the genotype. Norin 10 germoplasm presents, for example, higher levels of cytological instability than Brazilian varieties. Meiotic stable plants from abnormal cultivars originated more fertile progenies than unstable ones, showing that, in those cases, it is very important to select uniform progenies for the Foundation Seed Stocks. However, the selection of cytological stable progenies in cultivars with high instability showed that it is recurrent and that it can only be minimized. Specific recommendations to breeders and seed producers are made on this subject.

Index terms: mechanical mixture, natural crosses, *Triticum aestivum*, cultivar, genetics.

¹ Aceito para publicação em 11 de dezembro de 1990
Palestra apresentada pela primeira autora, no CNPT, no
Planejamento para Culturas de Inverno. SPSB.

² Dra. em Genética - CNPT.

³ Profa. - Adj. Dep. de Genética e do curso de Pós-Graduação
em Genética da Univ. Fed. do Rio Grande do Sul.

⁴ Enga. - Agra., M.Sc., EMBRAPA/CNPT. Caixa Postal
569, CEP 99001 Passo Fundo, RS.

INTRODUÇÃO

O sucesso das cultivares de porte baixo trouxe a preocupação, principalmente dos responsáveis pela produção de semente básica, quanto aos eventuais prejuízos e inconvenientes e quanto aos riscos do aumento nas

freqüências de plantas desviantes do padrão da cultivar.

A manutenção da uniformidade varietal, em níveis aceitáveis, nas plantas autofecundadas, supõe a manutenção da homozigose genética. Os níveis mais ou menos elevados de homozigose dependem da forma pela qual o melhorista trabalha com as linhagens antes de colocá-las em experimentação.

A uniformidade é importante e desejável por razões econômicas e psicológicas (Jensen 1965). As razões econômicas se relacionam com: 1. a manutenção do potencial de produtividade e da tolerância ou da resistência às moléstias e estresses ambientais que devem caracterizar a cultivar; 2. os custos da execução dos trabalhos de multiplicação e de produção de sementes, necessários à manutenção do padrão agrônomico. As razões psicológicas se referem à forma como os agricultores, os produtores e os técnicos encaram o conceito de "pureza varietal", pois posições extremamente rígidas, que considerem qualquer variação como "contaminação indesejável", levarão a exigências impossíveis de serem cumpridas, do ponto de vista prático, por serem inatingíveis do ponto de vista biológico. No caso do trigo, por exemplo, o sistema genético desta espécie torna impossível a ausência total de plantas desviantes, principalmente em grandes populações da cultura. O exagero quanto às exigências de pureza "gasta energia, atrasa o progresso e pode enganar o melhorista e o agricultor quanto aos méritos reais de uma cultivar" (Frankel 1950). A frouxidão, entretanto, na aceitação de desviantes, dependendo do nível em que ocorram, pode "afetar o desempenho da cultivar, modificar sua aparência e causar dificuldades aos produtores e multiplicadores de sementes" (Jensen 1965).

O Departamento de Genética do INTA "Instituto Nacional de Tecnología Agropecuária" em um "Informe de Comissão" apresentou as seguintes considerações:

"La elevada frecuencia de plantas fuera de tipo en algunas cultivares comerciales ha comenzado a constituir un problema en los programas de mejoramiento de la mayoría de los

países que cultivan este cereal y ha sido motivo de cancelación de variedades y/o rechazo de inscripción de nuevas cultivares.

En Argentina, este fenómeno se comenzó a observar a mediados de la década del '70 por numerosos fitotecnistas, sobre todo en cultivares con germoplasma de origen "mejicano" y actualmente ha sido motivo de gran preocupación por parte de algunos criadores que, o bien han debido eliminar lotes de multiplicación o han descartado numerosas líneas avanzadas por imposibilidad de lograr su estabilización fenotípica por el proceso selectivo tradicional.

Numerosas investigaciones realizadas en distintos países han demostrado claramente que la elevada inestabilidad fenotípica de estas cultivares en general tiene una explicación citogenética y es debida a frecuencia anormalmente elevada de aneuploidias espontáneas, aunque permanece(n) desconocida(s) la(s) causa(s) de la gran inestabilidad cromosómica presentada por dichas cultivares. No obstante lo antedicho, la simple pérdida o ganancia de algunos cromosomas producen marcados cambios en el fenotipo normal, lo que provoca la elevada frecuencia de plantas fuera de tipo. Entre las modificaciones más importantes o frecuentes pueden mencionarse la androsterilidad, que favorece marcadamente la producción de cruzamientos espontáneos sobre todo en el material de crianza (por vecindad de distintos genótipos); el incremento de granos chuzos con sus consecuencias industriales o en el uso como simiente: plantas semi-raquíticas y/o poco macolladoras; plantas altas que generalmente son las responsables de la desuniformidad observada en estas líneas o cultivares; etc.

Ante este nuevo problema de la crianza y cultivo del trigo... Se concluyó que este fenómeno constituye un obstáculo en la mejora del trigo y se plantearon los siguientes interrogantes, tanto respecto a las cultivares presentes en el mercado, como a aquellos próximos a presentarse y además sobre los progenitores a utilizarse en los nuevos cruzamientos:

– Podría constituir este fenómeno un motivo de cancelación de una variedad?

– Puede ser controlada la variabilidad fenotípica en las cultivares comerciales?

– Pueden producirse fluctuaciones o incrementos anuales en las frecuencias fenotípicas de formas aberrantes, en una cultivar que manifieste esta característica?

– Puede ser tolerada esta variabilidad, tal como lo son otras características varietales adversas?

– Ante la supuesta transmisión a la descendencia de esta característica, debería aconsejarse la eliminación de los planes de cruzamientos de todo material que lo manifieste?"

Este artigo pretende discutir os fatores responsáveis pela origem dos tipos desviantes e as medidas possíveis para seu controle respondendo a algumas das questões aqui levantadas.

O conceito de uniformidade varietal

De acordo com Jensen (1965), uma cultivar é "uma população mantida artificialmente fora do equilíbrio natural. É criada pela engenhosidade humana e depende do cuidado humano. É um artefato". Os cuidados dispensados a uma cultivar, ou seja, purificação, monda ou "roguing" a manipulação das sementes e os cuidados com o isolamento influenciam a estrutura de suas populações. É duvidoso que um equilíbrio semelhante ao de uma população natural possa ser atingido. De acordo com o mesmo autor, os desviantes são manifestação de "brecha na integridade genética ou estrutural da variedade ou população, independente de sua origem".

Os fatores responsáveis pela desuniformidade varietal

A preocupação com a uniformidade varietal não é recente: bem antes do surgimento das cultivares de porte baixo, diversos autores abordaram este problema; entre eles, Coffman (1954), Morey (1949) e Frankel (1950). A referência mais antiga, citada por Jensen (1965), é a de Harrington (1929), que, ao enumerar as

causas de impurezas nas cultivares de cereais, incluiu: a) segregação do cruzamento original; b) mutação; c) mistura mecânica e d) segregação resultante de cruzamentos naturais com outras cultivares.

Ao enfatizar a perspectiva de aumento na ocorrência de desviantes no trigo, por causa do uso do germoplasma da cultivar Norin 10, Jensen (1965), em extenso artigo de revisão e discussão do assunto, adicionou outro fator aos de Harrington (1929), denominando-o "instabilidade inerente ao sistema reprodutivo da planta". Os desviantes foram classificados pelo autor em dois grupos: no primeiro, foram incluídos os resultantes de "falhas humanas", originados por "mistura mecânica" e pela "segregação do cruzamento original". No caso de mistura, a estação experimental é o local mais sujeito a esse tipo de acontecimento, pois aí ocorre a manipulação de grande número de variedades diferentes. A segregação do cruzamento original ocorre quando a linhagem não foi suficientemente purificada pelo melhorista. No segundo grupo de desviantes, o autor incluiu os originados através de "falhas no sistema reprodutivo da planta", envolvendo as "mutações" e a "instabilidade inerente ao sistema reprodutivo". Quanto à "segregação resultante de cruzamentos naturais", Jensen (1965) considera que, nas duas categorias, a responsabilidade pela oportunidade do cruzamento é uma falha no processo de manipulação da cultivar, ao passo que a introdução de genes estranhos à cultivar através de cruzamentos naturais é uma condição do sistema reprodutivo. O autor considera fundamental a compreensão do mecanismo reprodutivo do trigo para o controle e para a convivência, quando necessário, com a desuniformidade.

O sistema genético e a variabilidade

A manutenção da uniformidade varietal, do ponto de vista da biologia do sistema de reprodução, tem como ponto de partida dois acontecimentos fundamentais, que caracterizam o chamado "sistema genético" da espécie: a meiose (divisão celular responsável pela

formação do pólen e da oosfera) e a fertilização (processo de fusão dos gametas masculino e feminino). Estes dois acontecimentos regulam o grau de variabilidade de cada espécie vegetal.

O sistema genético faz parte do chamado "endofenótipo", porque não está relacionado com características facilmente observáveis fenotipicamente. O endofenótipo, que inclui o sistema meiótico e o modo de reprodução, é responsável pelas características da população como, por exemplo, o grau de variabilidade que esta população pode apresentar. Já o chamado "exofenótipo" é responsável pelos caracteres mais facilmente observáveis, porque se relacionam com a adaptação do indivíduo, como, por exemplo, tipo de planta, resistência a moléstias, rendimento ou porte, entre outros (Darlington 1958). A adaptação é, pois, função de características individuais que envolvem a morfologia, a fisiologia e a bioquímica e de características populacionais que envolvem o sistema de cruzamento e o comportamento cromossômico (Bennett 1970).

Da ocorrência correta da meiose resultarão gametas com, exatamente, a metade da informação genética (n cromossomos) e da ocorrência correta da fertilização resultará o embrião da nova semente com a informação genética duplicada ($2n$ cromossomos). Quando a planta se reproduz por autogamia, o processo de autofertilização mantém a uniformidade genética, porque gametas geneticamente idênticos, originados da mesma planta mãe, se fundem. Desse modo, as plantas descendentes não deverão apresentar variação.

Nas culturas em que o produto econômico é a semente, como é o caso dos cereais, é muito importante que estes dois processos se desenvolvam corretamente, pois os fatores que neles interferirem, direta ou indiretamente, poderão interferir nas características do produto econômico da cultura (Riley & Law 1965).

O sistema genético do trigo e a origem da desuniformidade

A compreensão da constituição cromossômica, no sistema genético do trigo comum,

ajuda a entender a origem dos desviantes e a magnitude dos efeitos das irregularidades meióticas. O trigo tem 42 cromossomos que formam 21 pares na meiose. Estes 21 pares se derivam de três espécies ancestrais diferentes. Por isso o trigo é uma espécie poliplóide com $2n = 42$ cromossomos, cujos genomas são, convencionalmente, designados AABBDD, cada letra representando sete cromossomos e cada duas letras idênticas, o genoma de uma das espécies doadoras do genoma do trigo atual. Entretanto, os sete pares de cada uma das espécies têm similaridade genética parcial (homeologia) com os pares equivalentes das outras duas (Fig. 1).

A ocorrência de anormalidades (mutações) que levem à perda ou ao ganho ocasional de um cromossomo inteiro, ou parte dele, poderia ser letal (como é o caso da cevada) se o trigo não tivesse tais níveis de duplicação ou de triplicação genética, consequência de sua condição poliplóide. Estes mutantes, chamados aneuplóides, sobrevivem e fazem parte das populações do trigo por causa do chamado "efeito tampão da poliploidia" (MacKey 1954) que compensa, parcialmente, as perdas de material genético. São, entretanto, diferentes das plantas normais, em níveis mais ou menos drásticos, dependendo do material genético que estiver envolvido na perda, ou na duplicação. Como as perdas e os ganhos são "casuais", podem afetar várias características diferentes, sendo mais ou menos fácil identificá-las em condições de campo. Os aneuplóides mais comumente observáveis são os relacionados com a altura da planta, com a forma da espiga e com o ciclo.

A manutenção da desuniformidade

Quando estes desviantes são introduzidos na população por mecanismos decorrentes de falhas no sistema reprodutivo da planta, seu aumento ou seu desaparecimento será determinado pela sua capacidade de competição e sua reprodução em relação às plantas normais. Quando, no entanto, qualquer desviante, originado por mistura ou cruzamento ocasional for introduzido, sua proporção, dentro da po-

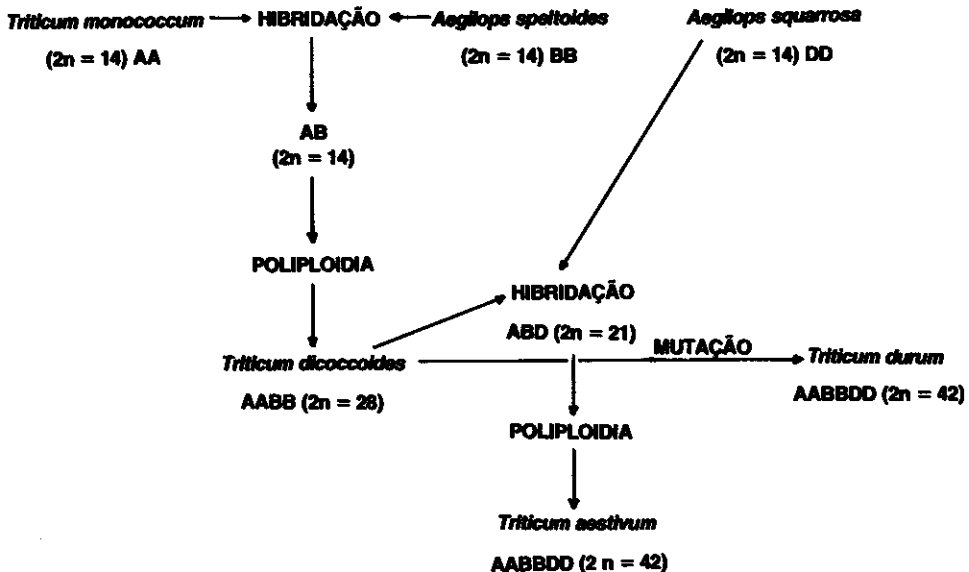


FIG. 1. Origem do trigo cultivado, *Triticum aestivum* L.: esquema simplificado. Os primeiros trigos cultivados pelo homem há cerca de 10.000 anos foram as formas cultivadas de *T. monococcum*, que apresenta um grão por espiguetas. A hibridação natural com um inço (*Aegilops speltoides* ou uma forma semelhante), após a duplicação do número cromossômico por poliploidia, deu origem a uma nova espécie (*Triticum dicoccoides*) que apresenta 2 grãos por espiguetas e que, por mutação, originou o trigo duro. Este apareceu no Egito e era a forma mais cultivada na época de Cristo. Nova hibridação natural com outro inço (*Aegilops squarrosa*) originou, por processo semelhante, o trigo cultivado atualmente (*Triticum aestivum*), que reúne, em uma, os genomas de três espécies.

pulação, não será alterada significativamente se não houver novas misturas ou novos cruzamentos.

Experimentos conduzidos, principalmente com trigo e com aveia, cujos sistemas genéticos são similares, mostraram que o aumento de tipos desviantes, quando causado por falhas no sistema reprodutivo, ocorre numa taxa constante por geração (Coffman & Taylor 1936, Love 1938, Huskins 1946, Riley & Kimber 1961, Jensen 1965). Por isto, é necessário o "roguing", monda ou limpeza. O aumento dos desviantes na população será, no entanto, variável. O importante é distinguir a forma como os desviantes ocorrem na população: se um desviante entrar por mistura mecânica acidental, num estoque inicial, numa pro-

porção de 1:50.000 por acre (0,4 ha), supondo igual adaptação em relação às plantas-padrão da cultivar, continuará ocorrendo na mesma proporção de 1:50.000 ao longo das gerações. Se, porém, o desviante ocorrer na população em função de falhas recorrentes no sistema reprodutivo, que causem anormalidades de ganho ou de perda de cromossomos, a mesma proporção inicial de 1:50.000 se transformaria, em sete anos de aumento de estoque, na proporção de 1:7.140, o que já representa uma mistura visível, de acordo com a fórmula $1 - (1 - u)^n$, onde u é a entrada de desviantes por geração e n é o número de gerações (Jensen 1965). A purificação poderá reduzir a proporção dos desviantes, mas, na prática, à medida que a multiplicação progride, torna-se cada

vez mais difícil e depende muito do grau do esforço e da acuidade humanos que, reconhecidamente, são variáveis.

Riley & Kimber executaram, em 1961, um estudo minucioso da dinâmica dos aneuplóides em quatro cultivares de trigo inglesas, demonstrando que alguns aneuplóides são estáveis, outros são eliminados e outros são produzidos "de novo". A cada geração ocorreria, portanto, um ciclo vagaroso de entrada e a eliminação dos desviantes. Por isto, é compreensível que cada cultivar, em função de diferentes inerações genótipo-ambiente, deva ter taxas distintas de entrada e de eliminação dos desviantes. Se a velocidade de entrada dos desviantes for, proporcionalmente, muito maior do que a de eliminação, o aumento da desuniformidade será mais rápido.

Diversos autores mostraram que a "ocorrência de setores, com elevadas frequências de desviantes, na população" é mais comum em certas cultivares, enquanto outras são, aparentemente, livres desta característica.

A aveia Craig, por exemplo, foi considerada impossível de limpar de desviantes para altura da planta e panícula menor: a mistura mecânica e os cruzamentos naturais não explicaram a variação encontrada. A aveia Clinton apresentava desviantes para 14 características, sendo que estes desviantes ocorriam em 12% da população. A taxa de cruzamento natural, nesta cultivar, era de apenas 0,25%. Os estudos mostraram que ocorria uma elevada taxa de mutação nos brotos dos perfilhos desta cultivar, causando o aparecimento de perfilhos desviantes, responsáveis pela variação encontrada (Jensen 1965).

Na aveia Fulghum, estoques com elevadas proporções de desviantes tinham taxas de cruzamentos naturais de até 11,6%, enquanto a cultivar Fulghum normal tinha apenas 0,5% (Coffman & Taylor 1936). O trigo Dawson Golden Chaff apresentava desviantes de gluma branca causados pela perda de um pedaço de um cromossomo (Love 1938). Ancestrais e descendentes desta variedade mostravam a mesma característica. Huskins, já em 1946, descreveu detalhadamente as aberrações cro-

mossômicas que levaram à ocorrência de desviantes no trigo (Fig. 2) e na aveia.

No caso do trigo, a perda de cromossomo 5A, por exemplo, modifica a forma da espiga, pois neste cromossomo se localiza o fator Q, responsável pela compactação da espiga em *Triticum aestivum* L. Uma dose apenas de cromossomo 5A torna a espiga espeltóide, isto é, mais laxa. Quando houver mais de duas doses do mesmo cromossomo, a espiga ficará mais compacta (Fig. 3). Como os genes de precocidade também se localizam nesse cromossomo, as plantas apresentarão, também, modificações de ciclo.

No trigo Mediterrâneo e no trigo Ottawa, derivado do Mediterrâneo, Urich & Heyne (1968) e Liang et al. (1972) demonstraram claramente que a ocorrência de desviantes relacionados com a cor das glumas e com a suscetibilidade à ferrugem-da-folha era causada pela perda de pedaços do cromossomo 1B e 6B.

A cultivar Brigand, desenvolvida na Inglaterra, tem o gene de nanismo Rht2 de Norin 10. Worland & Law (1985) relataram a ocorrência de problemas de certificação em função da ocorrência de desviantes em proporções muito elevadas. Os autores demonstraram, numa série de experimentos, que a proporção de aneuplóides aumentava à medida que as sementes eram multiplicadas (0.150% a 0.280%). Os desviantes se classificavam em 10 tipos diferentes, sendo grande parte dos mesmos aneuplóides.

Os distúrbios do sistema genético do trigo nas condições do sul do Brasil

Em 1949, a convite da Secretaria de Agricultura do Estado do Rio Grande do Sul, o Dr. Merton Lové, um citogeneticista e melhorista canadense, efetuou um estudo citológico de cultivares brasileiras de trigo, encontrando altos índices de irregularidades meióticas: 33% das plantas estudadas apresentaram problemas, ao passo que uma amostra similar, estudada na Argentina por Saura (1957), mostrou uma frequência de apenas 3%. Ao publi-

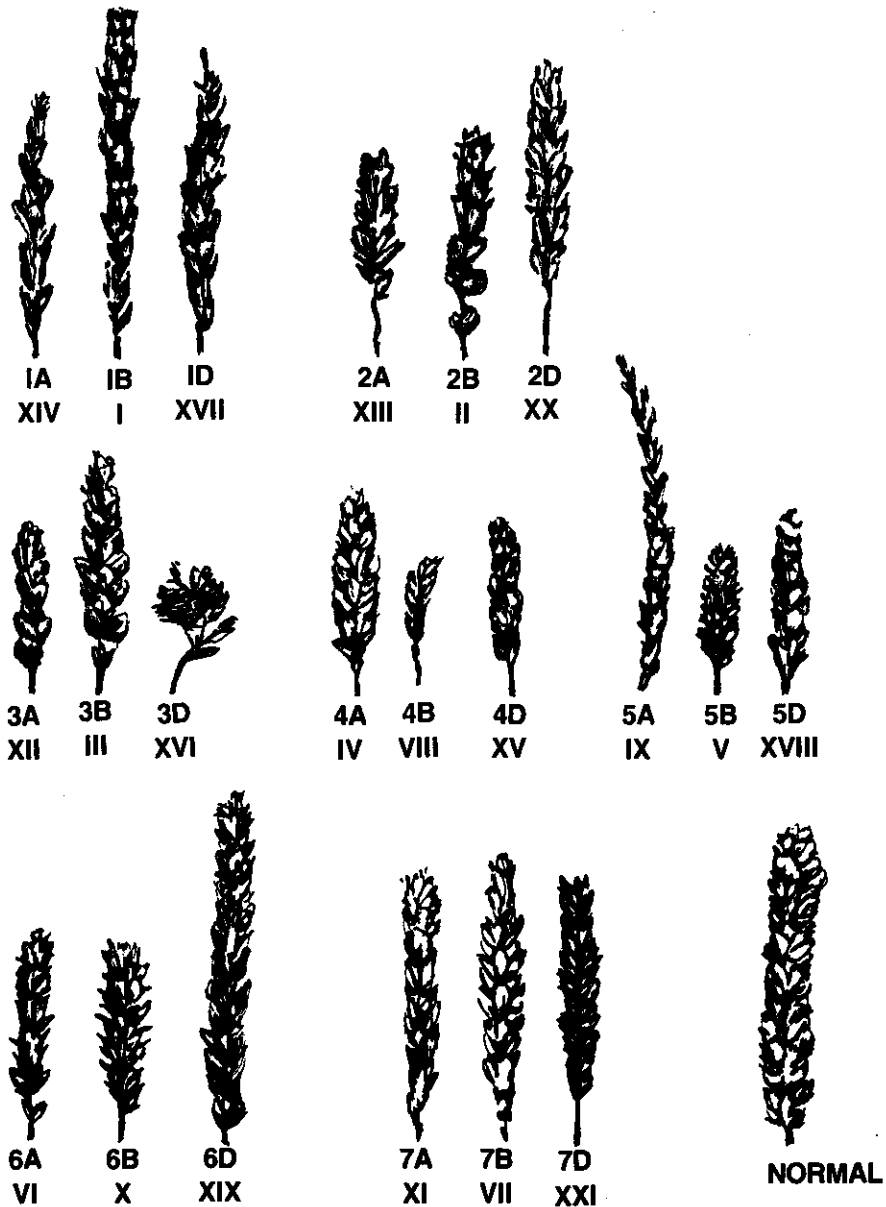
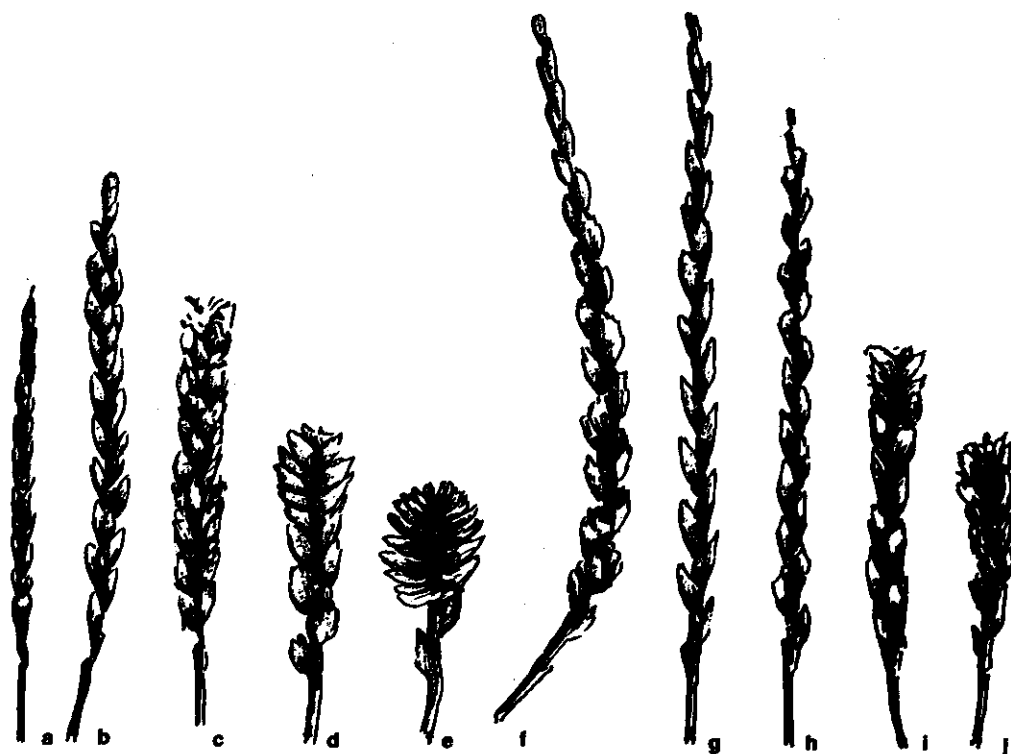


FIG. 2. O efeito da perda de cada par cromossômico na forma da espiga da cultivar de trigo de primavera "Chinese spring". As designações 1A, 1B etc são do sistema novo de Sears (1958) e os números romanos do sistema antigo (Sears 1954).

car os resultados de seu estudo no Brasil, Love (1951) enfatizou a importância de diminuir a "grande descontinuidade existente entre os conhecimentos da citogenética e sua aplicação no melhoramento". O CNPT, desde 1975, conta com um laboratório de citogenética, com o objetivo de efetuar estudos básicos para o programa de melhoramento. Entre os projetos

desenvolvidos, está o estudo conjunto com o Departamento de Genética e o Curso de Pós-Graduação em Genética da UFRGS, visando à compreensão da problemática ligada às anormalidades observadas no sistema meiótico do trigo e a adaptação da cultura às condições brasileiras. Resultados pioneiros nesta área de pesquisa têm sido obtidos e publicados em di-



| | | | | | | | |
|--------------------|----|----------|----------------|-----------------------------|----|----------|----------------|
| A) NULISSÔMICO | 2N | GENÓTIPO | FENÓTIPO | G) TRIESPELTA 5A | 2N | GENÓTIPO | FENÓTIPO |
| B) MONOSSÔMICO | 40 | -- | ESPELTÓIDE | H) TETRAESPELTA 5A | 43 | qqq | ESPELTÓIDE |
| C) DISSÔMICO | 41 | Q- | ESPELTÓIDE | I) TRIESPELTA 5A + ISO 5A | 44 | qqqq | ESPELTÓIDE |
| D) TRISSÔMICO 5A | 42 | QQ | NORMAL | J) TETRAESPELTA 5A + ISO 5A | 44 | qqqqq | NORMAL |
| E) TETRASSÔMICO 5A | 43 | QQQ | SUBCOMPACTÓIDE | | 45 | qqqqqq | SUBCOMPACTÓIDE |
| F) ESPELTA 5* | 44 | QQQQ | COMPACTÓIDE | | | | |
| | 42 | qq | ESPELTÓIDE | | | | |

FIG. 3. Efeito da variação na dosagem do gene Q responsável pela compactação da espiga no trigo. Em (a) (b) (c) (d) e (e) observa-se o aumento na compactação da espiga da cultivar "Chinese spring" quando doses crescentes do cromossomo 5A, portador do fator Q, estão presentes. Já em *Triticum spelta*, as doses crescentes do cromossomo 5A tem um efeito menor na compactação porque nesta espécie o gene recessivo (q) tem um efeito menor. A espiga normal da cultivar Chinese spring é (c) e de *Triticum spelta* é a (f). Muramatsu, 1962.

versas revistas nacionais e internacionais, abrangendo a investigação dos fatores genéticos e ambientais envolvidos na elevada incidência de anormalidades cromossômicas aqui observadas, que é várias vezes superior à descrita na literatura para outros países produtores de trigo.

Os resultados obtidos mostraram, em trigo e em triticale, que oscilações climáticas drásticas, incluindo estresses de altas e de baixas temperaturas, baixa insolação, excesso de água, além de moléstias fúngicas, uso de defensivos e a acidez do solo são fatores importantes no aumento de anormalidades cromossômicas responsáveis pela ocorrência de tipos desviantes (Bodanese 1975, Guerra Filho 1975, Del Duca 1976, Guerra Filho 1977, Falcão 1978, Sereno 1978, Bodanese-Zanettini et al. 1979, Del Duca 1980, Falcão et al. 1981, Sereno et al. 1981, Bodanese-Zanettini 1982, Bodanese-Zanettini et al. 1983, Moraes-Fernandes et al. 1985, Zanella 1987). O mesmo é verdadeiro para o triticale (Falcão et al. 1981). Moraes-Fernandes (1984), avaliando a genealogia das cultivares instáveis analisadas no CNPT, observou que eram derivadas, direta ou indiretamente, de Norin 10 ou IAS 20, ambas conhecidas por sua instabilidade. De 117 cultivares analisadas entre 1976 e 1981, 40% podem ser consideradas como apresentando grau elevado de instabilidade (duas ou mais plantas anormais em amostras de 10 a 20 plantas). Se fossem usados critérios mais rigorosos, como o usado por Whiteside (1964), citado por Jensen (1965) para o Departamento de Agricultura do Canadá, muito poucas cultivares poderiam ser consideradas estáveis. Tendo em vista o uso intenso do germoplasma da cultivar Norin 10 nos últimos anos, em programas de melhoramento, isto não é surpreendente.

Os estudos efetuados no CNPT mostraram, também, que a fertilidade nas progênies de plantas instáveis de uma cultivar é muito baixa, em comparação com a fertilidade das progênies de plantas estáveis da mesma cultivar, rigorosamente selecionadas quanto ao seu comportamento cromossômico (Tabelas 1 e 2).

TABELA 1. Ocorrência de anormalidades cromossômicas em três cultivares de trigo derivadas de Norin 10. Foram selecionadas as plantas consideradas estáveis usando-se os critérios de Whiteside (1964) citados por Jensen (1965).

| Células-mãe de pólen com | IAS 55 | Lon-drina | Sonora 64 |
|-------------------------------|--------|-----------|-----------|
| Cromossomos não pareados | 11% | 4% | 28% |
| Cromossomos quebrados | 4% | 4% | 4% |
| Cromossomos perdidos | 2% | 5% | 13% |
| Aneuploidia | 7% | zero | 4% |
| Índice meiótico | 95 | 98 | 89 |
| (Quartetos de pólen normais) | | | |
| Plantas estudadas (n°) | 44 | 24 | 28 |
| Plantas estáveis selecionadas | 50% | 58% | 39% |
| Total CMP estudadas | 17.546 | 6.495 | 7.592 |

Moraes-Fernandes (1982).

Outra observação importante é a ocorrência, entre as células de uma planta normal, de setores com comportamento cromossômico aberrante. Nos estudos realizados pelo Departamento de Genética, foi relatada a ocorrência de mosaicismo cromossômico: plantas com $2n = 42$ cromossomos apresentavam conjuntos de células com números diferentes (Tabela 3). Esta pode ser uma fonte importante de desviantes nas populações da cultura. Estudos mais detalhados a respeito do comportamento citológico dos desviantes estão em andamento, envolvendo o Banco Ativo de Germoplasma (BAG) de Trigo, de Cevada e de Triticale do CNPT e o curso de Pós-Graduação em Genética da UFRGS.

Nas condições do Rio Grande do Sul, além de perdas de cromossomos inteiros, ocorrem, em frequência muito mais elevada, perdas de segmentos de cromossomos, o que modifica a aparência dos desviantes descritos na literatura e dificulta a sua identificação. Dependendo, pois, da severidade das anormalidades cromossômicas, poderá acontecer esterilidade do pólen ou da oosfera portadora da anomalia. Se a fertilidade das células reprodutoras não for afetada e ocorrer a formação do grão, poderão

TABELA 2. Fertilidade observada nas progênies das plantas estáveis e instáveis selecionadas de acordo com a Tabela 1, no ano de 1977 (Moraes-Fernandes 1982). Neste ano, houve muita esterilidade, causada por excesso de calor. As diferenças entre as progênies foram significativas.

| | Estáveis | | | | Instáveis | | | | X ² | |
|-----------|--------------------|----------------|---------------|---------------|--------------|----------------|---------------|---------------|----------------|-------------------------|
| | Nº de flores | Grãos formados | Nº de plantas | Nº de espigas | Nº de flores | Grãos formados | Nº de plantas | Nº de espigas | | |
| IAS 55 | Polinização livre* | 318 | 81% | 6 | 9 | 204 | 54% | 3 | 6 | 41,66; P < 0,001 |
| | Autofecundação** | 554 | 42% | 6 | 16 | 234 | 12% | 2 | 7 | 65,9; P < 0,001 |
| | Total | 872 | 56% | 12 | 25 | 438 | 32% | 5 | 13 | 143,40; P < 0,001 |
| Londrina | Polinização livre | 498 | 61% | 8 | 18 | 92 | 42% | 1 | 3 | 10,60; 0,01 > P > p,001 |
| | Autofecundação | 390 | 17% | 3 | 12 | 32 | 6% | 1 | 1 | 2,49; 0,20 > P > 0,10 |
| | Total | 888 | 41% | 11 | 30 | 124 | 33% | 2 | 4 | 3,17; 0,10 > P > 0,20 |
| Sonora 64 | Polinização livre | 740 | 46% | 11 | 23 | 82 | 2% | 3 | 3 | 57,51; P > 0,001 |
| | Autofecundação | 196 | 39% | 2 | 6 | 62 | 26% | 1 | 2 | 3,98; 0,05 < P < 0,01 |
| | Total | 936 | 45% | 13 | 29 | 144 | 12% | 4 | 5 | 53,61; P < 0,001 |

(Dados de Moraes-Fernandes 1982).

* Sem ensacamento das espigas.

** Com ensacamento das espigas antes da maturação do pólen.

TABELA 3. Ocorrência de plantas apresentando constituição cromossômica desviante em parte de suas células (plantas mosaico). Bodanese-Zanettini (1982).

| Cultivar | Nº plantas analisadas | Plantas mosaico | Varição na frequência de células desviantes p/ planta (min. máximo) |
|----------|-----------------------|-----------------|---|
| Cotiporã | 58 | 8,6* | 3 - 33% |
| Frontana | 78 | 6,4% | 4 - 18% |
| Girafá | 166 | 2,4% | 2 - 15% |
| LAS 20 | 171 | 1,8% | 10 - 45% |
| IAS 52* | 32 | 15,6% | 3 - 25% |

* Germoplasma mexicano.

ocorrer problemas que afetem o desenvolvimento posterior, como má germinação, falhas de estande, anormalidades de ciclo, de porte ou de forma de espiga, até, finalmente, a esterilidade da progênie.

Os cruzamentos naturais e o isolamento

De acordo com MacKey (1987), os ancestrais do trigo se reproduziam por fertilização

cruzada. As espécies afins selvagens, apesar de autógamias, têm maior tendência à fertilização cruzada do que as cultivares modernas. No trigo hexaplóide, sob certas condições de clima, a fertilização cruzada é ainda considerável, principalmente quando um período de frio retarda a antese e é subitamente seguido de calor. Taxas de cruzamento natural de 1 a 5% não são raras.

O clima variável do sul do Brasil, durante o florescimento do trigo e as alterações e esterilidade, que permitem que as flores se abram em maior número e durante maior período de tempo, certamente aumentam as possibilidades de cruzamentos naturais. Durante a realização dos estudos visando avaliação da estabilidade meiótica das cultivares em uso no bloco de cruzamento do CNPT, no ano de 1977, observou-se que 14% das flores, numa amostragem de 126 plantas, no início do emborrachamento, apresentavam as três anteras totalmente estéreis. Na cultivar IAS 59, por exemplo, esta percentagem foi de 20%. Como a parte feminina das flores não parecia afetada, uma taxa teórica de alogamia potencialmente similar

pode ser considerada possível. Se não houver polinização cruzada, ou se os ovários forem inviáveis, esta frequência seria a de esterilidade potencial. Por isto, de acordo com MacKey (1987), as cultivares de trigo que estiverem em processo de purificação varietal, no sul do Brasil, deveriam ser manuseadas como se fossem uma cultura de fecundação cruzada.

Um arranjo prático, sugerido pelo Dr. MacKey, seria plantar parcelas de trigo no meio de um campo de outra cultura, como a cevada, e vice-versa. Se o programa de purificação fosse muito grande, uma série de parcelas de purificação poderiam ser colocadas num campo de outra cultura. Cada segunda parcela de purificação deveria ser semeada em época diferente para que não houvesse coincidência de florescimento. A distância entre as mesmas parcelas não deveria ser inferior a 20-25 metros para garantir o isolamento adequado.

Apenas o isolamento não é suficiente. Cada desviante, além de se reproduzir, aumenta a desuniformidade pela maior participação em cruzamentos naturais. Estes processos serão especialmente favorecidos no caso de cultivares de porte baixo. As plantas altas terão vantagens competitivas e poderão polinizar, mais facilmente, as plantas baixas na sua vizinhança. Por isto, é fundamental a remoção dos desviantes antes da antese e também das plantas vizinhas, se a identificação for após a antese.

As recomendações de isolamento da Canadian Seed Growers Association (s.d.) para produção de semente genética são as seguintes: deixar a distância de, pelo menos, 3 m entre diferentes parcelas de purificação para semente genética de uma mesma variedade, bem como, de cultura diferente onde ocorra menos de 0,5% de plantas de espécie que se esteja purificando, provavelmente, para evitar a mistura mecânica no plantio e na colheita. Se, no entanto, houver mais de 1% de plantas da espécie que se está purificando ou se tiver um cultivo de variedade, linhagem ou tipo diferente da mesma espécie, ou ainda, um cultivo comercial da mesma espécie, deverão ser mantidos 10 m de distância.

A convivência com a desuniformidade

Jensen (1965) considera impossível manter linhagens durante vários anos em multiplicação sem "construir setores aberrantes nas populações". Por isto, sugere que a multiplicação da semente genética seja feita pelo processo de produção de linha pura. Esta foi a melhor forma, por ele encontrada, para conviver com o problema da desuniformidade. Na condição de Cornell, o autor adota o seguinte procedimento: seleção, num campo de multiplicação isolado, de 1.000 a 1.500 espigas típicas da cultivar. Plantio de linhas das espigas selecionadas ou parcelas de linhas de espigas também em campo isolado. As linhas suspeitas de desviantes são removidas antes da floração. Caso seja necessário removê-las, ou caso sejam identificadas, após a floração, removem-se também linhas adjacentes. É feita a colheita separada de uma espiga de cada linha, para reserva, visando a novas multiplicações no futuro. Se a multiplicação se mostrar uniforme, são colhidas as parcelas. Se houver dúvida, as linhas são colhidas, trilhadas no próprio local e, após exame das sementes de cada linha, elas são reunidas. De acordo com o autor, para as condições de Cornell, este tipo de procedimento dará produção suficiente para o início do cultivo de uma nova variedade.

A sugestão do Dr. MacKey (1987) em seu relatório após consultoria no CNPT, foi a seguinte: selecionar 50 a 200 plantas ou espigas da linhagem ou cultivar a ser purificada. Colher individualmente e plantar linhas de espigas ou de plantas, com isolamento suficiente para evitar outras fontes de polinização (ver recomendações do Canadá). As linhas contendo desviantes devem ser rigorosamente eliminadas, para não aumentar a instabilidade cromossômica ou os segregantes de cruzamentos naturais. Selecionar novamente, com rigor, 50 a 200 plantas ou espigas, das linhas mais constantes e típicas. Eventuais desviantes resultantes de genes recessivos que não forem detectados no primeiro ano serão descobertos no segundo ano, e as linhas contaminadas deverão, novamente, ser eliminadas antes do flo-

rescimento. As linhas aprovadas, de aparência típica e uniforme, deverão ser reunidas na colheita, para constituírem a semente genética. Este procedimento também permitirá a identificação da ocorrência de instabilidade inerente ao sistema reprodutivo, pois os desviantes ainda ocorrerão, neste caso, apesar de serem em menor proporção.

Jensen (1965) considera importante encarar realisticamente a situação da desuniformidade: "não é possível exigir um nível de pureza que o sistema meiótico da planta não permite". Por outro lado, lembra o conselho de Gotoh (1957): "se a ocorrência de desviantes for de origem genética, isto deve ser esclarecido, para alertar os melhoristas contra o uso destas variedades como genitores nos cruzamentos". Um serviço útil, de acordo com Jensen (1965), é um trabalho de citogenética junto aos programas de melhoramento, reconhecendo e descrevendo melhor os fenômenos. "Uma atitude aberta dos melhoristas pode trazer a aceitação pública destes desviantes e assegurar o uso de uma variedade aceitável por outros motivos". É importante a descrição das anormalidades e o alerta aos produtores quanto ao fato de que esta situação é característica da cultivar. Como, entretanto, muitos desviantes crescerão desproporcionalmente, na população, a "contínua introdução de novos lotes de sementes deve ser providenciada e os produtores alertados do que irá ocorrer". O "roguing" é eficiente porque elimina os descendentes dos desviantes, mas é limitado pelo nível de dedicação e de visão humanos, entre outros fatores. É, pois, importante, a "volta contínua aos estoques para evitar o acúmulo de classes aberrantes e ineficientes".

Uma visão equilibrada entre o "conceito monolítico de perfeição", que pode estar relacionado com o fato de que as misturas ofendem a vista e afrontam o ideal de perfeição e a "realidade biológica da espécie", é necessária. Apesar de, "raramente a desuniformidade varietal trazer prejuízos econômicos para o agricultor, se outros fatores forem controlados, o mesmo não se pode dizer em relação a perdas econômicas para o produtor de sementes".

O autor conclui lembrando que o "aumento do uso de germoplasma com Norin 10 deverá aumentar o problema porque os desviantes são mais visíveis em cultivares de porte baixo e o uso de pais com instabilidade meiótica deve aumentar". A cultivar Norin 10 foi criada em 1935, no Japão e, desde esta época, apesar das inúmeras tentativas, não tem sido possível manter um estoque fundador estável, ocorrendo, sempre, entre 4% a 6% de plantas altas.

O desconhecimento do "mecanismo que introduz continuamente desviantes leva à produção de sementes a trabalhar sem ter a seu dispor todos os fatos, os conhecimentos e a compreensão necessários para conviver com este problema", que tenderá a aumentar, sempre que for usado, no melhoramento, germoplasma com instabilidade recorrente.

A seleção contra a desuniformidade

Uma das primeiras tentativas de controle da instabilidade nas condições do Rio Grande do Sul, foi a seleção citológica de progênes estáveis em cultivares que apresentavam grau elevado de instabilidade, visando iniciar novos estoques fundadores a partir de plantas previamente analisadas quanto ao comportamento meiótico. Foram, inicialmente, selecionadas progênes de 38 cultivares. Entre elas, por exemplo, Alondra, que foi intensamente usada em cruzamentos nos últimos anos. Entretanto, as progênes selecionadas e colocadas no Bloco de Cruzamento mostraram, novamente, instabilidade, após dois a três anos de cultivo, embora em taxas mais baixas, o que confirmou o diagnóstico de instabilidade recorrente. Diversas outras cultivares com germoplasma mexicano se mostraram impossíveis de selecionar, entre elas IAS 54, PAT 7392, OCEPAR 7-Batufra. Já a cultivar argentina Marcos Juárez INTA apresenta boa estabilidade, mostrando que não há ligação completa entre os genes de porte baixo e a instabilidade (Tabela 4).

Uma amostragem de 27 plantas da cultivar OCEPAR 7-Batufra, originada de plantas desviantes, por exemplo, foi avaliada no CNPT: 17 plantas tinham ou esterilidade do pólen ou

irregularidade na forma das anteras ou até falta de uma antera na flor. Das outras dez plantas avaliadas quanto ao Índice Meiótico de Love (1951), que é a percentagem de quartetos de pólen normais, apenas duas plantas tiveram índices normais (acima de 90%).

A cultivar PAT 7392 mostrou, em diversas avaliações, elevada frequência de plantas anormais, mas o caso mais conhecido de desuniformidade foi o da cultivar IAS 54, que chegou a ocupar 35% da área cultivada do estado. Gomes et al. (1974) descreveram a grande variação observada e a impossibilidade de purificar as diversas linhas selecionadas dentro desta cultivar.

A linhagem duplo-haplóide PF 813011, desenvolvida no CNPT, é resistente à ferrugem-da-folha e do colmo. Esta linhagem é derivada do cruzamento NOBRE*2/AGENT//NOBRE*2/ALONDRA. Em 1982, em uma linha de espiga, foi selecionada uma planta que foi

enviada para o México, para multiplicação, sendo que antes foi efetuada uma coleta de uma espiga para análise do comportamento meiótico desta mesma planta. A análise mostrou elevado grau de instabilidade. Fez-se, então, um "bulk" das plantas restantes. As duas multiplicações separadamente foram avaliadas quanto à reação à ferrugem-da-folha. A descendência proveniente da planta instável, além de grão de má qualidade, apresentava reação variável, mostrando desde plantas imunes até suscetíveis, enquanto a multiplicação do "bulk" mostrou pouca variação na reação para ferrugem e a qualidade dos grãos foi muito superior. Esta situação mostra, como é sabido da literatura, que, na maioria dos casos, a instabilidade não afeta diretamente a planta portadora, mas suas progênies. Isto é compreensível se for considerado que, sendo a instabilidade recorrente, plantas normais são afetadas no momento da formação das células reprodutivas. Como o genótipo da planta-mãe tem um papel importante na formação do grão, os efeitos das anormalidades serão evidentes apenas na geração seguinte. Daí a importância de avaliar quanto à uniformidade as progênies que farão parte dos estoques fundadores das cultivares.

Avaliações citológicas de diversas linhagens que deram origem à cultivar BR 14 mostraram que a ocorrência de anormalidades citológicas era mais elevada em linhas de espigas provenientes de plantas desviantes, e bastante baixa em linhas provenientes de espigas-padrão da cultivar. A variação descrita na Tabela 5 foi observada em material cujas progênies não foram previamente selecionadas.

A desuniformidade e o melhoramento

Pesquisadores de diversas instituições, em vários países, relatam as dificuldades de eliminar a desuniformidade de algumas cultivares derivadas de Norin 10, o que já foi previsto por Jensen em 1965. Evidentemente, as anormalidades cromossômicas, identificadas e, detalhadamente, descritas nos trabalhos realizados em conjunto pelo CNPT e com o Departamento de Genética da UFRGS, estão re-

TABELA 4. Ocorrência de plantas instáveis em amostras de algumas das cultivares analisadas no CNPT.

| Cultivar | Nº plantas analisadas | Ocorrência de plantas instáveis (I.M.** inferior a 90) |
|--------------------|-----------------------|--|
| Alondra* | 56 | 27% |
| Nambu* | 71 | 32% |
| Pat 7392* | 35 | 68% |
| Paraguai 214* | 17 | 12% |
| Sonora 64* | 57 | 9% |
| Tifton | 87 | 11% |
| Marco Juarez Inta* | 43 | zero |
| Frontana | 61 | zero |
| BH 1146 | 82 | 6% |
| Lagoa Vermelha | 29 | 3% |
| Nobre | 25 | zero |

* Germoplasma mexicano.

** I.M. = Índice Meiótico de Love (1951). Indica a percentagem de quartetos de pólen normais. A planta que tiver Índice Meiótico inferior a 90 será considerada instável para fins práticos e deverá causar problemas ao melhorista, se usada nos cruzamentos. O índice meiótico é uma subestimativa das anomalias cromossômicas, mas é útil para uma avaliação rápida da situação de uma cultivar quanto ao comportamento meiótico.

TABELA 5. Variação observada em uma amostra de 100 espigas da linhagem PF 79767* proveniente de parcela de produção de semente genética, quanto a características da gluma.

| Características da gluma | | Frequência |
|--------------------------|----------------------------|------------|
| Forma de ombro | Comprimento-Forma de dente | |
| Elevado | Semicurto-obtuso | 45% |
| Arredondado | Semicurto-agudo | 7% |
| Elevado | Curto-agudo | 7% |
| Elevado | Semilongo-obtuso | 3% |
| Elevado | Semicurto-agudo | 28% |
| Elevado | Longo-agudo | 7% |

(CNPT, 1984, R.M.A. PEDROSO, Estagiária PIEP, Iniciação Científica).

* Uma das linhagens que deu origem à cultivar BR 14.

lacionadas com a ocorrência dessa desuniformidade, embora não se possa ignorar a participação da mistura mecânica acidental, dos cruzamentos naturais e da segregação ainda resultante do cruzamento original.

É importante lembrar, porém, que os cruzamentos naturais têm maior probabilidade de ocorrência quando há macho-esterilidade, e esta é mais provável em plantas com anormalidades. Estudos a este respeito, envolvendo cultivares brasileiras de trigo, estão sendo desenvolvidos no CNPT. Dependendo da modificação genética decorrente da anormalidade cromossômica, o pólen ou a oosfera poderão tornar-se inviáveis, resultando em macho-esterilidade ou esterilidade de semente. Estresses ambientais, como geadas ou temperaturas superiores a 29°C, são também causadoras de macho-esterilidade. Nesse caso, no entanto, a causa da anormalidade é esporádica, oriunda de "falhas humanas", e não, recorrente e inerente ao sistema reprodutivo.

Se a cultivar estiver convenientemente isolada, os cruzamentos poderão ocorrer entre plantas geneticamente semelhantes, e a desuniformidade não será tão evidente. Por isto, o isolamento adequado é fundamental.

No caso da instabilidade cromossômica recorrente, é afetada a fidelidade do sistema de transmissão da informação genética. Como consequência, variações mais ou menos evidentes poderão ocorrer, dependendo do material genético envolvido, e diferentes caracteres poderão ser alterados.

Nas condições do Rio Grande do Sul, torna-se, às vezes, muito difícil selecionar linhagens uniformes, por causa da heterogeneidade de solo e dos outros estresses ambientais. Por isto, a seleção pelo melhorista das linhas avançadas, portadoras de distúrbios cromossômicos, é, certamente, mais difícil do que em condições menos estressantes para a cultura do trigo.

Evitar o uso, em cruzamentos, de germoplasma agronomicamente valioso, como foi o caso de Alondra, em função da ocorrência de instabilidade, é difícil de ser aceito pelo melhorista. Certas medidas, no entanto, poderão ser tomadas para minimizar o problema.

Recomendações para o controle da desuniformidade

1. Evitar, sempre que possível, o uso de cultivares desuniformes nos cruzamentos. Procurar usar, nos blocos de cruzamentos, progênies uniformes de espigas selecionadas para minimizar o problema.
2. Procurar novas fontes de genes para nanismo que não apresentem desuniformidade.
3. Eliminar rigorosamente as progênies desuniformes nas linhas avançadas.
4. Procurar reunir as linhagens em gerações mais avançadas, a partir de progênies com boa uniformidade.
5. Como não existe, em relação às cultivares em uso atualmente, nenhum resultado disponível sobre a taxa de cruzamento natural nas condições do Rio Grande do Sul, recomenda-se que as parcelas de multiplicação de semente genética tenham uma distância de, pelo menos, 10 m, até que se disponha de informações de pesquisa locais.
6. Tomar medidas rigorosas para evitar os riscos de mistura nas operações de produção.

7. Selecionar rigorosamente as espigas típicas da cultivar para o plantio de linhas de espigas para a produção de semente genética. Eliminar, antes da antese, as linhas com plantas suspeitas de desviantes. Se identificadas após a antese, eliminar também as linhas adjacentes.

8. Efetuar um serviço contínuo de renovação de sementes, para evitar a perda de qualidade e a deterioração varietal.

9. Efetuar a re-seleção varietal através do plantio e da avaliação rigorosa de 50-200 linhas de espigas, por dois anos. Novas seleções poderão ser feitas se uma das linhas (0,5-2,0%) mostrar desuniformidade.

10. Considerar, para o lançamento de cultivares com evidente desuniformidade, se os aumentos de rendimento são suficientemente superiores aos das cultivares em uso, de modo a justificar o aumento do trabalho e os custos para a multiplicação e produção de sementes.

Lembrar que a produção de sementes genéticas, a partir de progênies uniformes, poderá apenas minimizar o problema das cultivares desuniformes, pois a erradicação completa da desuniformidade, quando é causada por instabilidade recorrente, tem sido impossível.

REFERÊNCIAS

- BENNETT, E. Adaptation in wild cultivated plant populations. In: FRANKEL, O.H.; BENNETT, E. (eds.) **Genetic resources in plants**. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1970. p.115-129.
- BODANESE, M.H. **Comportamento meiótico em cultivares de trigo (Frocor e Lagoa Vermelha) submetidas a condições ambientais e experimentais de temperatura**. Porto Alegre: UFRGS, 1975. 100p. Tese Mestrado.
- BODANESE-ZANETTINI, M.H. **Comportamento meiótico em cultivares de trigo submetidas a diferentes condições ambientais**. Porto Alegre: UFRGS, 1982. 213p. Tese Doutorado.
- BODANESE-ZANETTINI, M.H.; MORAES-FERNANDES, M.I.B.; SALZANO, F.M. Cytogenetic studies in two Brazilian wheat cultivars under natural and controlled temperature conditions. **Revista Brasileira de Biologia**, v.39, n.3, p.551-557, 1979.
- BODANESE-ZANETTINI, M.H.; MORAES-FERNANDES, M.I.B.; SALZANO, F.M. Genetic and environmental effects on the frequency of meiotic disturbances in wheat. **Revista Brasileira de Genética**, v.6, n.1, p.13-57, 1983.
- CANADIAN SEED GROWERS, ASSOCIATION (OTTAWA, Canadá). **Regulations and procedures for pedigreed seed crop production**. Ottawa, [19--]. 32p. (CSGA. Circular, 6-80).
- COFFMAN, F.A. Varietal purity and the prospect ahead. **Agronomy Journal**, v.46, n.9, p.432-433, 1954.
- COFFMAN, F.A.; TAYLOR, J.W. Widespread occurrence and origin of fatuoids in fulgum oats. **Journal of Agricultural Research**, v.52, n.2, p.123-131, 1936.
- DARLINGTON, C.D. **Evolution of genetic systems**. Edinburg: Oliver and Boyd, 1958. 246p.
- DEL DUCA, L.J.A. **Índices meióticos em trigos brasileiros e estudos comparativos entre comportamento citológico, fatores ambientais e componentes de produção**. Porto Alegre: UFRGS, 1976. 239p. Tese Mestrado.
- DEL DUCA, L.J.A.; MORAES-FERNANDES, M.I.B. Meiotic instability in some Brazilian common wheat cultivars. **Cereal Research Communications**, v.8, p.619-625, 1980.
- FALCÃO, T.M.M. de A. **Influência genotípica no comportamento meiótico e relação entre aberrações cromossômicas e fertilidade em triticale hexaplóide (x *Triticosecale* Wittmack)**. Porto Alegre: UFRGS, 1978. 145p. Tese Mestrado.
- FALCÃO, T.M.M.A.; MORAES-FERNANDES, M.I.B.; BODANESE-ZANETTINI, M.H. Genotypic and environmental effect on meiotic behaviour and influence of Chromosomal abnormalities on fertility of hexaploid triticale (X *Triticosecale* Wittmack). **Revista Brasileira de Genética**, v.4, n.4, p.611-624, 1981.

- FRANKEL, O.H. The development and maintenance of superior genetic stocks. *Heredity*, v.4, p.89-101, 1950.
- GOMES, E.P.; SOUSA, C.N.A.; DOTTO, S.R.; BAIER, A.C.; AMBROSI, L. Avaliação preliminar de 33 seleções da variedade de trigo IAS 54. In: REUNIÃO ANUAL CONJUNTA DE PESQUISA DE TRIGO, 6., 1974, Porto Alegre. *Pesquisa com trigo na Estação Experimental de Passo Fundo*. Passo Fundo: IPEAS/EEPF, 1974. p.77-82.
- GOTOH, K. Genetic analysis of varietal differentiation in cereals. V. Off-type plants observed in a wheat variety, Saitama No. 27. *Japanese Journal Genet.*, v.32, n.1, p.1-7, 1957.
- GUERRA FILHO, M. dos S. Estudos de cromossomos somáticos em trigo. Porto Alegre: UFRGS, 1975. 71p. Tese Mestrado.
- GUERRA FILHO, M.S.; MORAES-FERNANDES, M.I.B. Somatic instability in the Brazilian semi-dwarf wheat IAS 54. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, v.19, p.225-230, 1977.
- HARRINGTON, J.B. Admixtures and off-types in marquis wheat. *Scientific Agriculture*, v.19, n.11, p.730-737, 1929.
- HUSKINS, C.L. Fatuoid, speltoid and related mutations of oats and wheat. *Botanical Review*, v.12, n.8, p.457-514, 1946.
- JENSEN, N.F. Population variability in small grains. *Agronomy Journal*, v.57, p.153-162, 1965.
- LIANG, G.H.; DEYOE, C.; GEN, H. Genetic control of meiotic irregularities in Mediterranean Wheat. *Journal of Heredity*, v.64, n.5, p.271-274, 1972.
- LOVE, R.M. Somatic variation of chromosome numbers in hybrid wheats. *Genetics*, v.23, p.517-522, 1938.
- LOVE, R.M. Varietal differences in meiotic chromosome behavior of Brazilian Wheats. *Agronomy Journal*, v.43, n.2, p.72-76, 1951.
- MACKEY, J. Final consultancy report. Passo Fundo: EMBRAPA-CNPT, 1987. 14p.
- MACKEY, J. Neutron and X-ray experiments in wheat and a revision of the speltoid problem. *Hereditas*, v.40, p.65-180, 1954.
- MORAES-FERNANDES, M.I.B. de. Estudo da instabilidade meiótica em cultivares de trigo. Efeito genotípico, relação com fertilidade e seleção de plantas estáveis. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, v.17, n.8, p.1177-1191, 1982.
- MORAES-FERNANDES, M.I.B. de. Estudo da instabilidade meiótica e seleção de plantas estáveis. Passo Fundo: EMBRAPA-CNPT, 1984. 1v. (EMBRAPA. PNP de Trigo. Projeto 004.80019/9).
- MORAES-FERNANDES, M.I.B.; ZANETTINI, M.H.B.; GUERRA, M.; DEL DUCA, L.J.A.; SERENO, M.J.C.; ZANELLA, C.C. Instabilidade cromossômica e adaptação em trigo. In: AGUIAR-PERECIN, M.L.R. de; MARTINS, P.S.; BANDEL, G. (eds.). *Tópicos de citogenética e evolução de plantas*. I. Colóquio sobre citogenética e evolução de plantas. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1985. p.69-110.
- MOREY, D.D. The extent and causes of variability in clinton oats. Ames, Iowa: State College of Agriculture and Mechanic Arts, 1949. 44p. (Research Bulletin, 363).
- MURAMATSU, M. Dosage effect of the spelta gene q of hexaploid wheat. *Genetics*, v.48, p.469-482, 1962.
- RILEY, R.; KIMBER, G. Aneuploids and the cytogenetic structure of wheat varietal populations. *Heredity*, v.16, n.3, p.275-290, 1961.
- RILEY, R.; LAW, C.N. Genetic variation in chromosome pairing. *Advances in Genetics*, v.13, p.57-114, 1965.
- SAURA, F. El índice meiótico de trigos argentinos y su valor fitotécnico. *Revista de la Facultad de Agronomía y Veterinaria, Universidad de Buenos Aires*, v.14, n.1, p.76-84, 1957.
- SEARS, E.R. The aneuploids of common wheat. Columbia: University of Missouri, 1954. 57p. (Agricultural Experiment Station. Research Bulletin, 572).
- SEARS, E.R. The aneuploids of common wheat. In: INTERNATIONAL WHEAT GENETICS. 1, 1958. Winnipeg. *Proceedings...* [S.L.:s.n.], 1958. p.221-229.
- SERENO, M.J.C.M. Estudo do comportamento meiótico e pólen da cultivar C15 (Cinquentenário) submetida a defensivos, doenças e pragas. Porto Alegre: UFRGS, 1978. 106p. Tese Mestrado.

- SERENO, M.J.C. de M.; MORAES-FERNANDES, M.I.B.; BODANESE-ZANETTINI, M.H. Effects of pesticides, fungal diseases and pests on the meiotic behaviour of wheat. *Revista Brasileira de Genética*, v.4, n.4, p.593-609, 1981.
- URICH, M.A.; HEYNE, E.G. Genetic instability of Ottawa wheat (*Triticum aestivum* L.). *Crop Science*, v.8, p.740-743, 1968.
- WORLAND, A.J.; LAW, C.N. Aneuploidy in semi dwarf wheat varieties. *Euphytica*, v.34, p.317-327, 1985.
- ZANELLA, C.C. Efeito da composição dos elementos do solo no comportamento meiótico do trigo. Porto Alegre: UFRGS, 1987. 148p. Tese Mestrado.