

INSTABILIDADE CROMOSSÔMICA E ADAPTAÇÃO EM TRIGO¹

Moraes-Fernandes, M.I.B.², Zanettini, M.H.B.³, Guerra, M.⁴, Del Duca, L.J.A.⁵, Sereno, M.J.C.⁶ e Zanella, C.C.⁷

RESUMO

Aberrações cromossômicas de diversos tipos têm sido observadas em cultivares de trigo, no Sul do Brasil. Na meiose, em células mães de pólen, a frequência de distúrbios de pareamento, segregação e condensação tem sido bastante mais elevada do que a descrita na literatura. Também em mitose, instabilidade somática dando origem a dicêntricos, pontes e cromossomos em anel, foi observada. Numa cultura cujo produto econômico é a semente, como é o caso do trigo, uma meiose regular é fundamental para sua adaptação, tornando importante a identificação dos fatores responsáveis por tão alta taxa de anormalidades. Tratamentos com altas temperaturas, sob condições controladas, mostraram ser este um fator envolvido. A avaliação de um elevado número de plantas, compreendendo mais de 100 cultivares, coletadas em vários anos e diversos locais, mostraram correlações baixas, embora significativas com precipitação, extremos de temperatura, umidade e insolação, indicando a influência destes fatores, em pequena escala. Em plantas mantidas sob condições controladas, estudos efetuados em amostras da mesma planta coletadas respectivamente antes e após a inoculação de doenças fúngicas (*Septoria nododum* Berk., *Helminthosporium sativum* L.) e pulgões (*Methopolophium dirhodum* W.) infectados com o Vírus do Nanismo Amarelo da Ce-

¹ Trabalho apresentado no I Colóquio Internacional sobre Citogenética e Evolução de Plantas na Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiróz" - USP. Janeiro de 1984.

² Dr. em Genética, Pesquisador III do CNPT-EMBRAPA, Prof. Adjunto da UFRGS cedido à EMBRAPA.

³ Dr. em Genética, Prof. Adjunto do Departamento de Genética da UFRGS.

⁴ Dr. em Genética, Prof. Adjunto do Departamento de Biologia da Univ. Federal de Pernambuco.

⁵ Eng.º Agr.º, M.Sc., Pesquisador do Centro Nacional de Pesquisa de Trigo. EMBRAPA, Caixa Postal 569, 99100-Passo Fundo, RS.

⁶ M.Sc. em Genética, Prof. Assistente do Departamento de Fitotecnia da UFRGS.

⁷ Bolsista de Aperfeiçoamento, Departamento de Genética, UFRGS.

vada (Barley Yellow Dwarf Virus), as últimas mostraram grande aumento na frequência de anormalidades de pólen. A avaliação do comportamento meiótico em gerações distintas de linhas puras, mostrou um efeito genotípico elevado na ocorrência de problemas de pareamento, enquanto que para quebras cromossômicas, o efeito ambiental foi maior. A avaliação da fertilidade em progênies de três cultivares, derivadas de plantas estáveis e instáveis, apresentou percentagem significativamente mais elevada de flores férteis, naquelas descendentes de plantas estáveis. Um estudo de linhas puras cultivadas em solos com doses altas de alumínio trocável, mostrou diferenças altamente significativas em relação à testemunha no que se refere à ocorrência de distúrbios de condensação, embora o efeito tenha sido inverso para quebras cromossômicas. Os resultados obtidos até o momento indicam que vários componentes ambientais associados à determinação genotípica estão envolvidos na alta taxa de anomalias cromossômicas observadas no trigo na região Sul.

INTRODUÇÃO

Aberrações cromossômicas foram observadas em elevadas frequências tanto na divisão mitótica como nas diversas fases da meiose de células mães de pólen de plantas de trigo cultivadas no Rio Grande do Sul. Desde 1973, quando foram realizados os primeiros estudos detalhados a respeito, no Departamento de Genética da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, vem se acumulando um volume de informações apreciável sobre a instabilidade cromossômica em trigo (Del Duca e Moraes Fernandes, 1980; Guerra e Moraes-Fernandes, 1977; Zanettini *et al.*, 1983; Moraes-Fernandes, 1982a, 1982b; Sereno *et al.*, 1981). Este artigo pretende apresentar uma síntese dos principais resultados obtidos até o momento, no sentido de contribuir para a compreensão, tanto dos fatores ambientais e genotípicos que interferem no processo mitótico e meiótico das plantas, como das conseqüências que a perturbação destes processos podem trazer à adaptação e ao melhoramento.

As informações disponíveis na literatura a respeito do papel dos fatores ambientais, principalmente a temperatura, luz, radiação e agentes químicos na indução de aberrações cromossômicas sob condições controladas são vastas (ver revisão em Sereno, 1978 e Zanettini, 1982). Mas, por outro lado, as referências sobre a associação de fatores ambientais e aberrações cromossômicas em trigo sob condições naturais, são limitadas (Myers e Powers, 1938; Boyd *et al.*, 1970; Maan e McCracken, 1968). Sendo a região Sul do Brasil ecologicamente bastante singular no que se refere às condições de cultivo do trigo, é possível estudar, sob condições naturais, do ponto de vista do entendimento dos processos mutacionais, o papel de diversos estresses ambientais sobre a divisão celular. Isto porque o trigo pode estar sujeito, na região, a desequilíbrios drásticos em relação a elementos de solo, principalmente alumínio e manganês tóxicos; sofre, principalmente na fase reprodutiva, a ação de alterações climáticas

súbitas, não sendo raras flutuações de mais de 20°C em intervalos de 24 horas ou menos; precipitações prolongadas, além de causarem estresse de água, favorecem a disseminação de alguns fungos necrotróficos, sendo a cultura atacada por diversas moléstias fúngicas, tanto da folha como da espiga; além disso, infecções causadas por vírus são transmitidas por fungos do solo ou insetos pragas.

Embora, de modo geral, as aberrações cromossômicas, como outras mutações, afetem a adaptação e viabilidade de seus portadores, não deixam de fornecer, também, a “matéria-prima”, em termos de variabilidade cariotípica, para a ação da seleção natural. Como já foi mencionado, o grau e extensão com que os estresses ambientais podem induzi-las, não tem sido suficientemente avaliados, tanto no trigo como em plantas em geral. Portanto, os estudos citogenéticos relacionados com as alterações observadas na divisão celular, sob condições naturais de cultivo, podem contribuir por um lado, para a obtenção de informações fundamentais de citogenética e, por outro, auxiliar no esclarecimento dos mecanismos envolvidos nos problemas de adaptação da cultura às regiões climáticas estressantes, o que será útil para o melhoramento varietal.

2. INSTABILIDADE SOMÁTICA NA CULTIVAR IAS 54

A constância do número cromossômico nas células somáticas dos organismos eucariontes é um princípio geral bem estabelecido, apesar de serem conhecidas variações geneticamente determinadas, em certos tecidos de algumas espécies, além, é claro, das variações que ocorrem no tecido germinial, isto é, a redução numérica através da meiose.

Quando, por motivos diversos, ocorrerem distúrbios, tais como variações cromossômicas numéricas ou alterações estruturais do tipo quebras cromossômicas ou cromatídicas, a manutenção destas células desviantes dependerá da sua capacidade de ultrapassar, primeiramente, o “filtro mecânico da mitose”, que é a ocorrência e a normalidade do comportamento do centrômero; em segundo lugar, terão, também, que ultrapassar o “filtro mecânico meiótico” que dependerá da capacidade de: a) realizar o pareamento; b) formar e manter os quiasmas e c) coorientar os centrômeros homólogos; tudo isso sem esquecer que, prioritariamente, terão que superar o desequilíbrio causado ao genoma pelo eventual acréscimo ou diminuição do material genético envolvido na alteração.

A regularidade do número cromossômico é de tal importância e constância nos eucariontes, que permite sua utilização como um parâmetro em citotaxonomia, sendo um auxiliar valioso na identificação das espécies animais e vegetais.

Variações cromossômicas em células somáticas de plantas não submetidas a tratamentos mutagênicos, são raramente referidas na literatura (revisão, Guerra, 1975). Este autor, ao realizar tentativas de cariotipagem e bandejamento em trigo na cultivar brasileira IAS 54 verificou elevada ocorrência de anomalias mitóticas de diversos tipos, em ponta de raiz (Fig. 1 a 5).

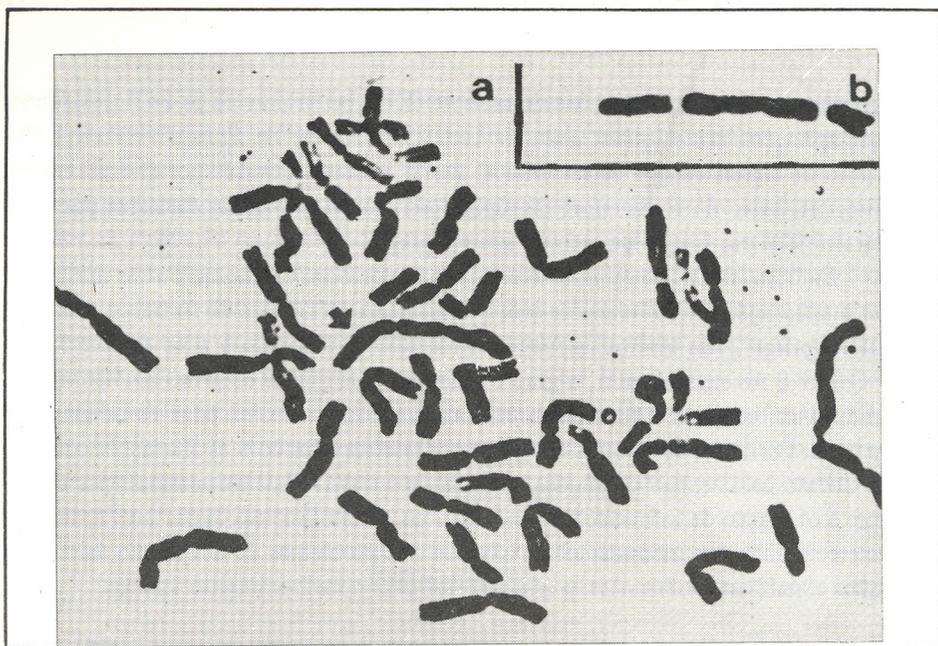


Figura 1 - Cromossomos dicêntricos com distâncias intercentroméricas distintas (IAS 54) (Guerra, 1975).

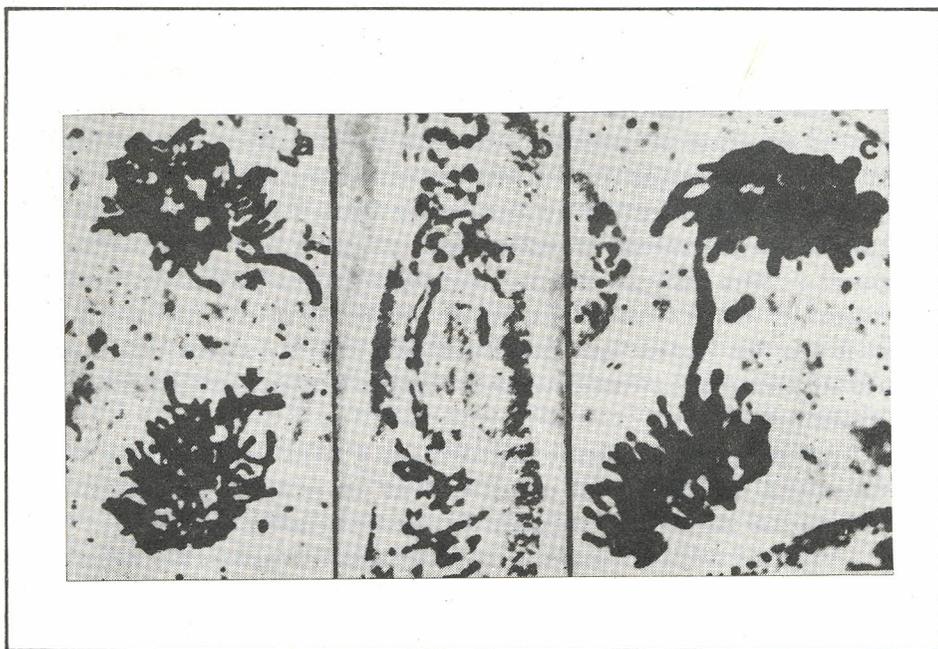


Figura 2 - Pontes telofásicas (IAS 54): a) ponte rompida; b) ponte devida a orientação divergente de cromossomo dicêntrico e c) ponte e fragmento originados por quebra e reunião (Guerra, 1975).

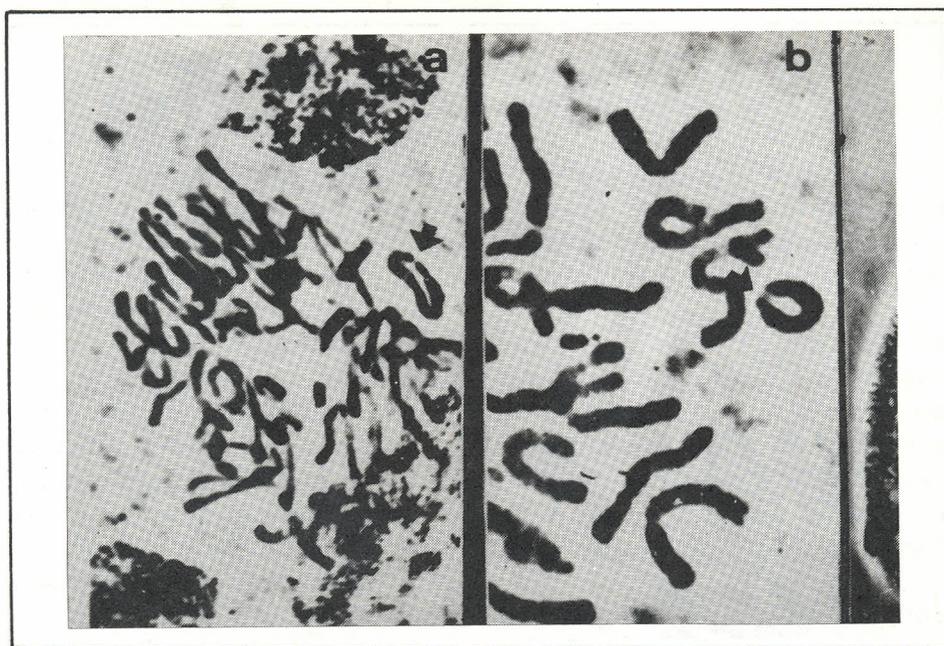


Figura 3 - Cromossomos em anel (IAS 54) (Guerra, 1975).

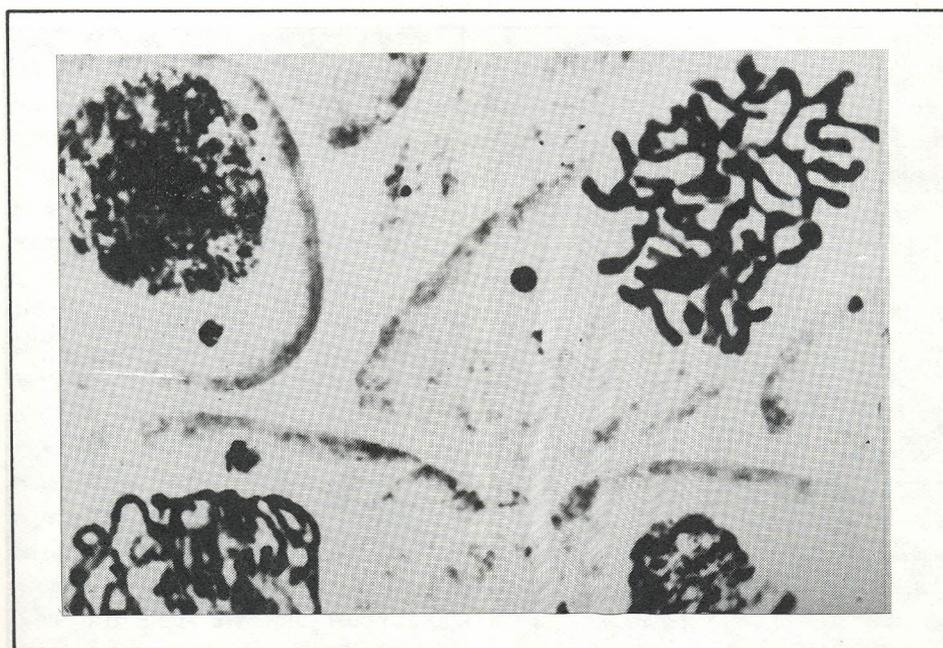


Figura 4 - Micronúcleos (IAS 54) (Guerra, 1975).

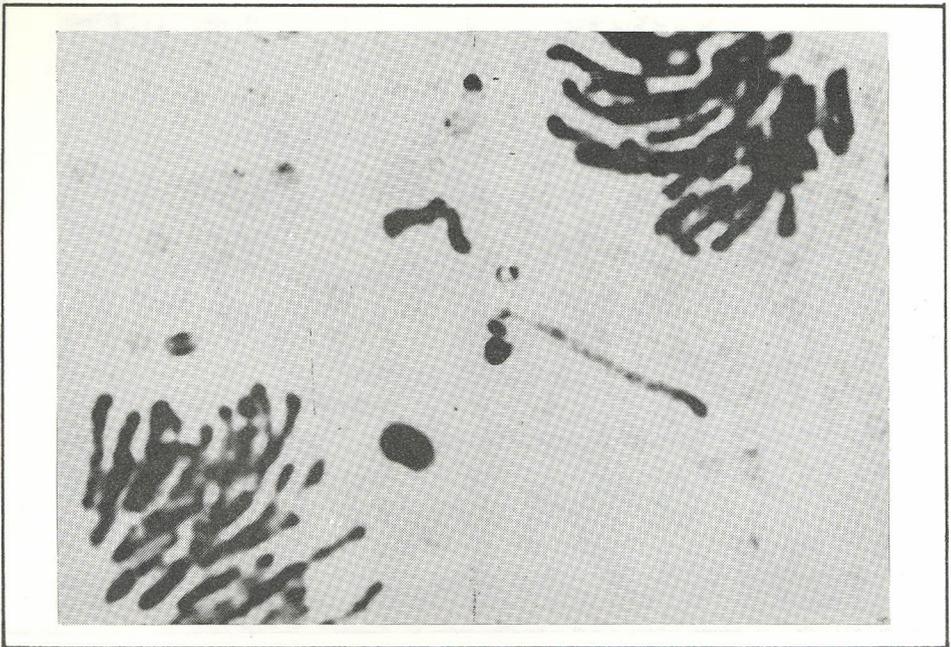


Figura 5 - Cromossomos retardatários com alterações de espiralização (IAS 54) (Guerra, 1975).

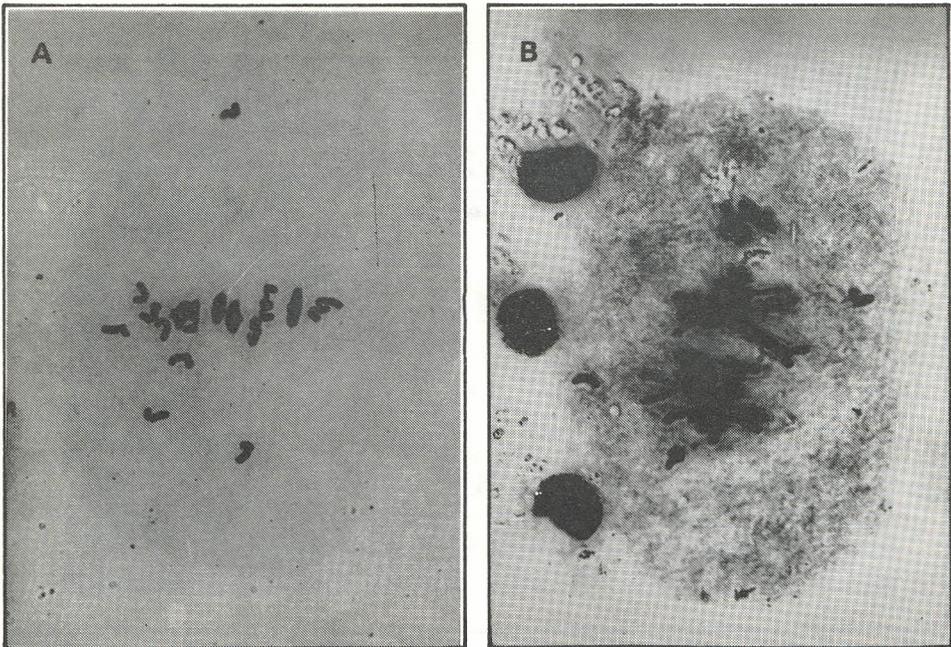


Figura 6 - Desvios numéricos hipo e hiperplóides em células mães de pólen (Zanettini, 1982).

A Tabela 1 mostra um resumo dos resultados obtidos quanto à frequência de células com as diversas aberrações descritas.

Os distúrbios são semelhantes aos descritos por McClintock (1941) para o milho (ciclo de quebra-fusão-fissão) mas, no caso do trigo, a avaliação de suas implicações genéticas é mais difícil tendo em vista a ausência de genes marcadores. No entanto, a cultivar IAS 54 é conhecida pela grande desuniformidade em suas características agronômicas (Gomes *et al.*, 1974).

Como é discutido por Guerra e Moraes-Fernandes (1977) infecções viróticas comuns na cultura do trigo poderiam estar envolvidas no fenômeno. Os mesmos tipos de anomalias aqui descritas foram observadas em cultura de pele humana infectadas pelo vírus SV40 (Moorhead e Saksela, 1963; Wolman *et al.*, 1964). Aneuploidias em alta frequência foram observadas em trigo infectado pelo "barley stripe mosaic virus" (Linde-Laursen e Siddiqui, 1974). Também variedades de cevada atacadas pelo "barley stripe mosaic virus" mostraram triploidia, aneuploidia, danos e fragmentação cromossômica (Sandfaer, 1973).

Por outro lado, fatores genéticos não podem ser desprezados pois a cultivar IAS 54 é descendente de Norin 10, a qual é referida por Watanabe (1961), como meioticamente instável.

Avaliações posteriores em outras cultivares, no Centro Nacional de Pesquisa de Trigo (CNPT), mostraram a ocorrência de dicêntricos e pontes embora em frequências bem mais baixas (Moraes-Fernandes, não publicado).

Mesmo que as anomalias aqui descritas ocorram frequentemente nas cultivares comerciais, é evidente que a magnitude dos distúrbios não torna a planta totalmente inviável. A análise das células do coleóptilo na cultivar IAS 54 mostrou menor frequência de aberrações do que na raiz (Guerra e Moraes-Fernandes, 1977), o que sugere que poderia haver seleção mais intensa contra as células anormais em etapas posteriores do desenvolvimento da planta.

Se for considerado que todos os organismos estão sujeitos a ação de agentes ambientais potencialmente mutagênicos, pode-se supor que, ou o genótipo da cultivar IAS 54 teria deficiências nos mecanismos normais de reparo das aberrações, ou os agentes atuariam nesta cultivar de modo mais drástico, por algum mecanismo desconhecido. Se esta taxa de anomalias ocorrer também nas lavouras, em proporções tão elevadas quanto as observadas, é válido supor que ocorrerão deficiências no sistema radicular, já que o genoma de boa parte das células estará desequilibrado. No entanto, o grau com que estas anormalidades podem contribuir para a queda de rendimento das lavouras de trigo do Sul do Brasil é difícil de ser estimado. Para esta estimativa haveria necessidade de linhas isogênicas portadoras e não portadoras de instabilidade somática, o que permitiria a avaliação precisa do papel deste fator isolado. É interessante ressaltar, no entanto, que a cultivar IAS 54, chegou a ser cultivada em 35% da área do Estado. Jensen (1965) sugere que as anomalias cromossômicas, seriam um dos fatores envol-

Tabela I - Células somáticas portadoras de diversas aberrações cromossômicas na cultivar IAS 54.

CÉLULAS EUPLOÍDES (2N = 42)		I CÉLULAS ANEUPLOÍDES			
		HIPERPLOÍDES (2N = 43-46)		HIPOPLOÍDES (2N = 36-41)	
38%	+ FRAGMENTOS DICÊNTRICOS ANÉIS	3%	+ FRAGMENTOS DICÊNTRICOS ANÉIS	22%	+ FRAGMENTOS DICÊNTRICOS ANÉIS
	9%		18%		10%
CÉLULAS COM					
FRAGMENTOS 42%	DICÊNTRICOS 15%	ANÉIS 3%	ISOCROMOSSOMOS 1%	SATÉLITES COM DUPLICAÇÃO TANDEM. 1%	

vidos na deterioração varietal. Entretanto, não existe nenhum estudo publicado a respeito. A demonstração deste envolvimento é difícil por requerer volumoso trabalho citológico, mas evidências indiretas podem ser obtidas, como será relatado adiante.

3. ANEUPLOIDIA

O trigo é uma planta autógama, hexaplóide ($2n = 6x = 42$), que resulta da síntese, por hibridação interespecífica e poliploidia, de três espécies ancestrais distintas. Sua constituição genômica é representada pela fórmula AABBDD sendo que o genoma A se originou de *Triticum monococcum* ($2n = 14 AA$) e o genoma D de *Ae. squarrosa* ($2n = 14 DD$); embora haja considerável margem de dúvida quanto à espécie doadora do genoma B, este parece ter se originado de *Ae. speltoides* ($2n = 14 BB$) (Revisão em Moraes-Fernandes, 1982a). O pareamento na meiose do trigo hexaplóide é normalmente regular, com a formação de 21 pares de cromossomos, o que indicaria a ausência de homologia entre os genomas das diferentes espécies ancestrais. Mas quando o cromossomo 5 do genoma B está ausente, em plantas nulissômicas para este par, ocorre pareamento múltiplo entre cromossomos das espécies ancestrais (2A com 2B e 2D, por exemplo), o que é denominado homeologia ou homologia parcial. Por outro lado, plantas apresentando combinações nulitetrassômicas, as quais têm, no caso, ausência de um par cromossômico específico e quatro doses de um par homeólogo (por exemplo, nuli 2B, tetra 2A), em geral mostram seu fenótipo normal restaurado, o que indica a ocorrência de genes duplicados ou triplicados nos diferentes genomas. O sistema regulador localizado no braço longo do cromossomo 5B, portanto, restringe o pareamento cromossômico a pares estritamente homólogos, embora haja homeologia genética em pares correspondentes das diferentes espécies ancestrais (Sears, 1966).

Torna-se, pois, compreensível que, no caso do trigo, perdas ou ganhos de cromossomos inteiros sejam mais tolerados do que nas espécies diplóides, já que a poliploidia exerceria um "efeito tampão" em relação a essas mutações cromossômicas. Alguns monossômicos podem apresentar poucas diferenças fenotípicas dos euplóides, mas quando são autofecundadas segregam originando euplóides ($2n = 42$), monossômico ($2n = 41$) e nulissômicos ($2n = 40$). A última categoria é geralmente inviável em condições normais de cultivo.

Os aneuplóides se originam principalmente por falhas de pareamento na meiose, já que os cromossomos univalentes tendem em geral a ser excluídos dos gametas. A literatura indica que as cultivares diferem na frequência de falhas de pareamento e na frequência de aneuplóides. Riley e Kimber (1961), encontraram 0,37 a 1,60% de aneuplóides para quatro cultivares inglesas.

No Rio Grande do Sul, num estudo efetuado em 505 plantas pertencentes a cinco cultivares brasileiras, Zanettini (1982) observou que a frequência de plantas

aneuplóides variou de 1,8% até 3,5%. A frequência média (2,8%) foi estatisticamente superior à registrada por Riley e Kimber (1961) (1,1%) ($\chi^2 = 7,52$; 1 GL; $P < 0,01$).

É compreensível que uma cultivar com frequências mais elevadas de falhas de pareamento e de aneuplóides apresente problemas de desuniformidade, comprometendo a pureza varietal. De acordo com Jensen (1965) os aneuplóides tenderiam a se acumular na população podendo ser eventualmente responsáveis pela deterioração varietal. Não foi encontrado na literatura nenhum estudo populacional a nível de cultivares comerciais, exceto os de Riley e Kimber (1961) e Watanabe (1962) no Japão. Essa escassez de informações sem dúvida se relaciona com as dificuldades inerentes à metodologia a ser utilizada, principalmente em virtude do extenso e volumoso trabalho citológico necessário.

4. INSTABILIDADE MEIÓTICA

A divisão meiótica tem sido exaustivamente descrita, em organismos animais e vegetais, principalmente do ponto de vista da causalidade mecânica de seus eventos principais. É de modo geral admitido que estes eventos básicos são universais na escala biológica, apresentando, pois, alta estabilidade evolutiva. Já em relação aos aspectos biquímicos os estudos são mais limitados.

Alterações cromossômicas que superem o "filtro mitótico" já mencionado, o qual depende, mecanicamente, de um centrômero funcional, podem ser barradas pela complexidade maior dos eventos meióticos, que seriam o pareamento, a formação e manutenção dos quiasmas e a coorientação dos centrômeros.

O pareamento é definido como a aproximação suficiente para a formação do complexo sinaptonêmico (CS). No trigo, Bennett *et al.* (1979) detectaram por microscopia eletrônica, o chamado material fibrilar (MF) que ocorre juntamente com o CS e que poderia funcionar antes e a distâncias maiores do que o CS. O CS forneceria uma armação estrutural para assegurar que regiões homólogas do DNA tenham proximidade suficiente para facilitar a permuta (Stern *et al.*, 1975 e Holm, 1977). Nódulos de recombinação, visíveis ao microscópio eletrônico e observados em *Drosophila*, forneceria a maquinaria estrutural e enzimática para a permuta (Carpenter, 1979, Rasmussen e Holm, 1980). Os modelos atuais propostos para a recombinação envolvem quebra e dissociação de uma das cadeias de bases da dupla hélice de DNA em cada uma das cromátides; formação de uma molécula de DNA híbrida pela reunião de filamentos simples em cada cromátide; substituição das bases pareadas imprópriamente na molécula de DNA híbrida e reparo. Se estes modelos estiverem corretos, a recombinação necessita da ação de várias enzimas para cortes no DNA, separação dos dois filamentos da molécula de DNA, reparo das bases mal pareadas e possivelmente síntese e destruição de segmentos curtos do DNA (Holliday, 1964; Whitehouse, 1962; Stern e Hotta, 1977 e 1978).

A coorientação dos centrômeros é a base para a distribuição regular dos cromossomos homólogos, já que na meiose I não ocorre divisão dos centrômeros. A causalidade da orientação dos centrômeros é a base para a distribuição, que deve obedecer regras estatísticas de rigidez similar àquelas do simples transporte. A coorientação na metáfase depende da estrutura cromossômica e está sob controle genético, sendo de importância fundamental na regulação de recombinação genética. É um dos eventos meióticos mais acessíveis à análise direta, mas tem recebido na literatura menor atenção do que o pareamento e a permuta (Sybenga, 1975) (Revisão ampla em Zanettini, 1982).

Tendo em vista a complexidade dos fenômenos mecânicos e bioquímicos envolvidos na meiose e se considerarmos que, numa espiga, por exemplo, as células mães de pólen das diferentes flores estarão em etapas diversas do desenvolvimento, os efeitos dos agentes ambientais estressantes serão heterogêneos, podendo causar quebras, aderências, assinapse, dessinapse e defeitos de fuso. Todas estas anomalias são mecanismos mutagênicos potencialmente capazes de criar variabilidade cromossômica adicional, embora a grande maioria deva ser, como toda a mutação, não adaptativa.

Como foi enfatizado por Jensen (1965) não é correto supor que a reprodução do cereais homozigotos seja perfeita. Mesmo cultivares estáveis apresentam pequena percentagem de células mães de pólen com irregularidades meióticas que levam à produção de indivíduos aneuplóides na população (Riley e Kimber, 1961). Deste modo, a uniformidade varietal exigida em muitos países pode se tornar uma "improbabilidade biológica". As frequências destas anormalidades meióticas são baixas, em geral não maiores que 10% e a irregularidade mais comumente descrita é a ocorrência de univalentes que leva à produção de plantas aneuplóides (McKey, 1954; Raj, 1969; Ulrich e Heyne, 1968; Riley e Kimber, 1961). Jensen (1965) também sugere que estas falhas no sistema reprodutivo, além das misturas mecânicas, mutações e cruzamentos naturais, seriam responsáveis pela ocorrência dos tipos desviantes ou "off types" dificultando a manutenção da pureza varietal. Mas as falhas no sistema reprodutivo, se recorrentes, tenderiam a aumentar de tal modo a frequência dos tipos aberrantes que descaracterizariam a cultivar, sendo responsáveis por sua deterioração. Além disso, cultivares que apresentassem altas frequências de anomalias meióticas seriam contraindicadas como genitores nos blocos de cruzamentos em virtude da dificuldade de selecionar linhas estáveis a partir destes materiais (Love, 1949). A observação (Love, 1951) da elevada proporção de anomalias em cultivares em uso no Sul do Brasil, bem como estudos não publicados (Moraes-Fernandes, 1972) mostrando a ação de altas temperaturas (32°C, comuns na época da floração do trigo) na indução de anormalidades meióticas, mostraram o interesse tanto prático quanto fundamental de estudar com maiores detalhes o comportamento meiótico das cultivares de trigo em uso no Sul do Brasil e avaliar os fatores genéticos e/ou ambientais envolvidos na ocorrência destas anomalias.

Os estudos efetuados desde 1973, no Sul do Brasil, mostraram frequências

elevadas das seguintes anomalias meióticas em células mães de pólen: presença de linhagens celulares com desvios hipo e hiperplóides (Fig. 6), ocorrência de univalentes originados por dessinapse de alguns pares de homólogos (Fig. 7), bivalentes não orientados, possivelmente originados por problemas de fuso (Fig. 8), pontes acompanhadas por fragmentos, causadas por quebras e reuniões cromossômicas (Fig. 9), pontes devidas a aderências entre telômeros ou não terminalização adequada dos quiasmas (Fig. 10), segregação desigual que pode dar origem à gametas aneuplóides (Fig. 11), severas aderências causadas por problemas de condensação ou desespiralização cromossômica, principalmente em metáfase II (Fig. 12 e 13), micronúcleos em quartetos de pólen constituídos por material cromatínico não incluído no núcleo principal, podendo ser resultantes tanto de quebras como de univalentes (Fig. 14).

4.1. Desvios numéricos hipo e hiperplóides em células mães de pólen

Na análise do comportamento meiótico em células mães de pólen de linhas puras de cinco cultivares de trigo coletadas em diversos locais, foram observadas (Zanettini, 1982) plantas "mosaicos" apresentando linhagens celulares com desvios do número cromossômico normal.

Na Tabela II estão resumidos os dados obtidos de uma amostra de 505 plantas, mostrando que a cultivar IAS 52 se destaca na ocorrência de plantas mosaico, (15,6%), enquanto as outras quatro apresentam frequências mais baixas (de 1,8 a 8,6%). As plantas mosaico apresentaram, na maioria dos casos, apenas uma linhagem de células com número distinto de $2n = 42$, mas houve até cinco números diferentes (Fig. 6a). A percentagem de células desviantes por planta variou entre 2% e 4,5% e a maioria delas apresentou número reduzido de cromossomos (hipoplóides) tendo aparecido apenas 0,6% (3) de células hiperplóides (Fig. 6b). A cultivar IAS 52, como a IAS 54, tem germoplasma mexicano.

Existem relatos na literatura de fenômeno semelhante, em trigo, descritos por Sachs (1952) e Maan e Macracken (1968), que o interpretaram como resultado de instabilidade mitótica no tecido esporogênico da antera, possivelmente por anormalidades de fuso. Anormalidades de fuso são também indicadas por Bennett *et al.* (1976) como relacionadas com a eliminação seletiva de cromossomos em híbridos interespecíficos entre *Hordeum vulgare* e *Hordeum bulbosum*. Os autores sugerem que esta eliminação poderia estar relacionada com a menor eficiência dos cromossomos de *H. bulbosum* em formarem as ligações com as proteínas do fuso. Ho e Kasha (1975) obtiveram indicações de que o cromossomo 2 (ambos os braços) e o braço curto de cromossomo 3 de *H. vulgare* estariam envolvidos no controle da eliminação cromossômica. Humphreys (1978) encontrou diferenças entre híbridos na taxa de eliminação o que sugere controle genético. Os cromossomos eliminados não iniciam ou não completam a congressão na metáfase ou a migração para os polos na anáfase, sugerindo um distúrbio no controle do metabolismo das proteínas do fuso, no híbrido.



Figura 7 - Cromossomos univalentes (não pareados) em Metáfase I (Zanettini, 1982).

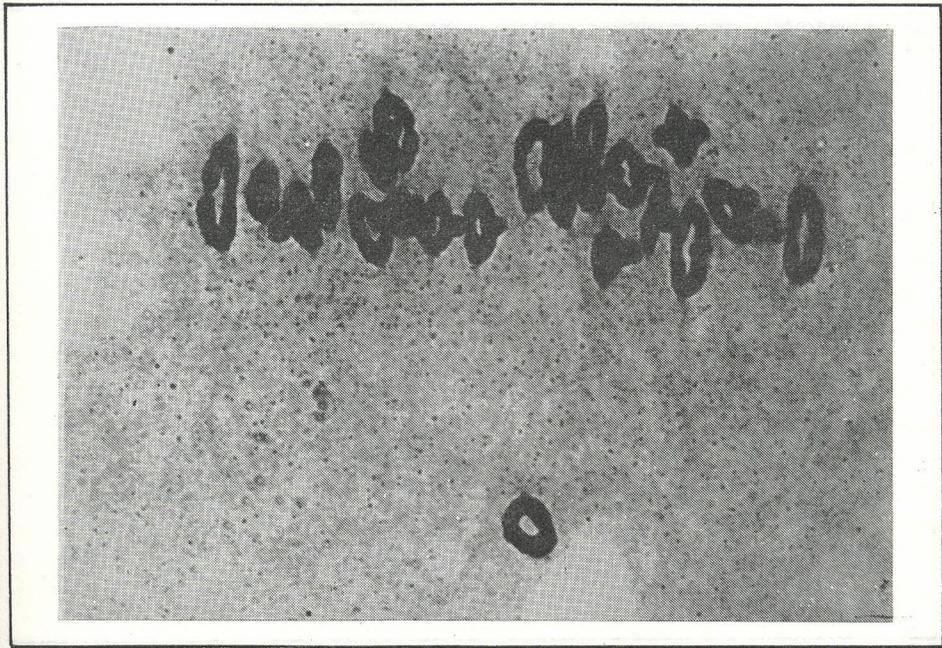


Figura 8 - Bivalente não orientado em Metáfase I (Zanettini, 1982).



Figura 9 - Ponte em Anáfase I acompanhada por fragmento cromossômico (Zanettini, 1982).

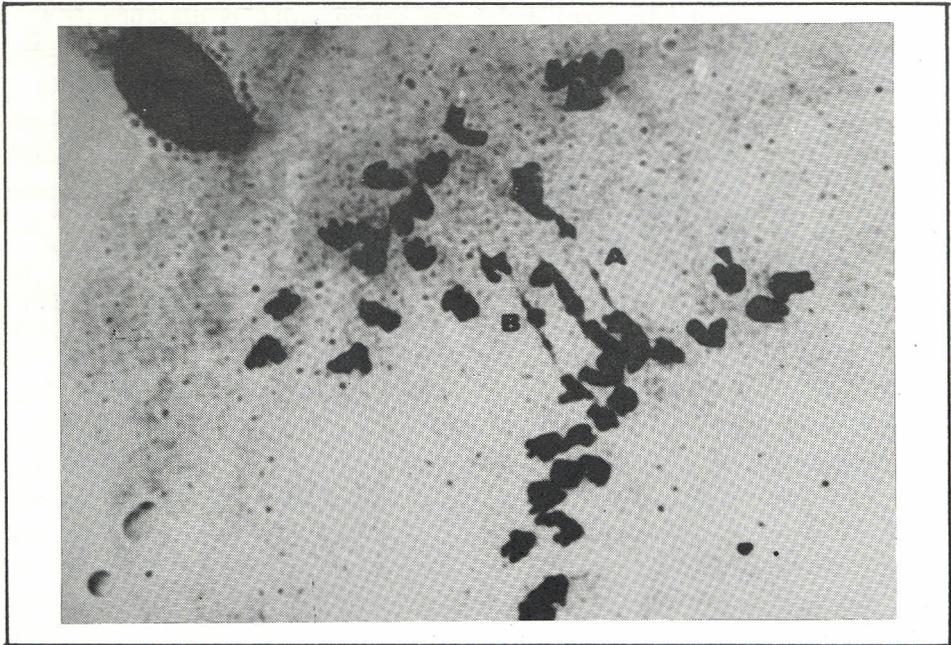


Figura 10 - Pontes anafásicas causadas por aderências (A) entre telômeros e por não terminalização adequada dos quiasmas (B) (Zanettini, 1982).

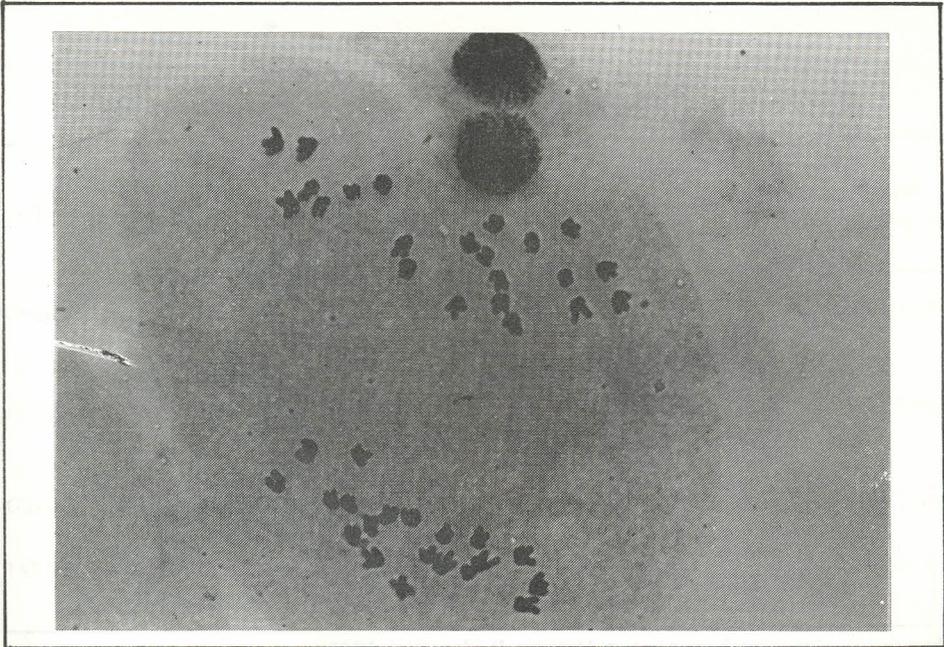


Figura 11 - Segregação desigual na Meiose I (Zanettini, 1982).

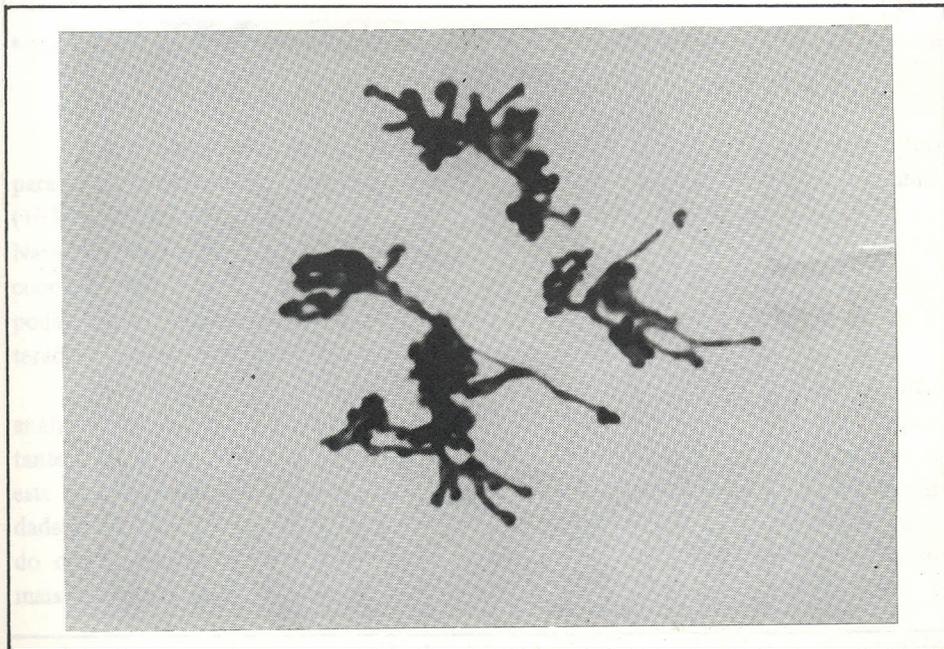


Figura 12 - Aderências e distúrbios de condensação entre cromossomos na Metáfase II (Bodanese, 1975).



Figura 13 - Condensação normal em Metáfase II (Zanettini, 1975).

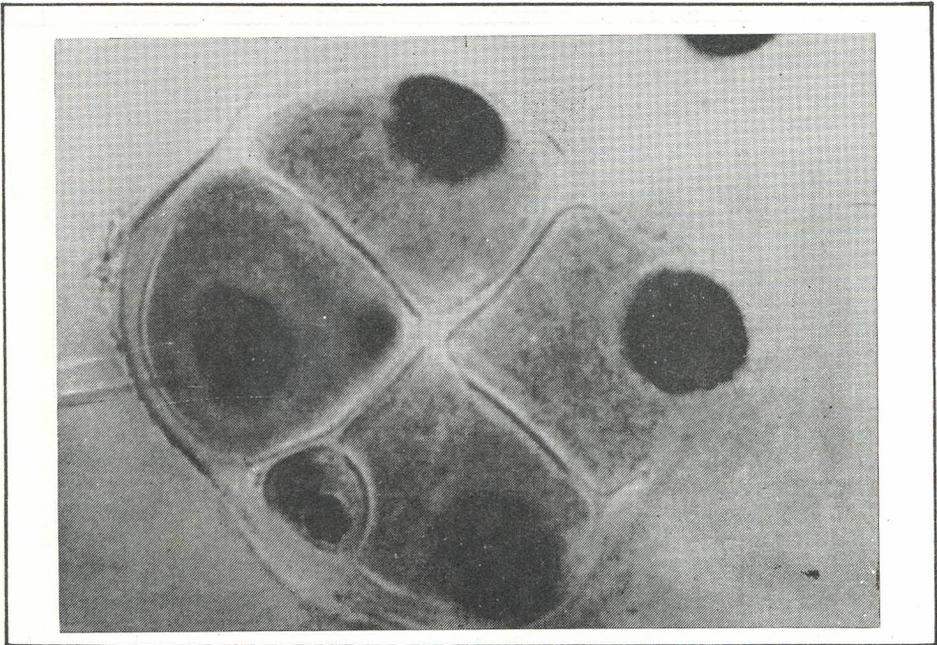


Figura 14 - Quarteto de pólen com os quatro núcleos haplóides e um micrócito com micronúcleos (Zanettini, 1982).

Tabela II - Ocorrência de plantas mosaicos com linhagens celulares hipo ou hiperplóides em células mães de pólen de cultivares brasileiras de trigo.

Cultivar	Nº plantas analisadas	Plantas mosaico	Números cromossômicos nas linhagens celulares difer. de $2n = 42^*$	Células desviantes
Cotiporã	58	8,6%	(31) (23) (26) (22) (24)	3% - 33%
Frontana	78	6,4%	(24) (29, 26, 18) (28) (23)	4% - 18%
Girua	166	2,4%	(22, 30, 34)	2% - 15%
IAS 20	171	1,8%	(27, 14) (26) (26, 16)	10% - 45%
IAS 52	32	15,6%	(26, 24, 22, 18) (24)	3% - 25%

(Zanettini, 1982).

 χ^2 entre cultivares: 17,39; 4GL, $P < 0,01$

* Os números entre parênteses se referem às várias linhagens celulares encontradas em uma só planta

O fenômeno da citomixia, isto é, a passagem de cromossomos de uma célula para outra poderia também explicar estes desvios o que já foi observado por Yamashita (1937), Kihara e Lilienfeld (1934) e por Zanella, 1984, em trigo, conforme a Fig. 15. Narain (1980) sugeriu que estas passagens dependeriam do número e da natureza das conexões protoplasmáticas (plasmodesmas) entre as células. As causas da citomixia poderiam ser, entre outras, deficiências de nutrientes ou distúrbios fisiológicos por alterações de temperatura, de acordo com sugestões da literatura.

No estudo aqui relatado, as células desviantes foram encontradas apenas até a anáfase I, sendo, pois, possível que não completem a meiose normalmente. É importante lembrar que, sendo o trigo uma cultura cujo produto econômico é a semente, se este tipo de anomalia ocorrer no lado feminino, será mais um fator afetando a fertilidade e, portanto, podendo potencialmente afetar o rendimento, principalmente quando os agentes ambientais desencadeantes ou estimulantes deste fenômeno atuarem mais intensamente.

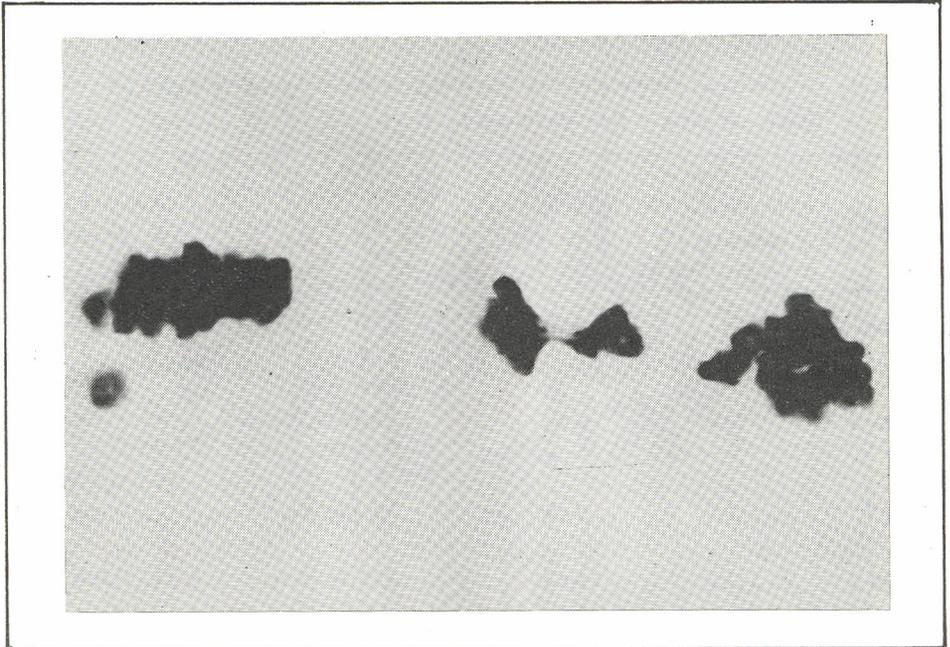


Figura 15 - Evidências de citomixia (Zanella e Zanettini).

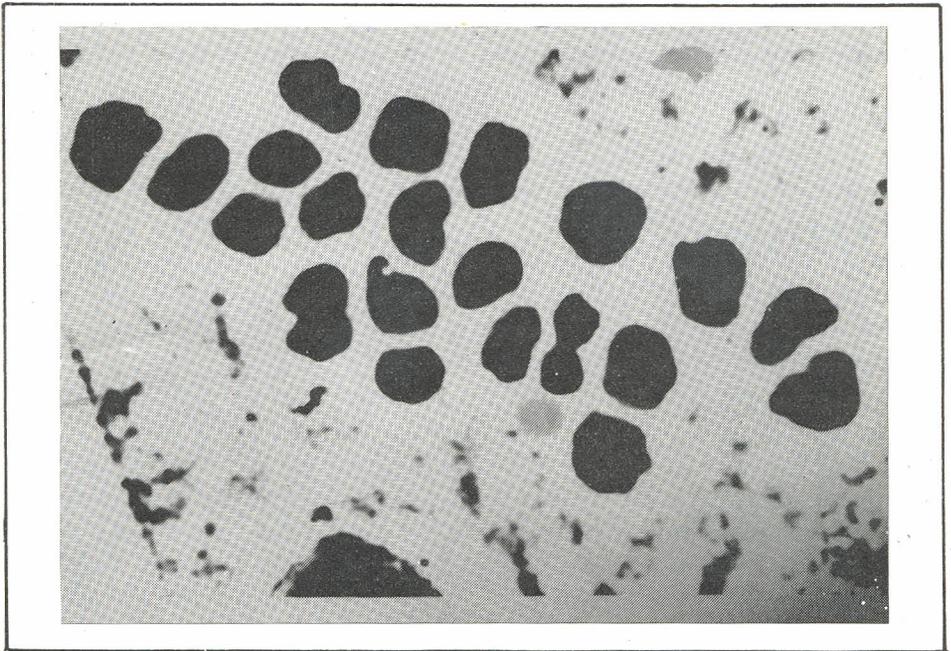


Figura 16 - Metáfase I com cromossomos apresentando extrema "supercontração" (Bodanese, 1975).

5. ESTUDOS VISANDO AVALIAR O PAPEL DO AMBIENTE NA OCORRÊNCIA DAS ANOMALIAS MEIÓTICAS

Muitos componentes do processo meiótico podem ser alterados por fatores ambientais.

Bennett *et al.* (1972) verificaram que a duração da meiose, pode ser bastante alterada pela temperatura e estimaram, para o trigo, uma duração de 43, 24 e 18 horas a 15, 20 e 25°C, respectivamente. Outros fatores ambientais como comprimento do dia, intensidade de luz e umidade, necessitam ser melhor estudados (Bennett, 1977).

A frequência da permuta, geralmente identificada pela análise genética, através da recombinação entre genes ligados, pode também ser estimada pela frequência de quiasmas, em organismos onde há escassez de marcadores genéticos. A temperatura é o agente ambiental mais amplamente analisado, no que se refere a sua influência sobre a frequência de quiasmas. Em *Schistocerca gregaria*, Shaw (1974) encontrou indicações de um componente aditivo ponderável (53%), um pequeno componente de dominância (7%) voltado para a alta frequência de quiasmas, enquanto 40% da variação pode se explicada pela ação do ambiente. Em trigo, foi demonstrado que o cromossomo 5D é responsável pela estabilização da frequência de quiasmas em temperaturas inferiores a 28°C (Riley, 1966). O cromossomo 5A, por sua vez, quando tetrassômico, compensa a deficiência do 5D (Riley *et al.*, 1966). Bayliss e Riley (1972) mostraram em plantas euplóides de trigo que, fora dos limites de 12,9 e 31,7°C a temperatura afeta a frequência de quiasmas. Também Fu e Sears (1973) referem que a temperatura de 32°C reduz fortemente a frequência de quiasmas em trigo.

Se a interferência na frequência de quiasmas for de tal ordem que ocorra menos de um quiasma por par, os cromossomos não pareados (univalentes) comprometem a regularidade do comportamento meiótico e o balanço genético dos gametas.

Fatores ambientais induzem também irregularidades no processo meiótico. Tratamentos com temperaturas de $38 \pm 2^\circ\text{C}$ em trigos diplóides, tetra e hexaplóides mostraram a ocorrência de anomalias como univalentes, aderências, micronúcleos e degeneração cromossômica (Utkhed e Jain, 1970, 1974) havendo diferenças significantes entre espécies e entre variedades de uma espécie. As altas temperaturas também levam à esterilidade de pólen e queda na produção de grãos, além dos distúrbios meióticos (Al'Tergot *et al.*, 1978; Jain e Rana, 1963; Zanettini *et al.*, 1979).

Em triticale há relatos sobre o efeito de data de plantio e de locais: variações meteorológicas apreciáveis poderiam ser responsáveis por diferenças nas frequências de univalentes, de retardatários e de micronúcleos em quartetos (Sisodia *et al.*, 1970). Além disso, na literatura tcheco-eslovaca e escandinava estudos em coníferas mostraram que a ocorrência de irregularidades meióticas foi atribuída a temperaturas extremas, tanto baixas como altas; as irregularidades foram de duas categorias: irregularidades cromossômicas, incluindo aderências e fragmentação e irregularidades na divisão

celular, incluindo anormalidades do fuso (Eriksson, 1968; Loumajoki *et al.*, 1977; Anderson, 1980; Chira, 1964, 1965; Eriksson *et al.*, 1970; revisão em Zanettini, 1982).

5.1. O papel dos fatores climáticos nas anomalias meióticas

As flutuações climáticas drásticas que ocorrem no Sul do Brasil durante o período de florescimento da cultura do trigo certamente estão envolvidas na elevada incidência de anomalias meióticas aqui observadas. Um estudo efetuado em 1972 (Fernandes, não publicado) mostrou que o trigo cultivado em câmaras de crescimento entre 29 e 32°C durante o período de florescimento apresentou desde aberrações cromossômicas até degeneração e esterilidade completa. Estes resultados levaram à investigação da possibilidade de ocorrência de resposta diferencial entre cultivares, o que caracterizaria diferenças genéticas na sensibilidade às altas temperaturas e possibilidade de seleção de genótipos termoresistentes.

Zanettini (1979) analisou o processo meiótico e avaliou a fertilidade do pólen de duas cultivares (Frocor e Lagoa Vermelha) antes e após um período de 100 horas de exposição à temperatura (18°C) e luminosidade constantes. A primeira das cultivares foi referida pelo melhorista A.R. Silva como tolerante a temperaturas mais elevadas. Nas duas cultivares, as plantas analisadas sob condições ambientais de cultivo (12-28°C) mostraram, em geral, maior incidência de anomalias do que as cultivadas sob condições uniformes (18°C). O resultado mais contrastante foi, no entanto, a diferença de resposta em relação a contração cromossômica, com a cultivar Frocor apresentando o fenômeno denominado supercontração (Fig. 16). Uma repetição do experimento sob condições de luz-escuro mostrou os mesmos resultados. Fenômeno semelhante foi descrito por Dorofeev (1975) quando avaliou cultivares de trigo russas resistentes à geada.

No primeiro experimento, após a coleta sob condições de temperatura constante, foi dado um choque de 33°C durante 6 horas sendo coletadas amostras cada 3 horas após o choque (Fig. 17). Verificou-se a supressão completa do processo meiótico desde as primeiras amostragens. A esterilidade do pólen foi completa nas duas cultivares 42 horas após o tratamento e nas amostragens anteriores as diferenças entre cultivares não foram claras.

Del Duca (1976) efetuou uma avaliação do Índice Meiótico, isto é, a percentagem de quartetos de pólen normais (Love, 1951) em 17 cultivares. As amostras foram coletadas em quatro locais, em diversas datas e os resultados mostraram que fatores climáticos como temperatura, precipitação e insolação estavam envolvidos na ocorrência de quartetos anormais. Os coeficientes de correlação foram baixos, embora significativos: respectivamente, $r = 0,38$ para temperatura máxima; $-0,37$ para temperatura mínima; $0,40$ para umidade relativa média e precipitação e $-0,32$ para insolação total;

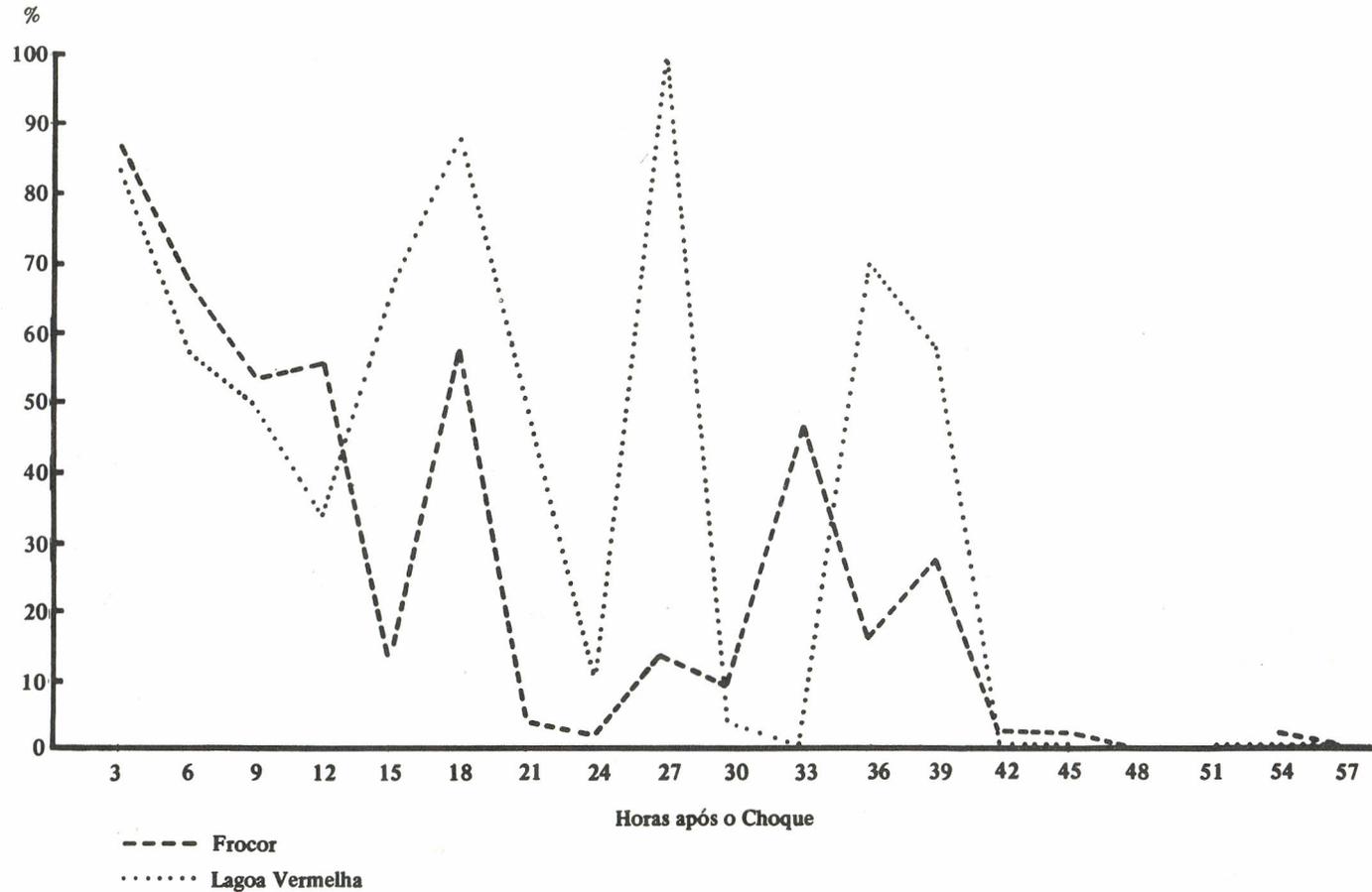


Figura 17 - Percentagens médias de grãos de pólen com aparência normal, em 19 coletas efetuadas após choque de temperatura ($33^{\circ}\text{C} \pm 1$) de 6 horas. As plantas permaneceram a 18°C antes e após o tratamento (Bodanese, 1975).

$P < 0,05$ (Del Duca e Moraes-Fernandes, 1980). As cultivares instáveis mostraram comportamento similar em diferentes locais e datas indicando o papel importante do genótipo na instabilidade.

Resultados semelhantes foram obtidos por Moraes-Fernandes (1982) na avaliação de 1779 plantas pertencentes a 97 cultivares do programa de melhoramento do CNPT analisadas entre os anos de 1976 e 1981: temperaturas máximas e mínimas, insolação, precipitação e umidade relativa tiveram valores de correlação baixos, embora significativos com diversas características meióticas, os quais variaram entre $0,08 P < 0,01$ e $r = 0,32$; $P < 0,001$. Zanettini (1982) estudou a meiose de 6 cultivares desenvolvidas em Brasília onde as condições climáticas não apresentam flutuações drásticas; estudou, também, as progênies de linhas puras de plantas individuais dessas cultivares coletadas em três locais da região Sul (Guaíba, Lages e Passo Fundo) e em Fitotron onde a temperatura, luz e umidade foram controladas (Fig. 18). Os resultados mostraram valores de regressão múltipla e coeficientes de determinação para as diversas variáveis meióticas indicando também um papel limitado da temperatura e umidade (Zanettini *et al.*, 1983). A Tabela III mostra os resultados dos testes realizados no último estudo, onde é evidenciado o efeito genótipo/ambiente nas características meióticas.

5.2. O papel dos defensivos: vírus e doenças fúngicas na instabilidade meiótica

Tem sido bastante estudado o efeito de compostos químicos, principalmente defensivos agrícolas (inseticidas, fungicidas e herbicidas) na indução de anormalidades citológicas em vários organismos. Também os fungos, responsáveis por muitas moléstias que atacam as plantas cultivadas, podem liberar toxinas na planta hospedeira (Serenó, 1978). Alterações cromossômicas induzidas por tratamentos com toxinas fúngicas foram descritas em células mitóticas de *Vicia*, *Allium* e em cobaias (Lilly, 1965; Reib, 1975; Char e Shantamma, 1976 e Norppa *et al.*, 1980).

Há estudos mostrando que diferentes vírus afetam os cromossomos de animais causando aberrações (Nichols, 1970). Sandfaer (1973) e Linde-Laursen e Siddiqui (1974) mostraram que também em plantas há este efeito: o vírus do mosaico estriado da cevada (BSMV) causou, em cevada, aumento na produção de sementes aneuplóides, além de fragmentação e outros danos cromossômicos. Por microscopia eletrônica Gill e Chong (1976) observaram que o "Barley Yellow Dwarf Virus" (BYDV), causa aglutinação da heterocromatina nuclear, em aveia.

A cultura do trigo no Sul do Brasil é atacada por diversas moléstias fúngicas e pragas portadoras de vírus que exigem a aplicação de defensivos. Serenó (1978) investigou a ação de pragas, moléstias fúngicas da aplicação de defensivos no comportamento meiótico e anormalidades do pólen da cultivar brasileira Cinquentenário. Num primeiro experimento foram analisadas células mães de pólen e grãos de pólen maduros de

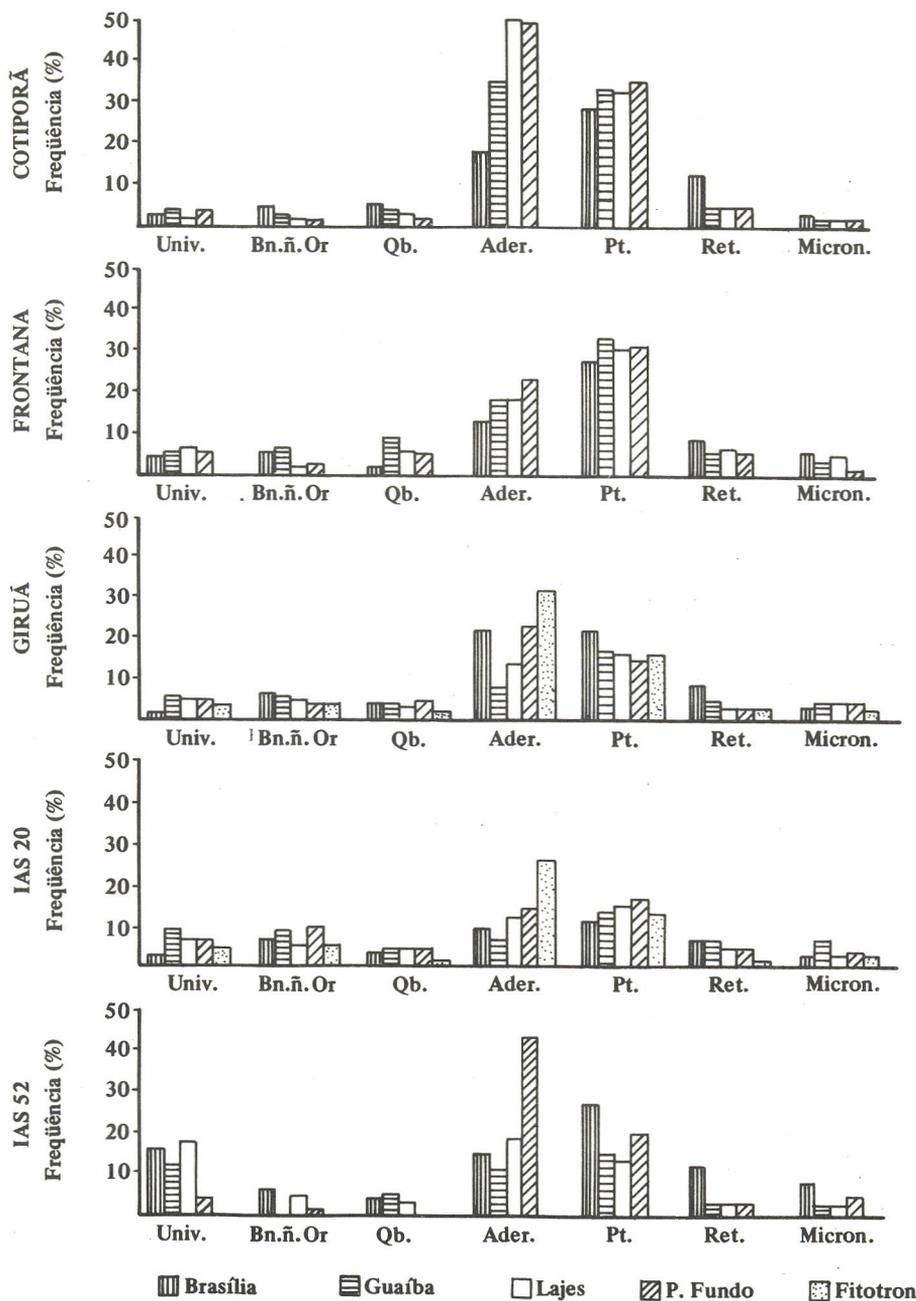


Figura 18 - Frequências médias de CMP com diversos tipos de irregularidades meióticas, em cinco cultivares de trigo, cultivadas em diferentes locais. Univ. = univalentes; Biv. ñ. or. = bivalentes não orientados; Qb. = quebras; Ader. = aderências; Pt. = pontes; Ret. = retardatários; Micron. = micronúcleos.

(Zanettini, 1982).

Tabela III - Resumo das avaliações estatísticas para diversos testes analisando variáveis meióticas.

Teste estatístico	Comparações	Variável meiótica								
		Univalentes	Biv. não orientados	Aderências	Quebras	Pontes	Segregação desigual	Retardatários	Índice meiótico	Quiasmas
A.V.	Cultivares (Brasília)	**	NS	**	NS	**	NS	NS	**	**
A.V.	Locais (L)	NS	NS	*	NS	NS	NS	*	*	*
	Cultivares (C)	NS	*	NS	NS	NS	NS	*	NS	*
	L x C	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	*	NS
	Progênes	*	NS	NS	NS	NS	NS	NS	*	NS
	L x P	*	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	*
Regressão	Var. climáticas x var. meióticas	NS	**	**	NS	NS	NS	*	NS	**
Correlação	Comp. meiótico pl. mãe x média da progênie	NS	*	NS	NS	NS	**	NS	NS	NS

* $P < 0,05$

** $P < 0,01$

NS = Não Significativo.

(Zanettini, 1982).

três parcelas que receberam tratamentos com inseticidas (P), fungicidas (D) e fungicidas mais inseticidas (D+P), além das duas parcelas controles (T) (Fig. 19).

Como pode ser observado na Fig. 19, em todas as fases, a testemunha apresentou mais anomalias do que os tratamentos, exceto em metáfase II, onde os tratamentos que receberam fungicidas (D e D + P) apresentaram elevadíssima ocorrência de células mães de pólen com aderências. Quando, no entanto, foi analisado pólen maduro os tratamentos apresentaram mais anomalias do que a testemunha. Para interpretar esta aparente contradição é importante lembrar que, quando as espigas são coletadas para análise, cada flor se encontra em estágio de desenvolvimento disinto. Como não há sincronia no desenvolvimento meiótico da planta, pode-se supor que os defensivos ou seus metabólitos tenham atuado induzindo anomalias no pólen ou nas células mães de pólen que os originaram, mas não nas células mães de pólen que estavam em meiose no momento da coleta. Estas, não sofrendo mais o efeito dos defensivos e estando livres das pragas e das moléstias fúngicas, apresentariam menos anomalias; já a testemunha sofreu elevada incidência de pragas e moléstias fúngicas. Novo experimento foi programado efetuando-se coletas seqüenciais na mesma planta a fim de estandarizar o genótipo e avaliar melhor a ação do ambiente. Foi observado (Tabela 4) aumento na freqüência de anomalias de pólen após a aplicação de pulgões (*Metopolophium dirhodum* W.) infectados com vírus do nanismo amarelo da cevada e inoculação de moléstias fúngicas (*Septoria nodorum*, *Septoria tritici* e *Helminthosporium sativum*) apoiando, desta maneira, a hipótese de que estes agentes estejam envolvidos na indução de anomalias, possivelmente através da ação de toxinas e/ou vírus.

5.3. O papel do alumínio tóxico do solo

O nível dos elementos minerais disponíveis para a planta também pode alterar a meiose. O aumento no nível de fosfato disponível aumentou a freqüência de quiasmas em centeio (Bennett e Rees, 1970) e cevada (Fedak, 1973). O volume cromossômico também foi alterado, sendo 50% mais elevado em plantas crescidas em soluções com níveis altos de fosfato (Bennett e Rees, 1969). Este aumento no volume cromossômico foi atribuído, pelo menos em parte, ao aumento nas proteínas cromossômicas, já que a quantidade de DNA não foi alterada.

Resultados experimentais em diversos organismos mostram que deficiência de elementos minerais podem trazer também problemas meióticos. Deficiências de magnésio em *Tradescantia* induziram pontes, fragmentos e extrema aderência dos cromossomos; concentrações sub-ótimas de cálcio produziram dezessete vezes mais aberrações cromossômicas e micronúcleos (Steffensen, 1953). Das e Sen (1976) observaram que arroz e trigo cultivados em soluções nas quais um dos elementos N, P ou K estavam reduzidos, mostraram irregularidades meióticas. No trigo, apareceram

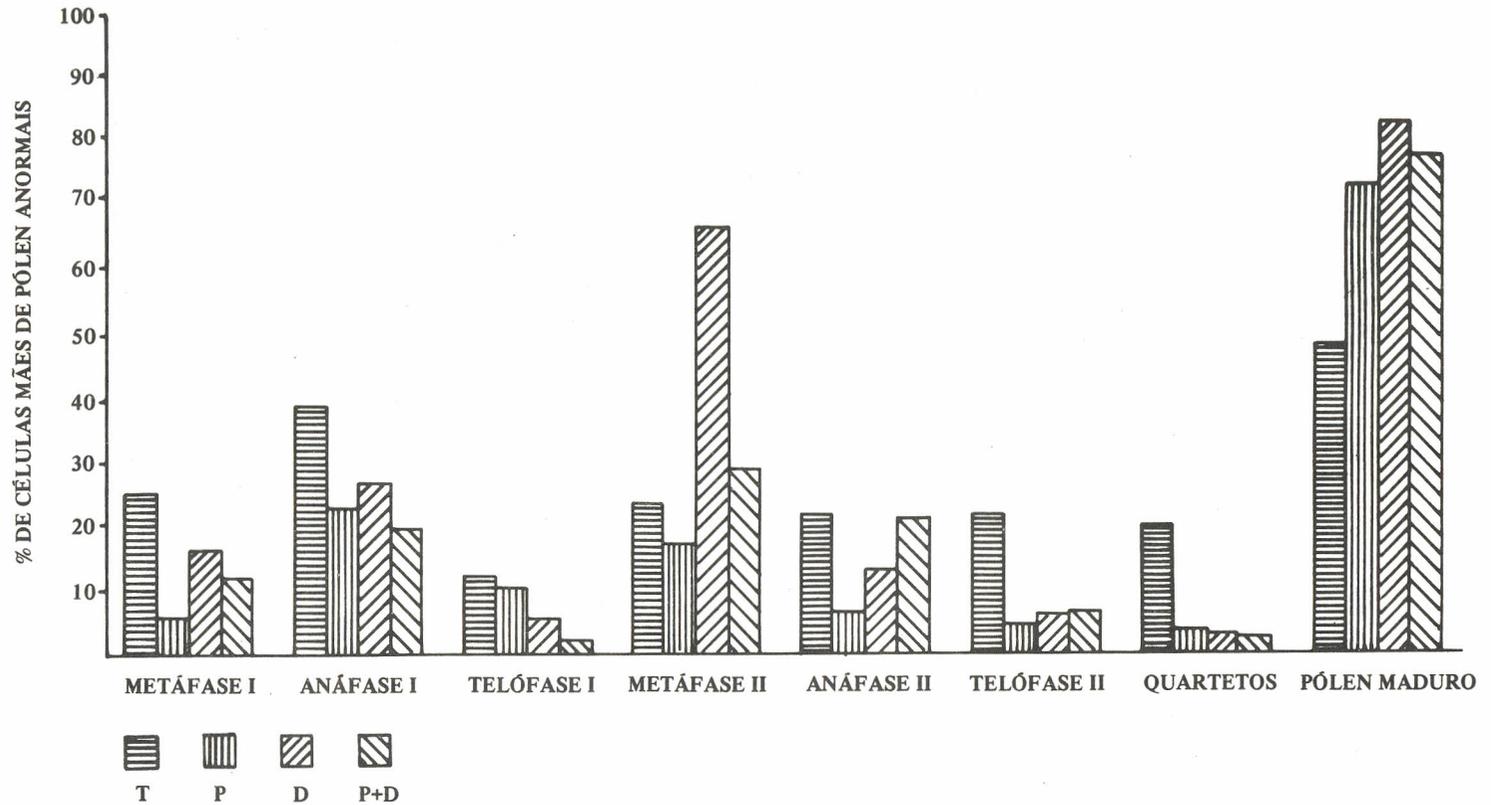


Figura 19 - Frequência de células mães de pólen e grãos de pólen maduros anormais em plantas de parcelas tratadas com inseticida (P), fungicidas (D), ambos (P+D) e controles (T).

Sereno e cols., 1981.

Tabela IV - Anormalidades de pólen observadas em plantas individuais, em espigas coletadas antes e após a inoculação de moléstias fúngicas e pulgões infectados com vírus do nanismo amarelo da cevada (VNAC).

	Nº da planta	Antes da inoculação (1ª coleta)		Após a inoculação (2ª coleta)	
		Total	% anormais	Total	% anormais
grão de pólen jovem	3384	1500	1,9	1000	3,5
	3387	2509	1,7	2548	30,7 e anteras vazias
	3391	2835	1,9	1558	8,5
	3404	1561	0,8	2368	82,3
	3407	3595	2,1	2677	40,3 e anteras vazias
grão de pólen maduro	3409	512	2,0	1308	80,3 e anteras vazias
	3384	1522	5,45	500	8,6

(Serenó *et al.*, 1981)

fragmentos, retardatários e pontes, além de separação precoce. Os fragmentos foram mais evidentes quando houve deficiência de P ou K.

A maioria dos solos do Sul do Brasil apresenta problemas de acidez excessiva. Tratando-se do efeito do pH no crescimento das plantas, deve-se considerar, além da ação direta dos íons hidrogênio, o seu efeito indireto, evidenciado através das mudanças que provocam na disponibilidade de elementos essenciais e não essenciais existentes no solo. Assim, nos solos ácidos, por exemplo, diminui a disponibilidade do fósforo e acumulam-se em altas concentrações o alumínio e o manganês (Malavolta *et al.*, 1976). Há unanimidade na literatura no que se refere ao fato de serem o alumínio e manganês os principais elementos que, quando acumulados exageradamente nos solos ácidos, causam danos às plantas. Estudos em trigo e soja, cultivados na região Sul mostraram uma relação mais clara para o excesso de alumínio e problemas de desenvolvimento das plantas do que, para excesso de manganês e os referidos problemas, nas condições de clima e solo desta região (Siqueira, 1980).

A acidez nociva, quando há alumínio livre no solo, causa, no trigo, o fenômeno denominado "crestamento", descrito por Paiva (1944). A sua sintomatologia foi

descrita por Araújo (1948): as plantas suscetíveis mostram desde problemas de fertilidade e crescimento até a morte em estádios iniciais de desenvolvimento. Clarkson (1965) associa a inibição da elongação radicular na cebola com o desaparecimento das divisões mitóticas. A toxidez de alumínio reduz a absorção de diversos nutrientes, principalmente fósforo e cálcio (Reid *et al.*, 1969). Não foram encontradas referências do papel deste elemento nos distúrbios meióticos em plantas.

Na nossa região torna-se, por isso, importante investigar se o alumínio afeta a divisão celular, embora em menor escala, mesmo nos genótipos considerados tolerantes. Num estudo preliminar a respeito foi avaliado o comportamento meiótico de linhas puras de trigo cultivadas em vasos com solo corrigido e não corrigido com calcário, de acordo com as recomendações feitas aos agricultores. Os resultados podem ser observados na Tabela 5 onde se verifica que as diferenças são significativas para aderências e micronúcleos, havendo maior incidência nas plantas que cresceram em solos com altos teores de alumínio trocável. Para a ocorrência de quebras, os resultados foram em sentido inverso. Outro experimento em fase de análise deverá esclarecer melhor a ação de doses crescentes de alumínio e sua interação com fósforo.

6. ESTUDOS DO PAPEL DO GENÓTIPO NA INSTABILIDADE MEIÓTICA

A meiose é um processo altamente integrado que se caracteriza por eventos que ocorrem ordenadamente (pareamento, recombinação, formação de quiasmas e disjunção) e que culminam com a redução do número cromossômico nos gametas. O sistema meiótico está sob controle genético, o que tem sido evidenciado por genes mutantes, cuja ocorrência tem sido registrada em animais e plantas e que afetam fases específicas da meiose.

Segundo Brown (1972) essencialmente todas as características da meiose, tais como pareamento pré-meiótico, sinapse, complexo sinaptonêmico, recombinação, cromossomos bivalentes, condensação cromossômica, não disjunção do centrômero na anáfase I, núcleos de restituição, intercinese sem duplicação do DNA, fusos bipolares normais e desenvolvimento partenogenético, parecem ser facilmente mutadas. A falta de pareamento, referida como assinapse ou dessinapse, indicando, respectivamente, não ocorrência ou não manutenção do pareamento é referida para grande número de espécies vegetais (revisão em Gottschalk *et al.*, 1974). No trigo, um gene dessináptico se comportou como um caráter mediano simples (Li *et al.*, 1945). A aderência entre cromossomos "stickness", também relacionada com um gene simples foi descrita para o milho (Beadle, 1932) e o trigo (Martini e Bozzini, 1965). Um gene recessivo (el) que causa a aparência desespiralizada dos cromossomos na anáfase meiótica foi também descrito por Rhoades e Dempsey (1966) para o milho. Myers e Powers (1938) e Semeniuk (1947) mostraram a ocorrência de diferenças herdáveis para a instabilidade meiótica, no trigo. A cultivar de trigo Mediterrâneo apresenta irregularidades tais como

Tabela V - Comportamento meiótico de células mães de pólen de linhas puras cultivadas em solo sem a correção recomendada para o alumínio tóxico (0 SMP) e com a correção recomendada (1 SMP) - cultivar Cotiporã.

		0 SMP	1 SMP	χ^2
Metafase I				
Univalentes Média	Média	4.2	2.8	0.796; 0.90 >P >0.75
Quebras	Média	5.9	9.8	3.412; 0.10 >P >0.05
Aderências	Média	65.2	43.7	31.200; P <0.01
Nº de Células estudadas		319	357	
Anafase I				
Pontes	Média	28.5	24.1	0.441; 0.75 >P >0.50
Quebras/Fragmentos	Média	6.5	18.5	8.290; P <0.01
Aderências	Média	42.6	1.8	32.543; P <0.01
Nº de Células estudadas		277	54	
Metafase II				
Aderências	Média	94.8	89.2	15.378; P <0.01
Nº de Células estudadas		800	546	
Quartetos				
Micronúcleo	Média	5.3	2.6	10.856; P <0.01
Nº de Quartetos estudados		900	800	
Nº de Plantas		13	8	

(Zanella, Zanettini e Moraes-Fernandes, não publicado).

Características dos solos utilizados: pH - 4,4 e 2,9 miliequivalentes de alumínio trocável (0 SMP); pH 5,5 e 0,2 miliequivalentes de alumínio trocável (1 SMP). Dados e solos fornecidos por J.R. Ben, CNPT-EMBRAPA, 1979.

falta de pareamento entre homólogos, ausência de formação das fibras do fuso e presença de micronúcleos. As irregularidades são transmitidas de geração a geração. Estudos de mapeamento genético mostraram que os cromossomos 6A e 6D estão envolvidos na transmissão das irregularidades (Fang, 1971; Liang *et al.*, 1972).

Com o objetivo de identificar a proporção devida ao genótipo na incidência das anormalidades cromossômicas, foram selecionadas progênies de plantas individuais coletadas no campo experimental do CNPT, cujo comportamento meiótico foi

avaliado, no que se refere ao pareamento e ocorrência de quebras cromossômicas. Estas progênies foram plantadas na casa de vegetação, em caixas com solo uniforme e esterilizado, de modo a minimizar as diferenças ambientais e efetuada nova análise meiótica em oito delas. Esta análise mostrou um alto e significativo valor de correlação entre os resultados obtidos para as plantas mães, comparados com as médias obtidas para cada progênie no que se refere à ocorrência de univalentes ($r = 0,87$; $P < 0,001$). Já em relação a quebras cromossômicas, o valor de correlação foi baixo ($r = 0,33$, não significativa (Moraes-Fernandes, 1982b).

Se for aceita a hipótese de que, para uma característica sem nenhuma influência ambiental deve-se ter um valor de r igual a 1, quando ela for avaliada em ambientes distintos, os resultados acima mostram que o pareamento e, conseqüentemente, a ocorrência de univalentes tem uma preponderante influência genotípica; já a ocorrência de quebras sofre muito maior ação ambiental, sendo muito mais reduzida sob condições controladas. Falcão *et al.* (1981) encontraram também altas correlações entre as gerações, em triticales, para o pareamento. Zanettini *et al.* (1983) avaliaram diversas características meióticas comparando plantas mães cultivadas em Brasília com as médias de suas progênies em diversos locais com resultados semelhantes, embora não tenham encontrado correlações tão elevadas para o pareamento ($r = 0,48$ não significativo), possivelmente por terem sido reunidos os dados de diversos locais para cada progênie, o que pode ter mascarado, em parte, a avaliação.

Quando foi avaliada a genealogia de cultivares em uso no CNPT, das quais tinha sido determinado o Índice Meiótico de Love (1951), isto é, a percentagem de quartetos de pólen normais, verificou-se que a grande maioria das cultivares instáveis tinha germiplasma mexicano. É possível que a cultivar Norin 10, fonte de genes de nanismo do material do CIMMYT possa também ter transmitido os genes de instabilidade já que há referências de anomalias de comportamento meiótico nesta cultivar. É válido supor que as condições ambientais estressantes do Sul do Brasil, tanto climáticas como fitopatológicas, associadas aos desequilíbrios nutricionais causados pelos elementos tóxicos do solo, principalmente o alumínio, maximizem o problema. Darlington (1956) já referiu que os genes mutantes seriam mais sensíveis a flutuações ambientais.

7. ESTUDO DO EFEITO DAS ANOMALIAS CROMOSSÔMICAS SOBRE A FERTILIDADE

É bastante conhecido que os organismos, de modo geral, suportam pouca variação no seu genoma. No caso do trigo, uma cultura cujo produto econômico é a semente, é de se esperar que problemas meióticos afetem a sua produtividade. Por outro lado, pela sua condição hexaplóide, o trigo poderá tolerar desequilíbrios cromossômicos mais drásticos do que uma espécie diplóide. Os dados da literatura são contraditórios: quando as plantas afetadas são avaliadas não foi encontrada relação entre fer-

tilidade e aberrações em trigo (Del Duca, 1976) e triticales (Merker, 1971); entretanto, as progênies das plantas afetadas mostraram menor fertilidade quando comparadas com as progênies de plantas normais em trigo (Powers, 1932) e triticales (Falcão *et al.*, 1981).

Para verificar a existência da relação entre fertilidade e instabilidade, nas condições locais, foi realizado um experimento no CNPT onde foram inicialmente selecionadas plantas estáveis e instáveis, em três cultivares, usando como critério diversos parâmetros meióticos: foram consideradas estáveis as plantas que apresentaram células mães de pólen sem problemas de pareamento, sem quebras cromossômicas, sem pontes anafásicas e que tiveram Índice Meiótico Superior a 95 (Tabela 6). No ano seguinte foram plantadas lado a lado as progênies estáveis e instáveis de cada cultivar, ensacadas meta-

Tabela VI - Frequências médias de células mães de pólen apresentando as características meióticas indicadas e frequências de plantas estáveis selecionadas pelos critérios mencionados no texto.

Células mães de pólen com	IAS 55	Londrina	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 ^o)	44	24	28
Plantas estáveis selecionadas	50%	58%	39%
Total CMP estudadas	17.546	6.495	7.592

Moraes-Fernandes (1982b).

de das espigas para evitar eventual fertilização cruzada e comparada a fertilidade entre as progênies. Como os outros fatores relacionados com a fertilidade deveriam ser idênticos dentro da cultivar, já que o trigo é uma planta de autofecundação, as variações porventura encontradas entre as progênies estáveis e instáveis só poderiam ser atribuídas ao comportamento cromossômico. Os resultados obtidos estão apresentados na Tabela VII, onde se pode verificar que a menor fertilidade das progênies das plantas

Tabela VII - Fertilidade das espigas de progênies de plantas estáveis e instáveis com polinização livre e autofecundação.

		Estáveis				Instáveis				χ^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	Sem ensacamento	318	81%	6	9	204	54%	3	6	41,66; P < 0,001
	Com ensacamento	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 > 0,001
	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, 1982b).

instáveis foi estatisticamente significativa, tanto nas espigas com polinização livre, como quando a autofecundação foi obrigatória (sem e com ensacamento) (Moraes-Fernandes, 1982b).

Para explicar estes e outros resultados da literatura, os quais mostram que a influência da instabilidade na fertilidade pode ser evidenciada mais facilmente através da comparação de progênies (Powers, 1932; Falcão, 1981) do que diretamente das plantas afetadas (Merker, 1971 e Del Duca, 1976), duas interpretações alternativas podem ser sugeridas: 1) as anormalidades cromossômicas aqui observadas, que podem levar a deficiências genéticas incluem, além da falta de pareamento eventual, já demonstrada como responsável por plantas aneuplóides, a ocorrência de deficiências de segmentos menores (Fig. 10), por quebras. Se os genes localizados nestes pequenos segmentos perdidos não estiverem relacionados com funções vitais para o desenvolvimento do pólen ou da semente, não deverão afetar a viabilidade do portador. Já na descendência de plantas instáveis, no entanto, existe uma possibilidade maior de se evidenciar a sua falta já que, em algum momento, desde a formação do embrião até o indivíduo adulto, os genes ausentes deverão ser solicitados e sua falta poderá se refletir em maior ou menor grau na fertilidade; 2) a outra alternativa seria a de que a instabilidade afetasse somente um dos gametas de modo que os grãos formados seriam heterozigotos para as deficiências cromossômicas, o que não afetaria a fertilidade. Nas progênies das plantas instáveis, por autofecundação, as deficiências entrariam em homozigose numa certa proporção de zigotos, tornando evidente a esterilidade.

8. A IMPORTÂNCIA DA INSTABILIDADE MEIÓTICA NOS PROGRAMAS DE MELHORAMENTO

Como a análise de todo o processo meiótico é demorada e difícil, Love (1949) sugeriu o uso do já mencionado "Índice Meiótico", que representa a percentagem de quartetos de pólen normais, como um indicador da regularidade meiótica. Do ponto de vista prático, e de acordo com sua experiência como melhorista, o autor sugeriu que plantas com índices inferiores a 90 trariam problemas quando usadas em cruzamentos. Outros pesquisadores relataram ser mais rigorosos quanto ao nível de regularidade meiótica preconizado como importante (Jensen, 1965).

Em diversos países, para o preenchimento das exigências de pureza varietal, a regularidade meiótica teria que ser praticamente perfeita. Mas, por outro lado, vários pesquisadores de países como a França, Alemanha, Inglaterra e Canadá, relatam que a elevada proporção de anomalias citológicas aqui observadas não ocorrem nas cultivares utilizadas em suas instituições.

O primeiro estudo sobre o comportamento meiótico dos trigos brasileiros foi o de Love (1951) que encontrou, em 19 cultivares estudadas, 33% de plantas com índices meióticos inferiores a 90. Já na Argentina, Saura (1957) encontrou apenas 3%

de plantas abaixo deste limite em uma amostra de cultivares. Del Duca (1976) analisou 17 cultivares brasileiras encontrando 34% de plantas com índices inferiores ao mencionado. Estes resultados indicariam não ter havido uma melhora significativa no nível de estabilidade nas cultivares lançadas depois de 1951. Os procedimentos utilizados pelos programas de melhoramento não teriam sido suficientes para eliminar a instabilidade. Outro estudo (Moraes-Fernandes, 1982b) realizado em 1779 plantas pertencentes a 97 cultivares avaliadas no CNPT entre os anos de 1976 a 1980 mostrou 10% de plantas com índices inferiores a 90. Por outro lado, se for considerado que, numa amostra de cerca de 20 plantas por cultivar, 2 plantas instáveis seja um limite razoável de tolerância (10%) 40% das 117 cultivares avaliadas no CNPT até 1983 apresentam instabilidade igual ou superior a este limite (Moraes-Fernandes, não publicado).

A alta ocorrência de instabilidade poderia estar relacionada com maior ou menor rigor na eliminação, pelos melhoristas, das linhagens desuniformes. Já foi bastante estudada a relação entre a falta de uniformidade e a instabilidade cromossômica. Extensos dados da literatura mostram que a ocorrência de aneuploidias, que são as mutações cromossômicas mais freqüentemente descritas e melhor estudadas no trigo, resultam de falhas meióticas e são um dos fatores, além das misturas mecânicas e cruzamentos naturais, responsáveis pela desuniformidade varietal (Jensen, 1965). Como não existem no Brasil exigências rígidas de pureza varietal, as novas cultivares não sofrem um processo de seleção tão rigoroso para uniformidade como em outros países, o que poderia explicar, em parte, a elevada incidência de anormalidades meióticas em algumas delas. Mas é evidente que a maioria das cultivares com germoplasma de origem mexicana têm maior suscetibilidade às aberrações, possivelmente interagindo com fatores climáticos, doenças fúngicas e viróticas, além do estresse de alumínio e/ou outros elementos do solo.

Do ponto de vista genético, duas hipóteses podem explicar a instabilidade: 1) a cultivar seria geneticamente uniforme para a suscetibilidade às condições ambientais desencadeadoras de instabilidade, mas a penetrância da instabilidade seria incompleta, o que explicaria as freqüências variáveis de plantas instáveis; 2) alternativamente, poderia ocorrer heterogeneidade genética em relação à suscetibilidade às aberrações, o que possibilitaria a seleção de progênies estáveis dentro de variedades instáveis. As tentativas de seleção de progênies estáveis dentro de cultivares instáveis mostrou-se, em geral, inconsistente, indicando ser a primeira hipótese a mais provável. Assim, 65 progênies foram estabelecidas a partir de plantas estáveis selecionadas em 38 cultivares com mais de 10% de plantas instáveis, entre os anos de 1978 a 1983, no CNPT; em 18 delas a instabilidade reapareceu no primeiro ano após a seleção, em proporções elevadas. Algumas das que não mostraram instabilidade no primeiro ano e que foram indicadas para o bloco de cruzamento, em uma reavaliação citológica apresentaram elevada proporção de plantas instáveis.

Uma das interpretações para a ocorrência de tais níveis de aberrações em al-

gumas cultivares pode estar relacionada com a quebra do equilíbrio genético do pareamento meiótico após os cruzamentos realizados nos programas de melhoramento. O trigo, por ser uma planta de autofecundação, deve ter exposto à seleção natural, combinações homocigotas que teriam sido estabelecidas ao longo de sua história evolutiva. A quebra dessas ligações pela intensidade de cruzamentos artificiais dos programas de melhoramento poderia explicar a elevada taxa de anomalias em alguns genótipos particulares (Riley, 1965).

Em relação ao melhoramento varietal, a instabilidade meiótica coloca um dilema: as cultivares utilizadas nos cruzamentos o são por suas boas características agrônomicas. A não utilização das mesmas limitaria o germoplasma disponível. Por outro, a introdução de genes para instabilidade prejudica, no mínimo, a homogeneidade das futuras cultivares. A transmissão regular das características de uma para outra geração fica afetada. A tendência será de haver um aumento teórico gradual de tipos aberrantes, já que a instabilidade é, geralmente, recorrente (Jensen, 1965). A intensidade desse aumento dependerá de fatores intrínsecos a cada cultivar e a instabilidade poderá ocasionar e/ou acelerar a deterioração varietal.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AL'TERGOT, V.F., MORDKOUVICH, S.S., FADEEVA, L.G. (1978). Heat damage of spring wheat. *Fisiol. Biokhim. Kul. Rast.*, 10: 451-6.
- ANDERSSON, E. (1980). Temperatura - conditioned irregularities in pollen mother cells of *Picea abies* (L.) Karst. *Hereditas*, 92: 27-35.
- ARAÚJO, J.E.G. (1948). A reação do solo e sua possível influência no crestamento do trigo. *AGROS I*: 81-94.
- BAYLISS, M.W. & RILEY, R. (1972). An analysis of temperature - dependent asynapsis in *Triticum aestivum*. *Genet. Res.*, 20: 193-212.
- BEADLE, G.W. (1932). A gene for sticky chromosomes in *Zea mays*. *Zeits. Ind. Abst. Vererb.*, 63: 195-217.
- BENNETT, M.D. (1977). The time and duration of meiosis. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B.*, 277: 201-26.
- BENNETT, M.D.; FINCH, R.A. & BARCLAY, I.R. (1976). The time rate and mechanism of chromosome elimination in *Hordeum* hybrids. *Chromosoma*, 54: 175-200.
- BENNETT, M.D. & REES, H. (1969). Induced and developmental variation in chromosomes of meristematic cells. *Chromosoma*, 27: 226-44.
- BENNETT, M.D. & REES, H. (1970). Induced variation in chiasma frequency in rye in response to phosphate treatments. *Genet. Res.*, 16: 325-31.
- BENNETT, M.D., SMITH, J.B. & KEMBLE, R. (1972). The effect of temperature on meiosis and pollen development in wheat and rye. *Con. J. Genet. Cytol.*, 14: 615-624.

- BENNETT, M.D.; SMITH, J.B.; SIMPSON, S. & WELLS, B. (1979). Intranuclear fibrillar material in cereal pollen mother cells. *Chromosoma*, 71: 289-332.
- BODANESE, M.H. (1975). *Comportamento meiótico em cultivares de trigo (Frocor e Lagoa Vermelha) submetidas a condições ambientais e experimentais de temperatura*. Master Thesis. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 100.
- BODANESE-ZANETTINI, M.H.; MORAES-FERNANDES, M.I.B.; SALZANO, F.M. (1979). Cytogenetic studies in two Brazilian wheat cultivars under natural and controlled temperature conditions. *R. Brasil. Biol.*, 39: 551-7.
- BROWN, W.V. (1972). *Textbook of cytogenetics*. The C.V. Mosby Company, Saint Louis, 346.
- BOYD, W.J.R.; SISODIA, N.S.; LARTER, E.N. (1970). A comparative study of the cytological and reproductive behaviour of wheat and triticale subjected to two temperature regimes. *Euphytica*, 19: 490-7.
- CARPENTER, A.T.C. (1979). Recombination nodules and synaptonemal complex in recombination-defective females of *Drosophila melanogaster*. *Chromosoma*, 75: 259-92.
- CARNAHAN, H.L. and HILL, H.D. (1961). Cytology and genetics of forage grasses. *Bot. Rev.*, 27.
- CHIRA, E. (1964). Influence of the temperature on the course of meiosis in *Taxus baccata* L. pollen mother cells. *Biológia*, 19: 235-44.
- CHIRA, E. (1965). On some biological questions concerning *Picea excelsa* (Lam.) Link. pollen. *Biológia*, 20: 641-53.
- CHAR, M.B.S. & SHANTAMMA, C. (1976). Chromosomal aberrations by *Aspergillus* spores. *Naturwissenschaften*, 63: 389.
- CLARKSON, D.T. (1965). The effect of aluminum and some other trivalent metal cations on cell division in the root apices of *Allium cepa*. *Ann. Bot.*, 29(114): 309-315.
- DAS, B.K. & SEN, S.P. (1976). The effect of deficiency of N, P and K on wheat and rice chromosomes. *Nucleus*, 19: 163-6.
- DARLINGTON, C.D. (1956). *Chromosome Botany*. George Allen and Unwin Ltd., London.
- DEL DUCA, L.J.A. (1976). *Índices meióticos em trigos brasileiros e estudos comparativos entre comportamento citológico, fatores ambientais e componentes de produção*. Masters Thesis, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 239.
- DEL DUCA, L.J.A. & MORAES-FERNANDES, M.I.B. (1980). Meiotic instability in some Brazilian common wheat cultivars. *Cereal Res. Commun.*, 8: 619-25.

- DOROFFEV, V.F. (1975). Evaluation of material for frost and drought resistance in wheat breeding. In: FRANKEL, O.H. & HAWKES, J.G. *Crop genetic resources for today and tomorrow*. Cambridge University Press, Cambridge, 211-22.
- ERIKSSON, G.; EKBERG, I.; JONSSON, A. (1970). Meiotic investigations in pollen mother cells of Norway spruce cultivated in a plastic green house. *Hereditas*, 66: 1-20.
- FALCÃO, T.M.M.A.; MORAES-FERNANDES, M.I.B. DE & ZANETTINI, M.H.B. (1981). Genotypic and environmental effect on meiotic behavior and the influence of chromosomal abnormalities on fertility of hexaploid triticale (X *Triticosecale* Wittmack). *Rev. Bras. Genet.*, 4(4): 611-24.
- FANG, J.S. (1971). Location of genes pairing instability of chromosomes of *Triticum aestivum* L. em Thell. variety Mediterranean, determined by a study of crosses with the series of monosomics in variety Wichita. Ph. D. Dissertation, Kansas State University, Manhattan, Kansas (Citado por Liang *et al.*, 1972).
- FEDAK, G. (1973). Increased chiasma frequency in desynaptic barley in response to phosphate treatments. *Can. J. Genet. Cytol.*, 15: 647-649.
- FU, T.K. & SEARS, E.R. (1973). The relationship between chiasmata and crossing over in *Triticum aestivum*. *Genetics*, 75: 231-46.
- GILL, C.C. & CHONG, J. (1976). Differences in Cellular Ultrastructural Alterations between variants of Barley Yellow Dwarf Virus. *Virology*, 75: 33-47.
- GOMES, E.P.; SOUSA, C.N.A.; DOTTO, S.R.; BAIER, A.C. & AMBROSI, I. (1974). Avaliação preliminar de 33 Seleções de Variedade de trigo IAS 54. In: REUNIÃO ANUAL CONJUNTA DE PESQUISA DE TRIGO, 6, Porto Alegre, RS, 1974. *Pesquisa com trigo na Estação Experimental de Passo Fundo*. IPEAS/EEPF, Passo Fundo, 77-82.
- GOTTSCHALK, W. *et al.* (1974). The genetic control of microporogenesis in higher plants. *Nucleus*, 17: 133-166.
- GUERRA FILHO, M. DOS S. (1975). *Estudos de cromossomos somáticos em trigo*. Master Thesis. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 71.
- GUERRA FILHO, M.S. & MORAES-FERNANDES, M.I.B. (1977). Somatic instability in the Brazilian semi-dwarf wheat IAS 54. *Can. J. Genet. Cytol.*, 19: 225-30.
- HO, K.M. & KASHA, K.J. (1975). Genetic control of chromosome elimination during haploid formation in barley. *Genetics*, 81: 263-75.
- HOLM, P.B. (1977). The premeiotic DNA replication of euchromatin and heterochromatin in *Lilium longiflorum* (Thumb.) *Carlsberg Res. Commun.*, 42: 249-81.
- HOLLIDAY, R. (1964). A mechanism for gene conversion in fungi. *Genet. Res.*, 5: 282-304.
- HUMPHREYS, M.W. (1978). Chromosome instability in *Hordeum vulgare* x *H. bulbosum* hybrids. *Chromosoma*, 65: 301-7.

- JAIN, H.K. & RANA, R.S. (1963). Temperature sensitivity of chromosome in diploid and polyploid species of wheat. *Nature*, 200: 499-500.
- JENSEN, N.F. (1965). Population variability in small grains. *Agron. J.*, 57: 153-62.
- KOHARA, H. & LILIENFELD, F. (1934). Kerneinwanderung und bildung syndiploider pollennutterzellen bei dem F₁ bastard *Triticum aegilopoides* x *Aegilops squarrosa*. *Jap. J. Genet.*, 10: 1-28 (Citado por Sarvella, 1958).
- LI, H.W.; PAO, W.K. & LI, C.H. (1945). Desynapsis in common wheat. *Amer. J. Bot.*, 32: 92-101.
- LIANG, G.H.; DEYOE, C. & GEN, H. (1972). Genetic control of meiotic irregularities in Mediterranean wheat. *J. Hered.*, 63(5): 271-4.
- LILLY, L.J. (1965). Induction of chromosome aberrations by aflatoxin. *Nature*, 207: 433-4.
- LINDE-LAURSEN, I. & SIDDIQUI, K.A. (1974). Triploidy and aneuploidy in virus infected wheat. *Triticum aestivum*. *Hereditas*, 76: 152-4.
- LOVE, R.M. (1949). La citologia como ayuda practica al mejoramiento de los cereales. *Rev. Argent. Agron.*, 16: 1-13.
- LOVE, R.M. (1951). Varietal differences in meiotic chromosome behavior of Brazilian wheats. *Agron. J.*, 43: 2-6.
- MAAN, S.S. & McCracken, E.U. (1968). Meiotic instability of common wheat strains derived from *Triticum timopheevi* Zhuk. crosses. *Euphytica*, Wageningen, 17: 445-50.
- McClintock, B. (1941). The stability of broken ends of chromosomes in *Zea mays*. *Genetics*, 26: 386-397.
- McKEY, J. (1954). Neutron and X rays experiments in wheat and a revision of spel-toid problem. *Hereditas*, 40: 65-180.
- MALAVOLTA, E.H.P.; HAAG, F.A.I.; DE MELLO & BRASIL SOBRINHO, M.O.C. (1976). *Nutrição mineral e adubação de plantas cultivadas*. Liv. Pioneira, 727.
- MARTINI, G. & BOZZINI, A. (1965). Analisi di un mutante "sticky" in dotto da radiazioni in frumento duro cappelli. *Genet. Agr.*, 19: 184-194 (Cit. por Mehra & Rai, 1970).
- MERKER, A. (1971). Cytogenetic investigations in hexaploid Triticale. I. Meiosis, aneuploidy and fertility. *Hereditas*, 68: 281-90.
- MOORHEAD, P.S. & SAKSELA, E. (1963). Non-Random Chromosomal Aberrations in SV 40 - Transformed Human Cells. *J. Cell Comp. Physiol.*, 62: 57-83.
- MORAES-FERNANDES, M.I.B. DE (1982a). Citogenética. *Trigo no Brasil*. (Fundação Cargill), Campinas, 1982. V. 1, cap. 4, 95-143.
- MORAES-FERNANDES, M.I.B. DE. (1982b). Estudo da Instabilidade Meiótica em Cultivares de Trigo. Efeito genotípico, Relação com Fertilidade e Seleção de Plantas Estáveis. *Pes. Agropec. Bras.*, 17(8): 1177-1191.

- MYERS, W.M. & POWERS, L. (1938). Meiotic instability as an inherited character in varieties of *Triticum aestivum*. *J. Agric. Res.*, 56(6): 441-52.
- NARAIN, P. (1980). Chromosomal mosaicism in microsporocytes of Gloriosa. *Cytologia*, 45: 271-9.
- NICHOLS, W.W. (1970). Virus-induced chromosome abnormalities. *Ann. Rev. Microbiol.*, 24: 479-500.
- NORPPA, H.; PENTTILA, M.; SORSA, M.; HINTIKKA, E.L. & ILUS, T. (1980). Mycotoxin T-2 of *Fusarium tricinctum* and chromosome changes in Chinese hamster bone marrow. *Hereditas*, 93: 329-32.
- PACCAPELO, H.A. (s.d.). Índices meióticos en trigo pan con y sin germoplasma de origen mejicano. Master Thesis, INTA/UNR, Buenos Aires, 97.
- PAIVA, V.O. (1944). Selection and fertilization. In: *Plant adaptation to mineral stress in problem soils*. Wright, Beltsville Carnell University Agricultural Experimental Station, 401-7.
- POWERS, L. (1932). Cytological and genetic studies of variability of strains of wheat derived from interspecific crosses. *J. Agr. Res.*, 44(11): 797-831.
- RAJ, A.S. (1969). Meiotic studies of wheat streak mosaic resistance in *Agroticum* hybrids. *J. Hered.*, 60: 27-33.
- RASMUSSEN, S.W. & HOLM, P.B. (1980). Mechanics of meiosis. *Hereditas*, 93: 187-216.
- REIB, J. (1975). Mycotoxin posironing of *Allium cepa* root tips II. Reduction of mitotic index and formation of chromosomal aberrations and cytological abnormalities by patulin rubratoxin B and diacetoxyscirpenol. *Cytologia*, 40: 703-708.
- REID, D.A.; JONES, G.D.; ARMIGER, W.H.; FOY, C.D.; KOCK, E.J. & STARLING, T.M. (1969). Differential alluminum tolerance of winterbarley varieties and selection in associated green house and field experiments. *Agron. J.*, 61(2): 218-222.
- RHOADES, M.M. & DEMPSEY, E. (1966). Induction of chromosome doubling at meiosis by the elongate gene in maize. *Genetics*, 54: 505-522.
- RILEY, R. (1966). Genotype-environmental interaction affecting chiasma frequency in *Triticum aestivum*. *Chromosomes Today*, 1: 57-65.
- RILEY, R.; CHAPMAN, V.; YOUNG, R.M. & BELFIELD, A.M. (1966). Control of meiotic chromosome pairing by the chromosomes of homoeologous group 5 of *Triticum aestivum*. *Nature*, 212: 1475-7.
- RILEY, R. & KIMBER, G. (1961). Aneuploids and the cytogenetic structure of wheat varietal populations. *Heredity*, 16: 275-90.
- RILEY, R. & LAW, C.N. (1956). Genetic variation in chromosome pairing. *Adv. Genet.*, 13: 57-117.
- SACHS, L. (1952). Chromosome mosaics in experimental amphiploids in the Triticinae. *Heredity*, 6: 157-70.

- SANDFAER, J. (1973). Barley stripe mosaic virus and the frequency of triploids and aneuploids in barley. *Genetics*, 73: 597-603. (Citado por Linde-Laursen & Siddiqui, 1974).
- SAURA, F. (1957). El Índice Meiótico de trigos argentinos y su valor fitotécnico. *Rev. Fac. Agron. Vet.*, 14(1): 76-84.
- SEARS, E.R. (1966). Nullisomic-Tetrasomic Combinations in Hexaploid Wheat. *Chromosome Manipulations and Plant Genetics*, 29-45. (Riley, R.; Lewis, K.R., Eds., Suppl. to Heredity, Oliver & Boyd), Edinburg, 123.
- SEMENIUK, K.W. (1947). Chromosomal stability in certain rust resistant derivatives from a *T. vulgare* x *T. timopheevi* cross. *Sci. Agric.*, 27: 7-20.
- SERENO, M.J.C.M. (1978). *Estudo do comportamento meiótico e pólen da cultivar C 15 (Cinquentenário) submetida a defensivos, doenças e pragas*. Master Thesis. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 106.
- SERENO, M.J.C. de M.; MORAES-FERNANDES, M.I.B. DE & ZANETTINI, M.H.B. (1981). Effects of pesticides, fungal diseases and pests on the meiotic behavior of wheat. *Rev. Bras. Gen.*, 4(4): 593-609.
- SHAW, D.D. (1974). Genetic and environmental components of chiasma control. *Chromosoma*, 46: 365-74.
- SIQUEIRA, O.J.F. DE (1980). Response of soybeans and wheat to limestone application on acid soils in Rio Grande do Sul, Brazil. Iowa State University, Ames, 224. Ph. D. Thesis.
- SISODIA, N.S.; LARTER, E.N. & BOYD, W.J.R. (1970). Effect of planting date on the meiotic reproductive behavior of hexaploid Triticale. *Crop. Sci.*, 10: 543-5.
- STEFFENSEN, D. (1953). Induction of chromosome breakage at meiosis by a magnesium deficiency in *Tradescantia*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 39: 613-20.
- STERN, H. & HOTTA, Y. (1977). Biochemistry of meiosis. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B.*, 277: 277-94.
- STERN, H. & HOTTA, Y. (1978). Regulatory mechanisms in meiotic crossing over. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 29: 415-36.
- STERN, H.; WESTERGAARD, M. & WETTSTEIN, D. Von. (1975). Presynaptic events in meiocytes of *Lilium longiflorum* and their relation to crossing-over: a preselection hypothesis. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 72: 961-5.
- SYBENGA, J. (1975). Meiotic configurations; a source of information for estimating genetic parameters. Springer-Verlag, Berlin, 251.
- URICH, M.A. & HEYNE, E.G. (1968). Genetic instability of Ottawa wheat (*Triticum aestivum* L.). *Crop. Sci.*, 8: 740-3.
- UTKHEDE, R.S. & JAIN, H.K. (1970). Contribution of different genomes to adaptability in wheat. *Ind. J. Genet. Pl. Breed.*, 30: 451-61.
- UTKHEDE, R.S. & JAIN, H.K. (1974). Temperature induced condition of univalence in wheat. *Cytologia*, 39: 791-9.

- WATANABE, Y. (1961). Studies on the cytological instabilities of common wheat. *Tohoku Agric. Exp. Stn. Res. Bull.*, 23: 69-152.
- WATANABE, Y. (1962). Meiotic abnormalities observed in some varieties of common wheat and occurrence of aneuploids. *Seiken Zihô*, 13: 125-30.
- Whitehouse, H.L.K. (1963). A theory of crossing-over by means of hybrids dextrynucleic acid. *Nature*, 199: 1034-40.
- WOLAMN, S.R.; HIRSCHHORN, K. & TODARO, G.J. (1964). Early Chromosomal Changes in SV 40 - Infected Human Fibroblast Cultures. *Cytogenetics*, 3: 45-61.
- YAMASHITA, K. (1937). Uber eine diplo-tetraploide chimare bei *Triticum*. *Cytologia Fujii Jub.*, vol. 1062-9. (Citado por Sarvella, 1958).
- ZANETTINI, M.H.B. (1982). *Comportamento meiótico em cultivares de trigo submetidas a diferentes condições ambientais*. Ph. D. Thesis Genética, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 213.
- ZANETTINI, M.H.B.; MORAES-FENRANDES, M.I.B. & SALZANO, F.M. (1979). Cytogenetic studies in two Brazilian wheat cultivars under natural and controlled temperature conditions. *Rev. Bras. Biol.*, 39(3): 551-557.
- ZANETTINI, M.H.B.; MORAES-FERNANDES, M.I.B. & SALZANO, F.M. (1983). Genetic and Environmental Effects on the Frequency of Meiotic Disturbances in Wheat. *Rev. Bras. Genet.*, 6(1): 13-57.

AGRADECIMENTOS

A maioria dos resultados aqui relatados fazem parte de trabalhos desenvolvidos em conjunto pelo Departamento de Genética, pelo Curso de pós-Graduação em Genética da Universidade Federal do Rio Grande do Sul e pelo Centro Nacional de Pesquisa de Trigo da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, "EMBRAPA".

Os autores agradecem o suporte financeiro recebido em várias etapas dos trabalhos, da "Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio Grande do Sul", do "Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico", da "Ação Moageira para Fomento ao Trigo Nacional", da "Camara Especial de Pesquisa e Pós-Graduação da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, da "Coordenação do Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior", e o apoio do "Centro Nacional de Pesquisa do Cerrado" e do "Instituto de Pesquisas Agronômicas do Estado do Rio Grande do Sul". Agradecem também a colaboração em alguns experimentos, dos pesquisadores Ana M.O. Saccett, F.I. Carvalho, V. Caetano e A.C. Baier; o auxílio em algumas análises estatísticas de J.C. Ignazak, R. Markus, Elsa Mundstock e J. Riboldi; o auxílio na

coleta, preparo e análise citológica dos técnicos de laboratório Neiva F. Simões e Gelsi Galon e dos laboratoristas Floriano Zart, Claricio Machado e Sergio Cornelius e, com especial ênfase, o apoio, disponibilidade para discussão e auxílio na redação de alguns trabalhos do Dr. Francisco Mauro Salzano.