

A APOMIXIA NO MELHORAMENTO DE PLANTAS

APOMIXIS IN PLANT BREEDING

Renata Pereira da Cruz¹ Luiz Carlos Federizzi² Sandra Cristina Kothe Milach³

- REVISÃO BIBLIOGRÁFICA -

RESUMO

A apomixia, sinônimo de formação assexual da semente, é apresentada como uma valiosa ferramenta no melhoramento de plantas. Os tipos de apomixia existentes, as vantagens e desvantagens de sua utilização no melhoramento e sua base genética são relatados. Finalmente, sua manipulação no melhoramento de espécies apomíticas é discutida, assim como sua introdução no melhoramento de espécies não-apomíticas.

Palavras-chave: *apomixia, reprodução assexual, base genética, melhoramento de plantas.*

SUMMARY

Apomixis, synonymous of assexual seed formation, is presented as a valuable tool in plant breeding. Existing apomictic types, advantages and disadvantages of its use in breeding and its genetic basis are related. Finally, its manipulation in breeding of apomictic crops as well as its introduction in non-apomictic crops breeding is discussed.

Key words: *apomixis, assexual reproduction, genetic basis, plant breeding.*

INTRODUÇÃO

A maioria das plantas superiores se reproduz sexualmente através da união de um gameta feminino (célula-ovo) com um gameta masculino

(núcleo espermático). Neste processo, a meiose, responsável pela redução no número cromossômico dos gametas, seguida da fertilização, propiciam a recombinação gênica e a conseqüente liberação de variabilidade genética. Em muitas espécies de plantas, porém, a meiose e a fertilização não estão envolvidas na formação da semente; esta é formada por um processo assexual denominado apomixia, e a progênie destas plantas é, então, constituída por réplicas exatas da planta mãe.

O termo apomixia no seu sentido mais amplo significa “longe do ato da mistura”, pois apo quer dizer “longe de “ e mixia, “mistura” (Winkler apud ASKER & JERLING, 1992); é sinônimo de formação assexual da semente ou agamospermia (ASKER & JERLING, 1992). Para KOLTUNOW (1993), o processo apomítico mimetiza muitos dos eventos da reprodução sexual e dá origem a sementes férteis. Este mesmo autor diz que uma importante diferença entre o embrião apomítico e o zigótico é o fato de que o primeiro é derivado somente das células do tecido do óvulo materno enquanto que o segundo é derivado da fusão de um gameta masculino com um gameta feminino.

A apomixia é um fenômeno comum nas angiospermas, já tendo sido constatada em mais ou menos 300 espécies incluídas em 95 gêneros de 35

¹Engenheiro Agrônomo, Mestre, Aluna de doutorado no CPG Fitotecnia, Departamento de Plantas de Lavoura (DPL), Faculdade de Agronomia (FA), Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Av. Bento Gonçalves, 7712, Caixa Postal 776, 91501-970 - Porto Alegre, RS. Autor para correspondência.

²Engenheiro Agrônomo, PhD., Professor Titular, DPL, FA, UFRGS.

³Engenheiro Agrônomo, PhD., Professor Adjunto, DPL, FA, UFRGS.

famílias de monocotiledôneas e dicotiledôneas. Dentre as famílias de angiospermas as que se caracterizam por uma maior frequência de apomixia são as famílias Gramineae (Poaceae), Compositae e Rosaceae (Nygren *apud* BROWN & EMERY, 1958; MARSHALL & BROWN, 1981). Contudo, apesar de sua ampla ocorrência, o número de espécies cultivadas que apresentam apomixia estável é muito modesto. Dentre estas estão inúmeras espécies de gramíneas forrageiras como *Brachiaria decumbens*, *Panicum maximum*, *Paspalum dilatatum*, *Poa pratensis* entre outras; algumas espécies de Rosáceas como *Malus spp.*; e espécies de Rutáceas como *Citrus spp.* (ASKER & JERLING, 1992). A apomixia pode ser ainda encontrada em espécies aparentadas de várias plantas cultivadas (HANNA & BASHAW, 1987).

A apomixia proporciona uma oportunidade única de clonagem de plantas através da semente e por isso tem um importante papel como ferramenta no melhoramento de plantas (HANNA & BASHAW, 1987). Contudo, devido ao conhecimento limitado sobre esse processo em muitas espécies de importância econômica, a apomixia tem sido apenas modestamente explorada pelo melhoramento, apesar de seu grande potencial de utilização. Desta forma, esta revisão tem por objetivos discutir a utilização da apomixia no melhoramento de plantas, apresentando suas vantagens e desvantagens e abordando as possibilidades de manipulação desta forma de reprodução no melhoramento de espécies apomíticas e não-apomíticas.

TIPOS DE APOMIXIA

A apomixia pode ser do tipo esporofítica ou gametofítica. A primeira recebe esta denominação porque o embrião é formado diretamente de uma célula somática do óvulo, sem que haja formação do saco embrionário e célula-ovo. Este processo é também denominado embrionia adventícia ou nucelar. Ele ocorre tarde no desenvolvimento do óvulo, ocorrendo geralmente em óvulos maduros. A embrionia adventícia não exclui a formação de um embrião de origem sexual, sendo comumente encontrada em espécies de *Citrus* (ASKER, 1979; KOLTUNOW, 1993).

Os mecanismos gametofíticos de apomixia envolvem a formação de um saco embrionário com um número cromossômico não reduzido, ao contrário do que ocorre nos de origem sexual. Há dois tipos de apomixia gametofítica: a diplosporia e a aposporia. A meiose, responsável pela redução no número cromossômico, foi, em ambas, substituída pela mitose, com a

formação de um saco embrionário e célula-ovo com o mesmo complemento cromossômico da planta mãe. No entanto, eles diferem pelo fato de que na diplosporia o saco embrionário origina-se por divisão mitótica da célula mãe de megásporos, e, na aposporia o saco embrionário se origina por divisão mitótica de uma célula somática da nucela (HANNA & BASHAW, 1987; ASKER & JERLING, 1992). Como se pode notar, a distinção entre os processos apomíticos é baseada no sítio de origem e subsequente padrão de desenvolvimento da célula que dá origem ao embrião. A origem e o desenvolvimento desta célula podem ser determinados por estudos citológicos em ovários jovens onde a megasporogênese e o desenvolvimento do saco embrionário estejam ocorrendo (BASHAW, 1980).

A formação de uma semente apomítica viável pode ser dependente ou não da polinização para formação do endosperma. Como se sabe, o endosperma é responsável pela nutrição do embrião, sendo resultante da fertilização dos dois núcleos polares do saco embrionário por um núcleo espermático do grão de pólen, e, portanto, é de natureza triploide (ASKER & JERLING, 1992). Em espécies apomíticas muitas vezes o desenvolvimento do endosperma independe desta fertilização, ou seja, são plantas que não necessitam da polinização para formação de uma semente viável. Este processo é denominado apomixia autônoma (BASHAW, 1980; KOLTUNOW *et al.*, 1995). Por outro lado, algumas espécies apomíticas necessitam da polinização para que ocorra formação do endosperma e assim produção de sementes viáveis. Este processo é denominado apomixia pseudogâmica. Nestas espécies, a célula-ovo, que dará origem ao embrião, se desenvolve por partenogênese (ASKER & JERLING, 1992). A fertilização da célula-ovo não reduzida é prevenida, nestes casos, pelo fato do desenvolvimento do embrião iniciar antes da antese (KOLTUNOW, 1993).

A apomixia e a reprodução sexual podem ocorrer simultaneamente numa mesma planta ou ainda no mesmo óvulo. Em plantas chamadas apomíticas obrigatórias, a reprodução sexual está completamente excluída, e todas as sementes colhidas têm o genótipo da planta mãe. Nos apomíticos facultativos, porém, tanto sementes de origem zigótica como apomítica podem ser obtidas de uma mesma planta e, desta forma, a progênie destas plantas é constituída por uma população variável de plantas, algumas das quais são clones da planta mãe e outras híbridos sexuais (KOLTUNOW *et al.*, 1995).

VANTAGENS E DESVANTAGENS DA APOMIXIA

Uma das principais vantagens da apomixia é possibilitar a imediata fixação de qualquer genótipo superior selecionado no processo de melhoramento, permitindo que o mesmo origine plantas idênticas à original independente do seu grau de heterozigose (KOLTUNOW *et al.*, 1995). Desta forma, maiores são as oportunidades de desenvolvimento de combinações gênicas superiores e de incorporação de características desejáveis, pois não há necessidade de realizar testes de progênie para verificar a estabilidade do genótipo, e assim o mesmo estaria automaticamente pronto para entrar em testes de competição. Além disso, o potencial de produção rápida de genótipos superiores geneticamente estáveis seria um fator importante na prevenção da vulnerabilidade genética devido ao uso de um ou poucos genótipos pelos agricultores (HANNA & BASHAW, 1987).

Em plantas normalmente propagadas vegetativamente, onde os genótipos cultivados apresentam heterozigosidade, a apomixia facilitaria o sistema de plantio, pois permitiria que sua propagação fosse feita via semente, evitando os métodos caros e trabalhosos que são usados (KOLTUNOW *et al.*, 1995). Em batata, por exemplo, a utilização da apomixia apresentaria a vantagem de combinar a uniformidade (característica da propagação vegetativa) com a "filtragem" de vírus (característica da propagação por semente) (HERMSEN, 1980). Em *Citrus spp.* a apomixia tem sido usada para a produção de porta-enxertos livres de vírus (Parlevliet & Cameron apud HANNA & BASHAW, 1987).

O processo de produção de híbridos comerciais poderia ser feito a um custo bastante inferior ao atual através do uso da apomixia, uma vez que não seria mais necessário utilizar os métodos atuais para produção da F₁ que requerem isolamento dos estoques parentais e a realização do cruzamento todos os anos. A semente de qualquer híbrido apomítico superior poderia ser produzida por um número ilimitado de gerações sem que ocorresse perda de vigor ou mudança no genótipo (HANNA & BASHAW, 1987). Conforme HU *et al.* (1991) este processo seria bastante útil para a produção de sementes de milho híbrido em áreas nas quais estresses ambientais como a seca dificultam a polinização, ou nas quais doenças ligadas à mecanismos de esterilidade obstruiriam a produção de semente híbrida. Seria possível estender a base genética dos híbridos, já que não seria necessário utilizar apenas linhagens portadoras de genes de macho-esterilidade. A apomixia também tornaria

possível a produção de híbridos comerciais possível em espécies nas quais a macho-esterilidade citoplasmática ou sistemas de genes restauradores não estão disponíveis (HANNA & BASHAW, 1987).

Apesar de todas essas vantagens, o fenômeno da apomixia já foi considerado como um forte impedimento para o melhoramento de espécies nas quais ele é encontrado. A ausência total ou parcial de recombinação gênica e a conseqüente baixa variabilidade sobre a qual a seleção pode atuar tem sido o principal entrave para o melhoramento de espécies apomíticas. Em *Poa pratensis*, por exemplo, a baixa freqüência de hibridação entre biótipos torna ineficientes as tentativas de melhoramento e por isso vários métodos para superar a apomixia desta espécie já foram tentados (MATZK, 1991). A apomixia do tipo obrigatória, como ocorre em *Paspalum notatum*, limita a variabilidade da espécie à ocorrência espontânea de mutações (BURTON & FORBES, 1960). Já no caso da apomixia facultativa a desvantagem está na falta de estabilidade da cultivar, uma vez que a mesma apresentará reprodução parte apomítica e parte sexual. A impossibilidade de controlar o modo de reprodução torna o melhoramento destas espécies problemático devido a variações imprevisíveis nas progênies (BASHAW, 1980). Em espécies apomíticas facultativas outra desvantagem diz respeito à influência do polinizador e de condições ambientais sobre o modo de reprodução predominante, o que concorre para tornar mais imprevisível ainda o comportamento reprodutivo da planta (ASKER, 1979).

O controle genético da apomixia pode ser um fator negativo sob o ponto de vista do melhoramento caso seja de natureza complexa e portanto de difícil manipulação (HANNA & BASHAW, 1987).

Há ainda o fato de que a utilização da apomixia para a produção comercial de híbridos poderia resultar em perda do controle dos mesmos por parte do melhorista, bem como resultar em redução na venda de sementes, já que os agricultores poderiam multiplicar sua própria semente híbrida (HANNA & BASHAW, 1987). No entanto, as patentes e lei de proteção de cultivares deveriam proteger as novas cultivares, independente do seu método de produção (KOLTUNOW *et al.*, 1995).

GENÉTICA DA APOMIXIA

A descoberta de que a apomixia é geneticamente controlada foi de grande importância para o melhoramento de espécies apomíticas, pois possibilita a manipulação deste modo de reprodução no programa de melhoramento.

As características ideais dos genes que controlam a apomixia num programa de melhoramento são citadas por HANNA & BASHAW (1987) como sendo: herança simples, dominância, expressão obrigatória, estabilidade ambiental e formação normal do embrião e endosperma.

Até o presente momento, a maioria dos trabalhos relacionados à genética da apomixia tem estudado o tipo gametofítico. Pouco se sabe sobre a herança da embrionia adventícia, mas alguns resultados existentes apontam para um controle genético simples (ASKER & JERLING, 1992).

Nos estudos genéticos sobre a regulação da apomixia gametofítica, o procedimento empregado tem sido o cruzamento das plantas apomíticas com plantas sexuais relacionadas, sejam da mesma espécie ou não, sendo o modo de reprodução das gerações F_1 , F_2 e de retrocruzamento observado (ASKER, 1979). A planta apomítica, nestes casos, é utilizada como doadora de pólen, já que produz gametas masculinos normalmente reduzidos.

A apomixia, quando estudada como uma característica única, apresenta uma base genética simples, geralmente determinada por um gene. No entanto, para que ela ocorra de forma funcional são necessárias modificações no mecanismo reprodutivo normal das plantas, as quais envolvem a formação de um saco embrionário e célula-ovo não reduzidos e o desenvolvimento partenogenético desta última para formar o embrião apomítico. Estas modificações são chamadas componentes ou elementos da apomixia gametofítica (ASKER & JERLING, 1992). Para que uma interpretação correta seja feita, estes elementos devem ser analisados separadamente em cruzamentos de plantas apomíticas com sexuais (Nogler apud ASKER & JERLING, 1992). Com base nestes elementos um modelo teórico foi proposto visando elucidar como o processo apomítico teria início sob o ponto de vista genético. Segundo ele seriam necessários três genes recessivos em homozigose para que a reprodução apomítica ocorresse, cada um responsável pelo controle de um dos elementos a seguir: falha na redução do número cromossômico, falha na fertilização e desenvolvimento partenogenético da célula-ovo (POWERS, 1945). Este modelo é teórico e nunca foi experimentalmente confirmado. Além disso, a suposição de genes recessivos em homozigose está em desacordo com a natureza da maioria das espécies apomíticas conhecidas, que é a de alta heterozigose (ASKER & JERLING, 1992).

Alguns estudos têm mostrado a dominância da apomixia do tipo aposporia sobre a sexualidade, pois consideram a aposporia como a presença de sacos

embrionários apospóricos em contraste com a sexualidade, que seria a ausência dos mesmos. Desta forma a base genética da aposporia é simples, com controle de apenas um par de alelos (ASKER, 1979). Em *Pennisetum ciliare* (*Cenchrus ciliaris*) a aposporia do tipo obrigatória é tida como sendo resultante da ação de dois genes em epistasia (TALIAFERRO & BASHAW, 1966). Em *Panicum maximum*, um gene dominante simples foi proposto como responsável pela aposporia (Savidan apud SAVIDAN *et al.*, 1989). A segregação observada na geração F_2 do cruzamento de plantas apospóricas com sexuais em *Paspalum notatum* indica que poucos genes recessivos controlam a apomixia nesta espécie (BURTON & FORBES, 1960). A proporção de plantas apomíticas e sexuais em apomíticos facultativos também se encontra sob controle genético, o qual envolve provavelmente vários genes menores com efeitos quantitativos (ASKER & JERLING, 1992). Em *Eragrostis curvula* a apomixia do tipo diplosporia é governada por poucos genes recessivos (VOIGT & BASHAW, 1972) e em *Tripsacum dactyloides* dados de marcadores moleculares mostraram ser esta condicionada por um gene dominante (LEBLANC *et al.*, 1995).

De uma forma geral, a apomixia parece ter uma base genética simples, o que facilita a sua manipulação a nível de melhoramento.

MELHORAMENTO DE ESPÉCIES APOMÍTICAS

De acordo com SAVIDAN *et al.* (1989), o melhoramento de espécies apomíticas necessita de plantas totalmente ou altamente sexuais para que se possam fazer cruzamentos e desta forma liberar a variabilidade genética sobre a qual o melhorista vai atuar. Uma vez que elas estão disponíveis, as espécies apomíticas são consideradas as ideais sob o ponto de vista do melhoramento, pois sua hibridação com plantas sexuais oferece a oportunidade de produzir novas combinações gênicas e permanentemente fixar uma progênie heterozigota para imediata avaliação como variedades F_1 potenciais que apresentam a conveniência da propagação por semente. No caso de espécies apomíticas obrigatórias que não possuem fontes próximas conhecidas de sexualidade, o método de melhoramento permanece sendo a seleção entre os ecotipos variáveis ocorrentes na espécie (ASKER & JERLING, 1992).

Em espécies nas quais existem ecotipos sexuais, o processo de melhoramento consistiria na realização de cruzamentos entre plantas sexuais e apomíticas superiores, sendo estas últimas utilizadas

como fornecedoras de pólen. As plantas apomíticas obrigatórias selecionadas a cada geração representariam novas cultivares potenciais. No caso das plantas com apomixia facultativa, os esforços devem ser concentrados no sentido de aumentar a frequência de apomixia pelo intercruzamento das plantas com os níveis mais altos de apomixia. Além disso, nestes casos são necessários mais testes de progênie para identificar os melhores genótipos apomíticos e para avaliar os mesmos quanto à estabilidade genética (HANNA & BASHAW, 1987).

O capim coloniã (*Panicum maximum*) se apresenta como uma boa oportunidade de melhoramento de uma espécie de gramínea apomítica no Brasil. Como há disponibilidade de plantas sexuais, o procedimento de melhoramento que tem sido proposto consiste em cruzá-las com plantas apomíticas portadoras de alguma característica de interesse, selecionando na F₁ as plantas apomíticas portadoras da característica para que sejam novamente cruzadas com plantas sexuais de alto rendimento. Este procedimento é repetido até que se obtenha uma variedade apomítica melhorada e portadora da característica de interesse (SAVIDAN *et al.*, 1989).

Em *Paspalum dilatatum* um método de hibridação intraespecífica, em que um biótipo sexual é utilizado como fêmea e um apomítico como macho, foi bastante eficiente quando foi feita seleção nas gerações segregantes para hábito semi-decumbente e fertilidade de semente (BENNETT *et al.*, 1969). Na tentativa de incorporar variação nesta espécie, BURSON & TISCHLER (1993) utilizaram a cultura de tecidos para verificar a influência da variação somaclonal. Esta foi encontrada em alguns dos regenerantes e alguns deles possuíam maior fertilidade de semente, o que é uma característica muito procurada na espécie.

Em *Poa pratensis* a alta frequência de biótipos apomíticos dificulta o melhoramento pela baixa frequência de hibridação entre os mesmos. Para superar a apomixia nesta espécie e criar variação via recombinação sexual são propostos métodos como a indução de sexualidade temporária por meio da aplicação de reguladores de crescimento e a regeneração de plantas a partir do endosperma (MATZK, 1991). A hibridação interespecífica de *Poa pratensis* com outras espécies do gênero *Poa* foi utilizada com o objetivo de quebrar temporariamente a apomixia na espécie para liberar a variabilidade existente e então, após um período de recombinação, trazê-la de volta. Pelos resultados obtidos dos cruzamentos de *Poa pratensis* com *Poa longifolia* foi concluído que este tipo de cruzamento interespecífico pode ser utilizado

para introduzir uma fase sexual no melhoramento de *Poa pratensis*, a qual possibilita a introgressão de genes importantes para a espécie (VANDIJK & WINKELHORST, 1982). A hibridação interespecífica com *Poa compressa* permitiu a obtenção de híbridos triplóides pela fertilização de gametas femininos não reduzidos de *Poa pratensis* por gametas masculinos reduzidos de *Poa compressa*. Tais híbridos são passíveis de reprodução via apomixia e possibilitam, deste modo, a transferência de características genéticas de *Poa compressa* para *Poa pratensis*, com a manutenção da constituição genômica completa desta última (DALE *et al.*, 1975).

Em *Brachiaria decumbens* o melhoramento indicado por VALLE *et al.* (1989) envolve a hibridação entre tipos apomíticos tetraplóides selecionados e acessos sexuais diplóides, com a duplicação artificial de cromossomos para a viabilização dos cruzamentos.

INCORPORAÇÃO DA APOMIXIA NO MELHORAMENTO DE ESPÉCIES NÃO-APOMÍTICAS

A apomixia, como já foi mencionado anteriormente, proporciona oportunidades únicas para o desenvolvimento de cultivares superiores em curto espaço de tempo. Por isso, em várias culturas de importância agrônômica, esforços têm sido concentrados no sentido de introduzi-la no germoplasma a ser manipulado no programa de melhoramento. O procedimento inicial mais lógico, neste caso, seria descobrir se ela está disponível no pool gênico primário da espécie a ser melhorada, isto é, se é encontrada em raças locais ou populações adaptadas. Se este não for o caso, então o procedimento deve ser a transferência da apomixia de uma espécie selvagem relacionada. Esta transferência é feita por meio de cruzamentos e seu sucesso depende do tipo de regulação gênica da apomixia e da distância genética entre as espécies. Esta última está relacionada com problemas de esterilidade, pois na maioria dos cruzamentos deste tipo a cultivar sexual é diplóide, enquanto que a espécie selvagem apomítica é poliplóide (ASKER & JERLING, 1992). A produção de híbridos-ponte como uma forma de possibilitar o cruzamento ou para aumentar a fertilidade nestes casos foi discutida por Torabinejad *et al.* apud HANNA & BASHAW (1987).

A transferência de genes que controlam a apomixia de uma espécie selvagem para uma cultivada requer, segundo HANNA & BASHAW (1987), populações grandes e métodos eficientes de seleção. De acordo com estes autores, a transferência da apomixia entre gêneros poderia ser atingida pelo emprego de técnicas moleculares.

Tem-se ainda o caso em que a espécie a ser melhorada não possui nenhuma espécie apomítica relacionada. Nesta situação, a única maneira de introduzir a apomixia na espécie alvo do melhoramento seria por meio de mutações espontâneas ou induzidas, ou ainda por engenharia genética (ASKER & JERLING, 1992).

O milho (*Zea mays*) é, provavelmente, dentre as espécies de reprodução sexual, aquela na qual já foram feitos a maioria dos estudos do uso da apomixia no melhoramento. Entretanto, até agora nenhuma linha apomítica de valor comercial foi produzida (ASKER & JERLING, 1992). Métodos de introdução da apomixia, como o cruzamento com espécies próximas já foram testados. A maioria dos cruzamentos deste tipo envolvem *Tripsacum dactyloides*, uma espécie tetraplóide selvagem relacionada ao milho. No CIMMYT, cruzamentos entre estas duas espécies resultaram em híbridos F₁ que segregaram para modo de reprodução na proporção 1:1. Um estudo de marcadores moleculares do tipo RFLP foi conduzido nestas populações tendo sido constatados três marcadores que co-segregaram com a apomixia em uma das populações (LEBLANC *et al.*, 1995). A indução química da apomixia em milho foi feita por HU *et al.* (1991). Segundo estes autores, a indução química da embrionia adventícia em híbridos de milho é possível, entretanto a frequência de sementes de origem apomítica parece depender parcialmente da interação entre os agentes químicos e os híbridos.

Em sorgo (*Sorghum bicolor*), uma linhagem mutante com cerca de 20% de apomixia facultativa foi obtida por irradiação (HANNA *et al.*, 1970).

No melhoramento de milheto (*Pennisetum americanum*), como há disponibilidade de espécies apomíticas relacionadas, cruzamentos interespecíficos para transferência de apomixia têm sido muito utilizados. Várias combinações genômicas foram obtidas em cruzamentos com *Pennisetum squamulatum*, as quais só são possíveis de reprodução devido ao sucesso da transferência da apomixia neste caso (DUJARDIN & HANNA, 1988). A associação de marcadores moleculares do tipo RFLP e RAPD a genes de apomixia em várias espécies do gênero *Pennisetum* foi relatada (LUBBERS *et al.*, 1994), o que pode facilitar a identificação da característica durante a sua transferência via cruzamentos. O uso de mutações para tentar induzir apomixia em milheto foi utilizado com êxito. HANNA & POWELL (1973) obtiveram um mutante apomítico facultativo de milheto quando aplicaram um tratamento de nêutrons e dietil sulfato.

A transferência da apomixia de uma espécie relacionada para uma cultivada, através de cruzamen-

tos interespecíficos, tem sido usada também no melhoramento de trigo (*Triticum aestivum*) e beterraba (*Beta vulgaris*), os quais têm como espécies apomíticas relacionadas *Elymus rectisetus* e *Beta lomalogona*, respectivamente (Doll apud HERMSEN, 1980; CLEY *et al.*, 1976).

Em arroz (*Oryza sativa*), o interesse em variedades híbridas vem chamando a atenção para o emprego da apomixia nesta espécie. De acordo com Rutger apud ASKER & JERLING (1992) o desenvolvimento da apomixia no arroz híbrido inclui a busca desta característica nas coleções mundiais de arroz e em espécies daninhas relacionadas, hibridação intergenérica com espécies apomíticas, e o uso da biotecnologia.

A produção de sementes híbridas de cevada (*Hordeum vulgare*) também tem motivado a introdução da apomixia na espécie, mas como esta não possui nenhum parente apomítico, o procedimento adotado tem sido o uso de mutações (Asker *et al.* apud ASKER & JERLING, 1992). Em cruzamentos intergenéricos de cevada com *Triticum turgidum* e *Triticum aestivum* foram observadas algumas plantas apomíticas na progênie híbrida, as quais quando retrocruzadas com os trigos mantiveram o seu genótipo, não apresentando segregação (MUJEEB-KAZI, 1981). No caso da batata (*Solanum tuberosum*), não se conhecem formas apomíticas em genótipos desta espécie, e, assim, a maneira mais provável de tentar induzi-la seria por meio de mutações (HERMSEN, 1980).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O fenômeno da apomixia é uma ferramenta valiosa para o melhoramento de plantas, seja ela utilizada como um atributo natural da espécie a ser melhorada ou como uma técnica auxiliar a ser introduzida no processo. No primeiro caso ela já foi considerada um fator negativo, porém a descoberta de plantas sexuais, do comportamento facultativo e da sua base genética têm possibilitado avanços no processo de melhoramento destas espécies.

As vantagens da apomixia têm motivado a sua introdução em várias culturas de importância agrônômica. Isto, no entanto, não é fácil de ser feito, sendo que a melhor forma depende da espécie e do controle genético da apomixia. Para isso vários métodos têm sido testados, desde a transferência via cruzamentos com espécies apomíticas próximas até à indução via mutações. Os avanços na área da biotecnologia poderão, no futuro, trazer benefícios neste sentido. A descoberta de marcadores moleculares associados a genes de apomixia é um exemplo disto.

Através deles será possível não somente acompanhar o processo de transferência do gene apomítico via seleção assistida, como também avançar no sentido de mapear e clonar tais genes para uso em transformação genética. Somados a estes esforços, mais estudos em relação ao controle genético e expressão da apomixia são indispensáveis para que a incorporação da mesma em espécies de reprodução sexual possa ser alcançada.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ASKER, S. Progress in apomixis research. *Hereditas*, Lund, v. 91, p. 231-240, 1979.
- ASKER, S., JERLING, L. *Apomixis in plants*. Boca Raton: CRC Press, 1992. 298 p.
- BASHAW, E.C. Apomixis and its application in crop improvement. In: FEHR, W.R., HADLEY, H.H. *Hybridization of crop plants*. Madison: The American Society of Agronomy, 1980. Cap. 3. p.45-63.
- BENNETT, H.W., BURSON, B.L., BASHAW, E.C. Intraespecific hybridization in dallisgrass, *Paspalum dilatatum* Poir. *Crop Sci*, Madison, v. 9, p. 807-809, 1969.
- BROWN, W.V., EMERY, W.H.P. Apomixis in the Gramineae: Panicoideae. *Am J Bot*, Baltimore, v. 45, p. 253-263, 1958.
- BURSON, B.L., TISCHLER, C.R. Regeneration and somaclonal variation in apomictic *Paspalum dilatatum* Poir. *Euphytica*, Wageningen, v. 67, p. 71-78, 1993.
- BURTON, G.W., FORBES, I.Jr. The genetics and manipulation of obligate apomixis in common Bahia grass (*Paspalum notatum* FLUGGE). In: INT. GRASSLAND CONGR., 8., 1960. Reading, England. *Proceedings...* Reading, 1960. p. 66-71.
- CLEY, G., DE BOCK, T.S.M., LEKKERKERKER, B. Crosses between *Beta vulgaris* L. and *Beta lomatogona* F. et. M. *Euphytica*, Wageningen, v. 25, p. 539-547, 1976.
- DALE, M.R., AHMED, M.K., JELENKOVIC, G., *et al.* Characteristics and performance of interespecific hybrids between kentucky bluegrass and canada bluegrass. *Crop Sci*, Madison, v. 15, p. 797-799, 1975.
- DUJARDIN, M., HANNA, W.W. Production of 27-, 28-, and 56-chromosome apomictic hybrid derivatives between pearl millet (2n=14) and *Pennisetum squamulatum* (2n=54). *Euphytica*, Wageningen, v. 38, p. 229-235, 1988.
- HANNA, W.W., BASHAW, E.C. Apomixis: its identification and use in plant breeding. *Crop Sci*, Madison, v. 27, p. 1136-1139, 1987.
- HANNA, W.W., POWELL, J.B. Stubby head, an induced facultative apomictic in pearl millet. *Crop Sci*, Madison, v. 13, p. 726-728, 1973.
- HANNA, W.W., SCHERTZ, K.F., BASHAW, E.C. Apospory in *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Science*, Washington, v. 170, p. 338-339, 1970.
- HERMSEN, J.G. Breeding for apomixis in potato: pursuing a utopian scheme. *Euphytica*, Wageningen, v. 29, p. 595-607, 1980.
- HU, G., LIANG, G.H., WASSOM, C.E. Chemical induction of apomictic seed formation in maize. *Euphytica*, Wageningen, v. 56, p. 97-105, 1991.
- KOLTUNOW, A.M. Apomixis: embryo sacs and embryos formed without meiosis or fertilization in ovules. *The plant cell*, Baltimore, v. 5, p. 1425-1437, 1993.
- KOLTUNOW, A.M., BICKNELL, R.A., CHAUDHURY, A.M. Apomixis: molecular strategies for the generation of genetically identical seeds without fertilization. *Plant Physiol.*, Lancaster, v. 108, p. 1345-1352, 1995.
- LEBLANC, O., GRIMANELLI, D., GONZÁLEZ-DE-LEÓN, D., *et al.* Detection of the apomictic mode of reproduction in maize-*Tripsacum* hybrids using maize RFLP markers. *Theor Appl Genet*, Berlin, v. 90, p. 1198-1203, 1995.
- LUBBERS, E.L., ARTHUR, L., HANNA, W.W., *et al.* Molecular markers shared by diverse apomictic *Pennisetum* species. *Theor Appl Genet*, Berlin, v. 89, p. 636-642, 1994.
- MARSHALL, D.R., BROWN, A.H.D. The evolution of apomixis. *Heredity*, Essex, v. 47, p. 1-15, 1981.
- MATZK, F. New efforts to overcome apomixis in *Poa pratensis* L. *Euphytica*, Wageningen, v. 55, p. 65-72, 1991.
- MUJEEB-KAZI, A. Apomictic progeny derived from intergeneric *Hordeum-Triticum* hybrids. *The Journal of Heredity*, Washington, v. 72, p. 284-285, 1981.
- POWERS, L. Fertilization without reduction in guayule (*Parthenium argentatum* Gray) and a hypothesis as to the evolution of apomixis and polyploidy. *Genetics*, Chapel Hill, v. 30, p. 323-346, 1945.
- SAVIDAN, Y.H., JANK, L., COSTA, J.C.G., *et al.* Breeding *Panicum maximum* in Brazil. 1. Genetic resources, modes of reproduction and breeding procedures. *Euphytica*, Wageningen, v. 41, p. 107-112, 1989.
- TALIAFERRO, C.M., BASHAW, E.C. Inheritance and control of obligate apomixis in breeding buffelgrass, *Pennisetum ciliare*. *Crop Sci*, Madison, v. 6, p. 473-476, 1966.
- VALLE, C.B. do, SAVIDAN, Y.H., JANK, L. Apomixis and sexuality in *Brachiaria decumbens* Stapf. In: INT. GRASSLAND CONGR., 16., 1989. Nice, France. *Proceedings...*, Nice, 1989. p. 407-408.
- VANDIJK, G.E., WINKELHORST, G.D. Interespecific crosses as a tool in breeding *Poa pratensis* L. 1. *Poa longifolia* Trin x *Poa pratensis* L. *Euphytica*, Wageningen, v. 31, p. 215-223, 1982.
- VOIGT, P.W., BASHAW, E.C. Apomixis and sexuality in *Eragrostis curvula*. *Crop Sci*, Madison, v. 12, p. 843-847, 1972.