

APOMIXIA, GENÉTICA E MELHORAMENTO DE PLANTAS

APOMIXIS, GENETICS AND PLANT BREEDING

DALL'AGNOL, Miguel¹; SCHIFINO-WITTMANN, Maria T.²

- REVISÃO BIBLIOGRÁFICA -

RESUMO

A apomixia, formação de sementes sem fecundação, ocorre em 15% das famílias das angiospermas (*Magnoliophytas*). Existem dois grandes tipos de apomixia, gametofítica e esporofítica. A primeira vem sendo mais estudada e desperta maior atenção e interesse. Apesar de anteriormente considerada como um beco-sem-saída evolutivo, as informações recentes sobre a genética, herança e a descoberta de variabilidade em apomíticos mostram o grande potencial deste modo de reprodução para o melhoramento genético de plantas. A apomixia compreende três etapas principais distintas: a ausência ou redução da meiose; a ativação do desenvolvimento da oosfera não fecundada, e a iniciação autônoma, ou não, do endosperma. O fenômeno é atualmente considerado como um curto circuito ou desregulação em estádios-chave do desenvolvimento sexual normal e sua herança é complexa, apesar de aparentemente controlada, na maioria dos casos, por poucos genes dominantes. No melhoramento de plantas, a apomixia surge como uma possibilidade de capturar e fixar o vigor híbrido, e o sucesso deste procedimento tem sido mais intenso em plantas forrageiras. As tentativas de transferir a apomixia de parentes silvestres para plantas cultivadas, como o milho e o milheto, não estão sendo bem sucedidas como esperado. Nestes casos, a transferência biotecnológica parece ser o melhor caminho. Entretanto, para que a apomixia venha realmente a ser incorporada como uma ferramenta na produção agrícola, há necessidade de mais pesquisas científicas multidisciplinares, e de uma regulamentação da proteção intelectual e garantia do acesso amplo e irrestrito a esta tecnologia.

Palavras-chave: reprodução assexuada, produção agrícola.

INTRODUÇÃO

A apomixia, ou seja a formação de sementes sem que ocorra fecundação, é descrita em cerca de 15% das famílias das angiospermas. Setenta e cinco por cento das espécies apomíticas estão nas famílias Gramineae (*Poaceae*), Asteraceae e Rosaceae. A primeira menção sobre o que hoje se sabe ser a apomixia, é de 1841, quando uma planta feminina de *Alchornea* (*Euphorbiaceae*) cultivada isoladamente no Jardim Botânico de Kew formou sementes. O próprio Mendel realizou "cruzamentos" em uma espécie apomítica do gênero *Hieracium* (*Compositae*), obviamente sem obter os resultados esperados (ASKER & JERLING, 1992). Um trabalho marcante, que definiu e elucidou vários aspectos da apomixia e levou a uma intensificação do seu estudo, foi a clássica monografia de Gustafson, na década de 40. A partir daí, começou-se a estudar a apomixia com outras abordagens, incluindo genética, significado ecológico, evolutivo, entre outros. Posteriormente, em torno da década de 70, o interesse pela apomixia foi novamente

intensificado principalmente com um acúmulo de dados sobre a herança da apomixia (ASKER, 1979). Os avanços nas técnicas de embriologia e citologia proporcionaram uma melhor visualização do fenômeno citológico, e as isoenzimas e os marcadores de DNA mostraram haver, em alguns apomíticos considerados obrigatórios, uma certa variabilidade residual (ASKER & JERLING, 1992). Atualmente, vem sendo procurado, em diversas plantas, localizar, isolar e clonar o(s) gene(s) da apomixia. Isso abrirá novas possibilidades para um melhor entendimento desta característica, sua utilização em programas de melhoramento genético e até mesmo a sua transferência para outras espécies. Uma ampla revisão da história, mecanismos, aspectos taxonômicos e evolutivos da apomixia, entre outras abordagens pode ser encontrada em ASKER & JERLING (1992). Mais recentemente, SAVIDAN et al. (2001) apresentaram um revisão atualizada do assunto, com ênfase em aspectos moleculares e genéticos.

Devido à extensão do assunto, na presente revisão serão abordados brevemente os aspectos gerais da apomixia, e enfatizados os trabalhos mais recentes sobre sua genética e manipulação.

O QUE É A APOMIXIA ?

Apesar de algumas controvérsias sobre a conceituação de apomixia (CZAPIK, 2000), atualmente o termo (do grego *apo* - longe e *mixis* - mistura) é empregado em seu senso restrito, ou seja, como sinônimo de agamosperma (formação de sementes sem fecundação).

Alguns termos freqüentemente presentes em textos sobre apomixia, e cuja definição facilita o entendimento do assunto são: aposporia - células somáticas do óvulo dão origem, por divisões mitóticas, a um saco embrionário não reduzido; diplosporia - a célula mãe de megásporo não entra em meiose, ou esta é incompleta, e, por mitoses, dá origem a um saco embrionário não reduzido; partenogênese - o embrião origina-se por divisões mitóticas da oosfera não reduzida; apogametia - o embrião origina-se por divisões mitóticas das sinérgidas ou antípodas, também não reduzidas; pseudogamia - ocorrência de polinização, mas apenas fertilização dos núcleos polares por um dos núcleos generativos do grão de pólen.

Segundo ASKER & JERLING (1992), há dois tipos principais de apomixia. A apomixia gametofítica é a mais amplamente distribuída e ocorre também em plantas de interesse econômico, especialmente em gramíneas forrageiras como aquelas dos gêneros *Brachiaria*, *Cenchrus*, *Panicum*, *Paspalum*, *Poa*, entre outras. Na apomixia gametofítica há formação de um saco embrionário não reduzido (diplóide), por

¹ Eng. Agr., PhD, Professor Adjunto, Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia, Faculdade de Agronomia, UFRGS. Caixa Postal 15100 CEP 91501-970 Porto Alegre, RS Brasil, bolsista do CNPq. E-mail: miguel.d@ufrgs.br. Autor para correspondência

² Bióloga, Dra., Professor Adjunto, Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia, Faculdade de Agronomia, UFRGS. Caixa Postal 15100 CEP 91501-970 Porto Alegre, RS Brasil, bolsista do CNPq. E-mail: mtschif@ufrgs.br.

dois caminhos diferentes: diplosporia ou aposporia. Nestes sacos embrionários não reduzidos, haverá desenvolvimento do embrião a partir da oosfera (partenogênese) ou, mais raramente, a partir das sinérgidas ou antípodas (apogametia). O endosperma pode desenvolver-se também autonomamente, ou seja somente a partir dos núcleos polares, ou pela união de um núcleo masculino com os núcleos polares (pseudogamia). Em apomíticos pseudogâmicos há, portanto, necessidade de polinização, mas apenas para a formação do endosperma. Na outra forma de apomixia, a apomixia esporofítica (ASKER & JERLING, 1992), também chamada de embriônia adventícia, comum em espécies de *Citrus* e *Mangifera*, não há formação de sacos embrionários, mas os embriões diplóides desenvolvem-se diretamente a partir de células dos envoltórios do óvulo.

O processo apomítico ultrapassa a meiose e a fertilização e envolve vários passos. A apomixia é composta de três elementos básicos, que podem ser subdivididos, todos necessários para a produção de semente viável: ausência ou alteração da meiose evitando a redução (apomeiose); ativação da oosfera para formar um embrião na ausência da fertilização (partenogênese) e, iniciação do endosperma, tanto autonomamente ou pseudogamicamente. O desenvolvimento apomítico pode ser considerado como um curto-circuito ou desregulação em estágios chave do programa de desenvolvimento sexual (SPILLANE et al., 2001a; 2001b).

O ambiente pode influenciar a expressão da apomixia facultativa, como relatado para *Dichanthium aristatum*, no qual foram observadas variações na incidência de apomixia associadas com o fotoperíodo (KNOX, 1967). Entretanto, BURTON (1982) não observou influência das condições do ambiente, ocorrentes durante a produção de sementes, na expressão da apomixia em *Paspalum notatum* apomítico facultativo. Porém, ESPINOZA et al. (2002), utilizando marcadores moleculares do tipo RAPD, verificaram, na mesma espécie, que a polinização durante a antese aumentou o potencial para a expressão da sexualidade e que as polinizações após a antese produziam apenas indivíduos do tipo materno. Não há evidências de que o ambiente influencie no modo de reprodução em um apomítico obrigatório.

Em *Pennisetum*, *Paspalum* e *Panicum* é possível a coleta de alguns antécios no início da antese e, por sua análise, a classificação do comportamento reprodutivo antes do final da antese (HANNA, 1995). Em *Panicum maximum* os sacos embrionários apospóricos são facilmente distinguidos dos sexuais por terem quatro núcleos (SAVIDAN, 1981, 1982). Mas isto não é regra e, portanto, para comprovação da apomixia, vários tipos de análise, morfológica, cromossômica, molecular, entre outras, podem ser feitas ao nível da planta, ou pela análise das progêneses (LEBLANC & MAZZUCATO, 2001). Entre as técnicas utilizadas estão: teste de deposição de calose (métodos de clareamento, análise do saco embrionário intacto, citometria de fluxo, microscopia ótica clássica e eletrônica (NAUMOVA, 1997).

GENÉTICA E HERANÇA DA APOMIXIA

A apomixia parece ser controlada qualitativamente por poucos genes. Tanto ações gênicas recessivas como dominantes tem sido relatadas para a mesma espécie como para espécies distintas. A presença de apomixia obrigatória e facultativa na mesma espécie, assim como variações no grau de expressão da apomixia facultativa na espécie, indicam que a apomixia pode ser afetada por genes modificadores e também pela constituição genética das populações (HANNA, 1995).

Os primeiros trabalhos sugeriram herança recessiva da apomixia em relação à sexualidade, como em *Parthenium argentatum*, onde o fenótipo apomítico seria determinado por vários genes recessivos (ASKER & JERLING, 1992), *Cenchrus ciliaris* (BASHAW et al, 1970) e *Paspalum notatum* (BURTON & FORBES, 1960). Entretanto, com o progresso das pesquisas, foi verificado o oposto e, atualmente, é aceito que, como regra geral, a apomixia é dominante em relação à sexualidade (SHERWOOD, 2001). Em *Ranunculus* a aposporia seria dominante (NOGLER, 1982), e com claras evidências de atividade de modificadores com efeitos no desenvolvimento (KOLTUNOW et al. 2000). Em *Paspalum notatum* MARTÍNEZ et al. (2001), ao contrário de BURTON & FORBES (1960), verificaram que os resultados de análise de progêneses concordavam melhor com um modelo modificado de herança tetrassômica de um só gene dominante com efeito pleiotrópico e penetrância incompleta. Em *Paspalum simplex* tetraplóide (apomítico), a análise de segregação utilizando RFLP mostrou herança tetrassômica, sugerindo que esta espécie seja um autotetraplóide (PUPILLI et al., 1997). Em *Poa pratensis*, análises com RAPD e AFLP mostraram uma ligação altamente significativa entre alguns marcadores e partenogênese, reforçando a hipótese de herança monogênica desta característica (BARCACCIA et al., 1998). PESSINO et al (1997) identificaram um grupo de ligação de milho relacionada à apomixia em *Brachiaria*, apoiando a existência de um só loco para aposporia. Em *Tripsacum*, GRIMANELLI et al. (1997, 1998 a, 1998 b), utilizando RFLP para mapear o cromossomo que controla a apomixia, concluíram que o fracasso da meiose seria controlado por um gene dominante; o processo geral da apomixia seria complexo e potencialmente controlado por genes ligados; a herança do loco seria tetrassômica; o(s) gene(s) controlando a apomixia estariam ligados a um sistema que distorce a segregação, promovendo a eliminação dos alelos da apomixia quando transmitidos por gametas haplóides, o que explicaria a relação apomixia-poliploidia. Também em *Tripsacum*, BLAKEY et al. (2001), através de marcadores RFLP, concluíram que os genes controladores da apomixia estariam localizados em mais de uma região do genoma.. Em ao menos duas espécies de gramíneas, *Pennisetum squamulatum* e *Cenchrus ciliaris* (ROCHE et al., 2001), a aposporia estaria sob controle dominante de uma região genômica específica para a aposporia, com sugestões de herança dissômica em *C. ciliaris* (JESSUP et al., 2002). Em *Taraxacum*, a análise de progêneses de cruzamentos utilizando isoenzimas e microsátélites indicou que a diplosporia e a partenogênese seriam controladas independentemente, e que vários locos estariam envolvidos no controle genético da apomixia neste gênero (TAS & VAN DIJK, 1999; VAN DIJK et al., 1999). Herança independente da diplosporia e da partenogênese também foi verificada, através de marcadores moleculares, em *Erigerum* (NOYES, 2000; NOYES & RIESEBERG, 2000). Em *Citrus*, que possui apomixia esporofítica, os resultados de análises de progêneses de cruzamentos entre *Citrus volkameriana* e *Poncirus trifoliata* com 69 marcadores moleculares, isoenzimas e QTL, indicaram que o controle da reprodução apomítica é muito mais complexa do que o normalmente registrado para apomixia gametofítica (GARCÍA et al., 1999).

A divisão clássica entre os tipos e mecanismos de apomixia é uma simplificação do fenômeno que não corresponde à realidade biológica (CRANE, 2001). Os diferentes tipos de apomixia exibem uma enorme plasticidade de mecanismos e podem coexistir em um mesmo indivíduo. Por exemplo, em 113 acessos da espécie apomítica tetraplóide *Hypericum perforatum*, foram identificados onze diferentes rotas de reprodução e até mesmo sementes individuais que se originaram de dois sacos embrionários: o endosperma de um apospórico e o embrião de

um sexual. O endosperma normalmente se desenvolve por pseudogamia, mas em alguns casos de forma autônoma (MATZK et al., 2001).

Raramente são encontrados apomíticos diplóides na natureza, sendo as exceções mais conhecidas algumas linhas diplóides de *Potentilla argentea*. Parentes diplóides de apomíticos poliplóides são em geral puramente sexuais. Em *Ranunculus auricomus*, foi verificado experimentalmente que o fator para aposporia é transmissível por gametas diplóides mas não na forma haplóide. Diplóides apomíticos são formados apenas por partenogênese mas não por hibridação. Portanto, a apomixia em princípio poderia se expressar no nível diplóide, mas isto não ocorreria devido à impossibilidade de transmissão do fator de aposporia por gametas haplóides (NOGLER, 1982). QUARIN et al. (2001) duplicaram plantas de diplóides sexuais de *P. notatum* var *saurae*, obtendo uma planta sexual, sendo as outras duas apomíticas facultativas. Sugeriram que um gene ou genes para apomixia, não expressos, existiriam ao nível diplóide mas que a expressão do caráter seria dependente da ploidia, e esta dependência poderia agir tanto no loco controlando a apomixia, como através de um loco secundário. De acordo com BICKNELL et al. (2000), a poliploidia provê um mecanismo de acumulação de carga genética em um genótipo fixado. Como uma aparente origem híbrida também é uma característica de muitos grupos apomíticos, a poliploidia iria encorajar a acumulação de mutações deletérias e reduziria a competitividade de diplóides que porventura surgissem.

CARMAN (1997; 2001) sugeriu que a apomixia (apo e diplosporia), polisporia (espécies sexuais em que ocorre a divisão nuclear mas não a citocinese) e poliembrião resultariam de expressão diferencial de genes duplicados assincronicamente expressos. Estes genes duplicados teriam se originado em poliplóides ou paleopoliplóides (poliplóides antigos diploidizados). A apomixia, com sua estabilidade reprodutiva a longo prazo, poderia ocasionalmente servir como uma alavanca para a evolução de espécies e gêneros.

De acordo com PESSINO et al. (1999) os dados existentes sugerem que aposporia e diplosporia envolvem regiões genômicas diferentes, apesar de haver necessidade de mais evidências. Ou a mesma área genômica está localizada em diferentes regiões do mesmo genoma nas várias espécies ou, na busca de marcadores comuns para ambas as características, razões operacionais foram a causa do insucesso na identificação. Apesar de algumas características em comum, aposporia e diplosporia são claramente fenômenos distintos. Não é de surpreender, portanto, que haja evidências indicando a existência de gatilhos diferentes capazes de iniciar o desenvolvimento de duas rotas confluentes levando ao mesmo fim: partenogênese e geração de uma progênie clonal.

GROSSNIKLAUS et al. (2001) resumiram o conhecimento do controle genético da apomixia gametofítica. O caráter é complexo, dominante para todos os elementos da apomixia, o que pode ser evidência de que a apomixia é causada por um gene mutado, mas também compatível com a má expressão de genes tipo selvagem que tem papéis chave na regulação do desenvolvimento sexual. O loco da apomeiose estaria em uma região com supressão da recombinação, usualmente associada com letalidade gamética, zigótica ou com transmissão reduzida por outro mecanismo, com o resultado de que gametas haplóides não produziram progênie, portanto mantendo, ou promovendo, a poliploidização associada com apomixia. A coexistência de sexualidade e apomixia em um óvulo e a possibilidade de que o endosperma que falta em um saco embrionário apospórico seja compensado pelo endosperma de um embrião meiótico, ou vice-versa, deve ser considerada nos

modelos de evolução e para a manipulação da apomixia (MATZK et al. 2001).

Nosso conhecimento da apomixia está mudando rapidamente. Até recentemente, era aceito que a apomixia era o resultado de algumas poucas mutações nas rotas reprodutivas, mas os resultados do mapeamento molecular desafiam esta afirmação, assim como mostram que formas naturalmente ocorrentes de apomixia evoluíram a partir de bases genéticas distintas. Talvez definir princípios básicos para a genética da apomixia seja uma tarefa impossível. Ao contrário, os mecanismos da apomixia são interessantes devido à sua diversidade e mostram que a reprodução sexual nas plantas permanece altamente plástica e pode ser alterada de muitas maneiras. Nos apomíticos, tais alterações permitem o rearranjo, no tempo e no espaço, dos programas que constituem uma rota sexual. Portanto, o entendimento da regulação da apomixia vai depender de um melhor entendimento do processo básico da reprodução sexual. (GRIMANELLI et al., 2001).

APOMIXIA, EVOLUÇÃO, VARIABILIDADE E MELHORAMENTO

Atualmente sabe-se que existe diversidade genética dentro de espécies apomíticas (BERTHAUD, 2001). Entretanto, por não haver variabilidade na descendência dos apomíticos, a apomixia foi considerada por muito tempo como um beco sem saída na evolução, apesar de CLAUSEN (1954) chamar a atenção para o fato de que quando discutindo o significado evolutivo da apomixia, uma escola de evolucionistas tinha em mente o tipo obrigatório, enquanto a outra considerava o tipo facultativo. Com o aumento das coletas em populações naturais e ampliação das pesquisas, foi constatado que os apomíticos obrigatórios não eram tão obrigatórios como se imaginava anteriormente, ou seja, em quase todos os casos em que se procurou intensamente, foram identificados alguns indivíduos de reprodução sexual, os quais podem ser uma grande fonte de variabilidade. A partir desta constatação, os apomíticos passaram a ser considerados como potencialmente importantes na história evolutiva das plantas e muito importantes para o melhoramento, já que a manipulação da apomixia pode ser uma ferramenta importantíssima para o melhorista. A hipótese de que a apomixia seria um beco sem saída na evolução foi descartada devido à descoberta de que a maioria dos taxa apomíticos são facultativos e que populações sexuais, mesmo raras, permitem aumentar a diversidade genética (BASHAW et al. 1970).

A apomixia gametofítica é uma forma conveniente de reprodução, que supera a esterilidade sexual em complexos híbridos, além de fornecer um meio para colonizar rapidamente habitats com genótipos superiores (DE WET & HARLAN, 1970). Contudo, apomixia e sexualidade podem coexistir formando um sistema genético balanceado. Por exemplo, populações de algumas agamospécies de *Dichantium* (DE WET & HARLAN, 1970) e de *Panicum maximum* (SAVIDAN & PERNÈS, 1982) apresentam ciclos diplóide-tetraplóide-haplóide, que asseguram contato das populações apomíticas com sexualidade, perpetuando a variabilidade.

A hibridação de apomíticos obrigatórios com plantas de reprodução sexuada cria a oportunidade de produzir novas combinações gênicas e fixar, permanentemente, a progênie heterozigota para avaliação imediata como novas variedades F1, tendo a conveniência da propagação por sementes. Além disto, o melhorista tem opção de recuperar genes específicos através de hibridação como novos genitores sexuais (BASHAW et al. 1970).

Apomíticos gametofíticos são tipicamente perenes e poliplóides. Agamospécies típicas consistem em poliplóides

apomíticos e diplóides sexuais. Nem apomixia nem poliploidia conferem vantagens evolutivas nas populações, que não sejam, no mínimo, atingidas com o mesmo sucesso nos sistemas diplóides sexuais de reprodução. A principal vantagem adaptativa da apomixia é que pode restaurar a fertilidade em indivíduos sexualmente estéreis. A poliploidia aumenta a hibridação interespecífica e é entre estes complexos híbridos que a apomixia é mais comumente encontrada. Uma vez estabelecida, a apomixia contribui para uma adaptabilidade imediata, fixando e reproduzindo genótipos vantajosos. Uma evolução progressiva contínua, entretanto, depende de um equilíbrio essencial entre reprodução sexual e assexual. Agamospécies diferem pouco no potencial evolutivo em relação a espécies sexuais (DE WET & STALKER, 1974).

Existe variabilidade entre diferentes genótipos apomíticos e dentro de populações de apomíticos facultativos. Em *Heteropogon contortus*, a utilização de RAPD identificou variação significativa entre populações alta variabilidade dentro das populações, com sugestões de reprodução sexual freqüente (CARINO & DAEHLER, 1999). Em *Hyparrhenia diplandra* tetraplóide apomítico, análise com microsátélites mostrou que apenas 0,5% das sementes eram de origem sexual (DURAND et al. 2000).

Entre os pré-requisitos de qualquer programa de melhoramento estão uma coleção adequada de germoplasma, o conhecimento prévio sobre biologia, citologia, reprodução e estabelecimento de objetivos claros e atingíveis (DO VALLE & MILES, 2001). Especificamente, para melhorar um apomítico, é necessário ainda identificar indivíduos de reprodução sexual que possam ser usados como genitores maternos, sendo o apomítico doador de pólen. A progênie obtida irá segregar em sexuais e apomíticos: se a característica desejada se encontra na progênie apomítica, ela estará fixada, e as plantas com as características desejadas podem ser lançadas como novos cultivares ou podem ser realizados novos cruzamentos e ciclos de seleção. Freqüentemente o sexual é diplóide, tornando necessária a duplicação cromossômica com colchicina, antes ou depois do cruzamento. Apomixia permitiria aos melhoristas capturar facilmente o vigor híbrido em vegetais, cereais e plantas forrageiras. A apomixia permitiria aos melhoristas a construção precisa de plantas, como por exemplo, o desenvolvimento de genótipos com qualidade, resposta ao manejo e outros que seriam altamente reproduzíveis em diferentes áreas e anos. Além disso, diferentes genótipos apomíticos poderiam ser misturados em diferentes combinações aumentando a diversidade genética a fim de alcançar determinado objetivo. Quando a apomixia é controlada por um gene dominante, os trabalhos em melhoramento genético apresentam maior facilidade de realização, uma vez que todos os apomíticos seriam heterozigotos em relação ao modo de reprodução e a F_1 , resultante de cruzamentos entre indivíduos sexuais e apomíticos, seria também formada por indivíduos sexuais e apomíticos, facilitando o processo de seleção. Por outro lado, quando a apomixia é controlada por genes recessivos o processo de seleção pode ser mais complicado, podendo envolver a necessidade de autofecundação, com conseqüente perda de vigor e outros procedimentos (HANNA, 1995).

A manipulação da apomixia já tem sido usada com sucesso, há algum tempo, no melhoramento de plantas forrageiras (BASHAW et al., 1981), com excelentes resultados. Em *Cenchrus ciliaris*, a descoberta de uma única planta poliplóide sexual permitiu a manipulação de um germoplasma até então não disponível para os melhoristas e geneticistas. (TALLIAFERRO & BASHAW, 1966). Em *Paspalum notatum*, até a década de 50

todos os ecótipos conhecidos eram poliplóides apomíticos. A descoberta de plantas diplóides sexuais em populações naturais de capim pensacola (*Paspalum notatum* var. *saurae*) permitiu a introdução de grande variabilidade em *P. notatum*, abrindo novas perspectivas para o melhoramento da espécie (BURTON & FORBES, 1960). HANNA (1995) ressaltou que a melhor fonte de genes controlando a apomixia seria dentro da mesma espécie que se busca melhorar. Em geral as linhagens sexuais são diplóides e os poliplóides apomíticos, como no caso da grama forquilha (*Paspalum notatum*) e apresentam depressão endogâmica quando autofecundados (BASHAW & FUNK, 1987). O melhoramento de apomíticos facultativos é mais complicado, porque a maioria dos híbridos são também facultativos. A maioria das cultivares de gramíneas forrageiras apomíticas é resultado da seleção e distribuição dos melhores ecótipos disponíveis. Por exemplo, no caso de *Paspalum dilatatum*, um ecótipo pentaplóide ($2n=5x=50$) denominado "Comum" é responsável pela maior área cultivada desta espécie no mundo. Em outras espécies como *Cenchrus ciliaris*, *Eragrostis curvula*, *Poa pratensis* e *Panicum maximum*, a disponibilidade de numerosos ecótipos naturais permitiu a seleção de importantes cultivares apomíticos (BASHAW & FUNK, 1987).

Hoje, especialmente com o progresso sobre o conhecimento da genética do fenômeno, a apomixia passou a ser o centro de atenção para os biólogos reprodutivos assim como para a indústria de sementes. A apomixia possui o potencial para revolucionar a produção agrícola, maximizando produção através da fixação do vigor híbrido, evitando perdas devido a problemas de polinização e acelerando o processo de melhoramento. Além disso, simplificaria o processo de produção comercial de sementes híbridas, sem necessidade de manutenção de linhas paternas, ou isolamento no campo, aumentando a produção em países onde as produções são baixas. Embora todos possam se beneficiar do desenvolvimento de híbridos apomíticos, os maiores beneficiados seriam os países pobres, uma vez que a maioria dos agricultores não utiliza cultivares híbridos, usando as suas próprias sementes todos os anos (HANNA, 1995). Problemas como a base genética estreita, que pode ser diminuída por uma mistura de genótipos, o escape do gene de apomixia para invasoras aparentadas (em caso de apomixia facultativa), que exige cuidados, e o desbalanço do endosperma, crucial em alguns casos, como nos cereais, devem ainda ser resolvidos. Os direitos de produção devem ser regulados através de legislação adequada (RAMULU et al., 1999). O uso da apomixia em larga escala poderia aumentar a diversidade genética existente, uma vez que de cada cruzamento entre uma planta sexual com uma planta apomítica poderia resultar uma combinação gênica única, independentemente da heterozigose ou homozigose dos pais (HANNA, 1995).

A declaração de Bellagio, emitida por um grupo de pesquisadores, enfatiza a necessidade de apropriada proteção intelectual da apomixia e garantia de acesso restrito a esta tecnologia. Se a apomixia puder ser transferida para várias culturas importantes, seja por cruzamentos comuns ou por métodos biotecnológicos, o mundo poderá estar frente a uma nova era para o melhoramento vegetal e produção de sementes. É previsto um futuro brilhante para a apomixia, com benefícios econômicos e sociais excedendo aqueles da revolução verde (GROSSNIKLAKUS et al., 1998).

A transferência da apomixia, de parentes silvestres para plantas cultivadas, pode ser feita de duas formas, através de cruzamentos e retrocruzamentos ou através da biotecnologia. Para a transferência da apomixia através de cruzamentos

amplas, informações básicas como a disponibilidade de recursos genéticos, número cromossômico dos doadores em potencial, homeologia genômica, fertilidade do pólen, tipo de apomixia, grau de apomixia, características agrônomicas, conhecimento prévio sobre a hibridação em questão devem ser consideradas (SAVIDAN, 2001). As tentativas de introduzir, através de cruzamentos, o gene da apomixia de espécies poliplóides de *Tripsacum* para o milho (*Zea*), e de espécies silvestres de *Pennisetum* para milheto (*P. americanum*) não têm sido bem sucedidas até o momento, pois as plantas apomíticas obtidas têm cromossomos a mais e alto grau de aborto de sementes (SAVIDAN, 2001). Uma das explicações para o insucesso da transferência da apomixia de um apomítico natural para outra espécie seria a sensibilidade do endosperma a mudanças na contribuição dos genomas materno e paterno, causadas pela alteração do sistema de "imprinting" genômico nos apomíticos (SPIELMAN et al., 2003).

A transferência pela biotecnologia parece ser a melhor alternativa. Entretanto, para que isto se concretize há necessidade de muito mais trabalhos básicos (RAMULU et al., 1999). A longo prazo, o uso da apomixia na agricultura vai requerer conhecimento molecular do(s) loco(s) da apomixia e dos modificadores influenciando o processo, para transferir e controlar a apomixia de uma forma economicamente aceitável (KOLTUNOW et al., 2000)

Atualmente há uma grande aceitação de que as abordagens genéticas e moleculares para estudar a sexualidade podem levar a um melhor entendimento da regulação e componentes da apomixia (SPILLANE et al., 2001b). O entendimento do mecanismo da apomixia será grandemente auxiliado pela pesquisa na bioquímica básica da mitose e meiose (MAHESHWARI et al., 1998), através de investigações com a utilização de estratégias de mutagênese e com a inserção de transposons em organismos-modelo como *Arabidopsis* (ESTRADA-LUNA et al., 2002) e por um melhor entendimento do papel do "imprinting" genômico no desenvolvimento do embrião e da semente em espécies sexuais e apomíticas (GROSSNIKLAUS et al., 2001).

CONCLUSÕES

O entendimento da genética da apomixia está mudando rapidamente, sendo detectada, cada vez mais, a existência de um sistema integrado no desenvolvimento reprodutivo, tanto para a reprodução sexual como para a apomixia. Entretanto, ainda há uma distância entre o acúmulo destes conhecimentos e sua aplicação para a efetiva utilização do processo para o incremento da produção agrícola e da segurança alimentar. Para que isto ocorra, há necessidade de muito mais estudos, interdisciplinares e internacionais, tanto da técnica em si como de avaliação da questão da propriedade intelectual e estudos de riscos e disponibilização do acesso à tecnologia (DRESSSELHAUS et al., 2001; GROSSNIKLAUS, 2001). Se o acúmulo de informações científicas sobre este assunto continuar no ritmo observado na última década, e caso haja uma conscientização da necessidade da regulamentação dos outros aspectos mencionados, é possível que, dentro de alguns anos, realmente seja possível a utilização programada da apomixia para aumentar a produção mundial de alimentos.

ABSTRACT

Apomixis, seed production without fertilization, occurs in 15% of the Angiosperm families. From the two types of apomixis, gametophytic and sporophytic, the first one is the most studied and

draws more attention and interest. Despite previously considered as an evolutionary dead end, recent data on genetics, inheritance and the discovery of variability in apomictics, show the potential of this mode of reproduction in plant breeding. The apomictic process comprises three main different steps: absence or reduction of meiosis; activation of the non-fertilized egg-cell development and autonomous or dependent endosperm initiation. The phenomenon is nowadays considered as a short-circuit or deregulation on key steps of the normal sexual process. Its inheritance pattern is complex, although is in most cases apparently controlled by a few dominant genes. For plant breeding apomixis allows the possibility to capture and fix hybrid vigor, and this procedure has been especially successful in forage species. The attempts to transfer apomixis from wild relatives to cultivated plants such as maize and millet have not been as successful as expected. In those cases, biotechnological transfer is probably the best option. However, for apomixis technology to be incorporated as a tool in agriculture, more multidisciplinary scientific research is needed as well as regulation of intellectual protection and guarantee of wide and free access to this technology.

Key words: asexual reproduction, crop production.

REFERÊNCIAS

- ASKER, S.E. Progress in apomixis research. **Hereditas**, Lund, v.91, p. 231-240. 1979.
- ASKER, S.E.; JERLING, L. **Apomixis in plants**. Boca Raton: CRC, 1992. 298 p.
- BARCACCIA, G. et al. Inheritance of parthenogenesis in *Poa pratensis* L.: auxin test and AFLP linkage analyses support monogenic control. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 97, p. 74-82. 1998.
- BASHAW, E.C.; FUNK, C.R. Apomictic grasses. In: FEHR, W. **Principles of cultivar development**. New York: Macmillan, 1987. p.40-82, v.2-Crop Species.
- BASHAW, E.C.; HOVIN, A. W.; HOLT, E.C. Apomixis, its evolutionary significance and utilization in plant breeding. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 11, 1970, Queensland. **Proceedings**...Queensland, 1970. p.245-247.
- BASHAW, E.C.; VOIGT, P.W.; BURSON, B.L. Breeding challenges in apomictic warm-season grasses. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 14, 1981, Lexington. **Proceedings**...Lexington, 1981. p. 179-181.
- BERTHAUD, J. Apomixis and the management of genetic diversity. In: SAVIDAN, Y.; CARMAN, J.G.; DRESSSELHAUS, T. **The flowering of apomixis: from mechanisms to genetic engineering**. El Batan: CIMMYT, 2001. p. 8-23.
- BICKNEL, R.A.; BORST, N.K.; KOLTUNOW, A. M. Monogenic inheritance of apomixis in two *Hieracium* species with distinct developmental mechanisms. **Heredity**, Essex, v. 84, p. 228-237. 2000.
- BLAKEY, C.A.; GOLDMAN, S.L.; DEWALD, C.L. Apomixis in *Tripsacum*: comparative mapping of a multigene phenomenon. **Genome**, Ottawa, v.44, p.22-230, 2001.
- BURTON, G.W. Effect of environment on apomixis in bahiagrass. **Crop Science**, Madison, v. 22, p. 109-111, 1982.
- BURTON, G.W.; FORBES, I. The genetics and manipulation of obligate apomixis in common bahia grass (*Paspalum notatum* Flugge). In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 7., Palmerston North, 1960. **Proceedings**...Palmerston North, 1960. p.66-71.
- CARINO, D. A.; DAEHLER, C.C. Genetic variation in an apomictic grass, *Heteropogon contortus*, in the Hawaiian Islands. **Molecular Ecology**, Oxford, v. 8, p. 2127-2132, 1999.
- CARMAN, J.G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispority, tetraspority, and

- polyembryony. **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, v. 61, p. 51-94, 1997.
- CARMAN, J.G. The gene effect: genome collisions and apomixis. In: SAVIDAN, Y.; CARMAN, J.G.; DRESSELHAUS, T. **The flowering of apomixis: from mechanisms to genetic engineering**. El Batan: CIMMYT, 2001. cap. 7, p. 95-118.
- CLAUSEN, J. Partial apomixis as an equilibrium system in evolution. **Caryologia**, Firenze, v. suppl, p. 469-479, 1954.
- CRANE, F. Classification of apomictic mechanisms. In: SAVIDAN, Y.; CARMAN, J.G.; DRESSELHAUS, T. **The flowering of apomixis: from mechanisms to genetic engineering**. El Batan: CIMMYT, 2001. cap. 3, p. 24-43.
- CZAPIK, R. Controversy around apomixis. **Acta Biologica Cracoviensia**, Cracow, v. 42, p. 55-59, 2000.
- DE WET, J.M.J.; HARLAN, J.R. Apomixis, polyploidy and speciation in *Dichantium*. **Evolution**, Lawrence, v.24, p. 270-277, 1970.
- DE WET, J.M.J.; STALKER, H.T. Gametophytic apomixis and evolution in plants. **Taxon**, Vienna, v. 23, p. 689-697, 1974.
- DO VALLE, C.B.; MILES, J.W. Breeding of apomixis species. In: SAVIDAN, Y.; CARMAN, J.G.; DRESSELHAUS, T. **The flowering of apomixis: from mechanisms to genetic engineering**. El Batan: CIMMYT, 2001. cap. 10, p. 137-152.
- DRESSELHAUS, T.; CARMAN, J.G.; SAVIDAN, Y. Genetic engineering of apomixis in sexual crops: a critical assessment of the apomixis technology. In: SAVIDAN, Y.; CARMAN, J.G.; DRESSELHAUS, T. **The flowering of apomixis: from mechanisms to genetic engineering**. El Batan: CIMMYT, 2001. cap. 14, p. 299-243.
- DURAND, J.; DAJOZ, I.; MOUSSET, S. et al. Gene flow in a facultative apomictic Poaceae, the savanna grass *Hyparrhenia diplandra*. **Genetics**, Pittsburgh, v. 156, p. 823-831, 2000.
- ESPIÑOZA, F.; URBANI, M.H.; MARTINEZ, E.J. et al. Effect of pollination timing on the rate of apomictic reproduction revealed by RAPD markers in *Paspalum notatum*. **Annals of Botany**, London, v.89, p. 165-170, 2002.
- ESTRADA-LUNA, A. A.; HUANCA-MAMANI, W.; ACOSTA-GARCIA, G. et al. Beyond prosmicity: from sexuality to apomixis in flowering plants. **In Vitro Cellular and Development Biology**, Largo, v.38, p. 146-151, 2002.
- GARCÍA, R.; ASÍNS, M.J.; FORNER, J. et al. Genetic analysis of apomixis in *Citrus* and *Poncirus* by molecular markers. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 99, p. 511-518, 1999.
- GRIMANELLI, D.; HERNANDEZ, M.; PEROTTI, E. et al. Dosage effects in the endosperm of diplosporous apomictic *Tripsacum* (Poaceae). **Sexual Plant Reproduction**, Berlin, v.10, p. 279-282, 1997.
- GRIMANELLI, D.; LEBLANC, O.; ESPINOSA, E. et al. Mapping diplosporous apomixis in tetraploid *Tripsacum*: one gene or several genes? **Heredity**, Essex, v. 80, p. 33-39, 1998 a.
- GRIMANELLI, D.; LEBLANC, O.; ESPINOSA, E. et al. Non-mendelian transmission of apomixis in maize-*Tripsacum* hybrids caused by a transmission rate distortion. **Heredity**, Essex, v. 80, p. 40-47 1998 b.
- GRIMANELLI, D.; LEBLANC, O.; PEROTTI, E. et al. Developmental genetics of gametophytic apomixis. **Trends in Genetics**, Amsterdam, v.17, p. 597-604, 2001a.
- GRIMANELLI, D.; TOHME, J.; GONZÁLEZ-DE-LEON, D. Applications of molecular genetics in apomixis research. In: SAVIDAN, Y.; CARMAN, J.G.; DRESSELHAUS, T. **The flowering of apomixis: from mechanisms to genetic engineering**. El Batan: CIMMYT, 2001b. cap.6, p. 84-94.
- GROSSNIKLAUS, U.; SPILLANE, C.; PAGE, D.R. et al. Genomic imprinting and seed development: endosperm formation with and without sex. **Current Opinion in Plant Biology**, Philadelphia, v.4, p. 21-17, 2001.
- GROSSNIKLAUS, U. From sexuality to apomixis: molecular and genetic approaches. In: SAVIDAN, Y.; CARMAN, J.G.; DRESSELHAUS, T. **The flowering of apomixis: from mechanisms to genetic engineering**. El Batan: CIMMYT, 2001. cap. 12, p. 168-211.
- GROSSNIKLAUS, U.; KOLTUNOW, A.; CAMPAGNE, M.L. A bright future for apomixis. **Trends in Plant Sciences**, Amsterdam, v. 3, p. 415-416, 1998.
- HANNA, W.W. Use of apomixis in cultivar development. In: SAPRKS, D.L. **Advances in Agronomy 56**. New York: Academic Press, 1995. p. 333-350.
- JESSUP, R.W.; BURSON, B.L.; BUROW, G.B. et al. Disomic inheritance, suppressed recombination, and allelic interactions govern apospory in buffelgrass as revealed by genome mapping. **Crop Science**, Madison, v. 42, p. 1688-1694, 2002.
- KNOX, R.B. Apomixis: seasonal and populational differences in a grass. **Science**, Washington, v.157, p. 325-326, 1967.
- KOLTUNOW, A. M.; JOHNSON, S.D.; BICKNELL, R.A. Apomixis is not developmentally conserved in related, genetically characterized *Hieracium* plants of varying ploidy. **Sexual Plant Reproduction**, Berlin, v. 12, p. 253-266, 2000.
- LEBLANC, O.; MAZZUCATO, A. Screening procedures to identify and quantify apomixis. In: SAVIDAN, Y.; CARMAN, J.G.; DRESSELHAUS, T. **The flowering of apomixis: from mechanisms to genetic engineering**. El Batan: CIMMYT, 2001. cap. 9, p. 121-136.
- MAHESHWARI, S. C.; MAHESHWARI, N.; KHURANA, J.P. et al. Engineering apomixis in crops: a challenge from plant molecular biologists in the next century. **Current Science**, Bangalore, v. 75, p. 1141-1147, 1998.
- MARTÍNEZ, E.J.; URBANI, M.H.; QUARIN, C.L. et al. Inheritance of apospory in bahiagrass, *Paspalum notatum*. **Hereditas**, Lund, v.135, p. 19-25, 2001.
- MATZK, F.; MEISTER, A.; BRUTOVSKA, R. et al. Reconstruction of reproductive diversity in *Hypericum perforatum* L. opens novel strategies to manage apomixis. **The Plant Journal**, Oxford, v. 26, p. 275-282, 2001.
- NAUMOVA, T.N. Apomixis in tropical fodder crops: cytological and functional aspects. **Euphytica**, Wageningen, v. 96, p. 93-99, 1997.
- NOGLER, G.A. How to obtain diploid apomictic *Ranunculus auricomus* plants not found in the wild state. **Botanica Helvetica**, Basel, v. 92, p. 13-22, 1982.
- NOYES, R.D. Diplospory and parthenogenesis in sexual x agamosperous (apomictic) *Erigeron* (Asteraceae) hybrids. **International Journal of Plant Science**, Chicago, v. 161, p. 1-12, 2000.
- NOYES, R.D.; RIESEBERG, L. H. Two independent loci control agamospermy (apomixis) in the triploid flowering plant *Erigeron annuus*. **Genetics**, Pittsburgh, v. 155, p. 379-390, 2000.
- PESSINO, S. C.; ORTIZ, J.P.A.; LEBLANC, O. et al. Identification of a maize linkage group related to apomixis in *Brachiaria*. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 94, p. 439-444, 1997.
- PESSINO, S.; ORTIZ, J.P.; HAYWARD, M.D. et al. The molecular genetics of gametophytic apomixis. **Hereditas**, Lund, v.130, p. 1-11, 1999.
- PUPILLI, F.; CACERES, M.E.; QUARIN, C.L. et al. Segregation analysis of RFLP markers reveals a tetrasomic inheritance in apomictic *Paspalum simplex*. **Genome**, Ottawa, v. 40, p. 822-828, 1997.

- QUARIN, C.L.; ESPINOZA, F.; MARTINEZ, E.J. et al. A rise of ploidy induces the expression of apomixis in *Paspalum notatum*. **Sexual Plant Reproduction**, Berlin, v.13, p. 243-249, 2001.
- RAMULU, K.S.; SHARMA, V.K.; NAUMOVA, T.N. et al. Apomixis for crop improvement. **Protoplasma**, Vienna, v. 208, p. 196-205, 1999.
- ROCHE, D.; CHEN, Z.; HANNA, W.W. et al. Non-mendelian transmission of an apospory-specific genomic region in a reciprocal cross between sexual pearl millet (*Pennisetum glaucum*) and an apomictic F1 (*P. glaucum* x *P. squamulatum*). **Sexual Plant Reproduction**, Berlin, v. 13, p. 217-223, 2001.
- SAVIDAN, Y. Genetics and utilization of apomixis for the improvement of guineagrass (*Panicum maximum* Jacq). In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 14., Lexington, 1981. **Proceedings**...Lexington, 1981. p. 182-184.
- SAVIDAN, Y.; CARMAN, J.G.; DRESSELHAUS, T. **The flowering of apomixis: from mechanisms to genetic engineering**. El Batan: CIMMYT, 2001. cap.11, p. 153-167.
- SAVIDAN, Y.; CARMAN, J.G.; DRESSELHAUS, T. **The flowering of apomixis: from mechanisms to genetic engineering**. El Batan: CIMMYT, 2001. 243 p.
- SAVIDAN, Y.; PERNÉS, J. Diploid-tetraploid-dihaploid cycles and the evolution of *Panicum maximum* Jacq. **Evolution**, Lawrence, v. 36, p. 596-600, 1982.
- SHERWOOD, R.T. Genetic analysis of apomixis. In: SAVIDAN, Y.; CARMAN, J.G.; DRESSELHAUS, T. **The flowering of apomixis: from mechanisms to genetic engineering**. El Batan: CIMMYT, 2001. cap. 5, p. 64-82.
- SPIELMAN, M.; VONKENOOG, R.; SCOTT, R.J. Genetic mechanisms of apomixis. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B**, London, v.358, p. 1095-1103, 2003.
- SPILLANE, C.; STEIMER, A.; GROSSNIKLAUS, U. Apomixis in agriculture: the quest for clonal seeds. **Sexual Plant Reproduction**, Zürich, v.14, p. 179-187, 2001a.
- SPILLANE, C.; VIELLE-CALZADA, J.P.; GROSSNIKLAUS, U. APO2001: a sexy apomixer in Como. **The Plant Cell**, Rockville, v.13, p. 1480-1491, 2001b.
- TALLIAFERRO, C.M.; BASHAW, E. C. Inheritance and control of obligate apomixis in breeding buffelgrass. **Crop Science**, Madison, v.6, p. 473-476, 1966.
- TAS, I.C.Q.; VAN DIJK, P.J. Crosses between sexual and apomictic dandelions (*Taraxacum*). I. The inheritance of apomixis. **Heredity**, Essex, v. 83, p. 707-714, 1999.
- VAN DIJK, P.J.; TAS, I.; FALQUE, M. et al. Crosses between sexual and apomictic dandelions (*Taraxacum*). II. The breakdown of apomixis. **Heredity**, Essex, v. 83, p. 715-721, 1999.