

POLIPLOIDIA E SEU IMPACTO NA ORIGEM E EVOLUÇÃO DAS PLANTAS SILVESTRES E CULTIVADAS

POLYPLOIDY AND ITS IMPACT ON THE ORIGIN AND EVOLUTION OF WILD AND CULTIVATED PLANTS

SCHIFINO-WITTMANN, Maria T. ¹

- REVISÃO BIBLIOGRÁFICA -

RESUMO

A poliploidia é considerada como um dos processos evolutivos mais marcantes nas plantas superiores. Muitas espécies silvestres e cultivadas são poliplóides, tendo surgido na natureza através de gametas não reduzidos. A estimativa da frequência de poliplóides vem sendo reavaliada pela constatação de que a paleopoliploidia é muito comum. Estudos recentes mostram que as espécies poliplóides, ao contrário do anteriormente aceito, são em sua maioria de origem múltipla, e que o processo de poliplodização, além de ser um evento dinâmico e recorrente, foi acompanhado de mudanças genéticas e epigenéticas, levando a uma extensa reestruturação em todos os níveis do genoma, como repadronização cromossômica, silenciamento gênico, novos padrões de expressão gênica, ação de transposons, invasão intergenômica e evolução coordenada. Nesta revisão são apresentados aspectos gerais da poliploidia e enfatizadas as informações mais recentes sobre a origem e evolução dos poliplóides.

Palavras-chave: autopoliploidia, alopopoliploidia, reestruturação genômica, origem recorrente, gametas não-reduzidos.

INTRODUÇÃO

A poliploidia, ou seja, a existência de mais de dois genomas no mesmo núcleo, é de ocorrência comum nas plantas, tendo desempenhado um importante papel na origem e evolução de plantas silvestres e cultivadas. De acordo com STEBBINS (1971), a poliploidia é provavelmente a alteração citogenética mais importante na especiação e evolução vegetal. No século 20, após a redescoberta dos trabalhos de Mendel e do entendimento entre herança e cromossomos, muitos pesquisadores dedicaram-se ao estudo da poliploidia em plantas, tanto do ponto de vista teórico como na sua utilização prática, o que levou à geração de uma grande quantidade de informações sobre tipos, aspectos evolutivos, ecológicos e taxonômicos de poliplóides, e possibilidades de manipulação da poliploidia na agricultura. Nos últimos dez a 15 anos, principalmente com o advento da biologia molecular, houve uma série de descobertas que revolucionaram o entendimento da origem e evolução dos poliplóides, especialmente o reconhecimento de sua origem múltipla e recorrente, e da ocorrência de uma extensa e rápida reorganização genômica. Os inúmeros aspectos da poliploidia podem ser consultados em trabalhos como os de STEBBINS (1971), LEWIS (1980a), LEITCH & BENNET (1997), RAMSEY & SCHEMSKE (1998, 2002), SOLTIS & SOLTIS (1999), OTTO & WHITTON (2000), WENDEL (2000), PIKAARD (2001) e WOLFE (2001), entre outros. Devido à extensão do tema, nesta revisão serão abordados rapidamente os aspectos gerais da poliploidia e sua aplicação prática, e enfatizados os

conhecimentos mais recentes sobre origem e evolução de poliplóides em plantas silvestres e cultivadas.

CONSIDERAÇÕES GERAIS

As estimativas de ocorrência de poliploidia nas plantas com flores encontradas na literatura são variáveis, desde aquela mais conservadora de 30 a 35% (STEBBINS, 1971), passando por valores de 47% (GRANT, 1971), 67% (LEWIS, 1980b), maior do que 70% (GOLDBLATT, 1980), até as mais recentes que sugerem que 95% das pteridófitas e até 80% das angiospermas sejam poliplóides (LEITCH & BENNET, 1997). A ocorrência de poliploidia é rara nas gimnospermas e altamente variável nas angiospermas, sendo que 43% das dicotiledôneas (principalmente das famílias Rosaceae, Rubiaceae e Compositae) e 58% das monocotiledôneas (principalmente das famílias Iridaceae e Gramineae) são poliplóides (GRANT, 1971). A hibridação seguida de poliploidia foi importantíssima na evolução, já que a duplicação cromossômica restaura a fertilidade nos híbridos, regularizando o pareamento meiótico (STEBBINS, 1971). Poliplóides em geral são bons colonizadores, podendo ocupar habitats pioneiros nos quais os ancestrais diplóides não são bem sucedidos (DE WET, 1980). Apresentam também um efeito tamponante maior em relação à capacidade de adaptação, pois por possuírem mais cópias genômicas dos que os diplóides, podem acumular mais variabilidade encoberta. Taxonomicamente os poliplóides podem ser um problema de equação complicada. Seriam citótipos de nível de ploídia diferente, raças cromossômicas de uma mesma espécie ou, aplicando-se o conceito biológico de espécie, seriam espécies diferentes, já que não haveria fluxo gênico entre as diferentes formas?

Tradicionalmente os poliplóides são classificados em autopoliplóides, originados pela duplicação de um mesmo genoma, e alopopoliplóides, originados pela duplicação de genomas diferentes, normalmente após um evento de hibridação. Um terceiro tipo de poliplóide, seriam os poliplóides segmentares (STEBBINS, 1971), ou seja, aqueles originados pela duplicação dos genomas de espécies próximas o suficiente para apresentarem uma certa homeologia cromossômica. As conseqüências citogenéticas e genéticas dos diversos tipos de poliplodização são diferentes: num autopoliplóide, por haver cópias iguais de um mesmo genoma, espera-se pareamento cromossômico em multivalentes e herança polissômica. Num alopopoliplóide genômico, a existência de genomas diferentes levaria à formação de apenas bivalentes intragenômicos e herança dissômica (SYBENGA, 1992). No caso dos alopopoliplóides

¹ Bióloga, Dr., Prof. Adjunto, Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Bolsista do CNPq. Caixa Postal 15100, 91501-970, Porto Alegre, RS. e-mail: mtschif@ufrgs.br

segmentares haveria um comportamento intermediário. Estas categorias nem sempre são claramente definidas, mas esta classificação é útil em estudos evolutivos (STEBBINS, 1971). Como será discutido posteriormente, durante a evolução há uma tendência à diploidização, ou seja, ao funcionamento do poliplóide como se fosse um diplóide, tanto no pareamento cromossômico como na herança. A opinião mais aceita e generalizada tem sido a de que os

os alopoliplóides são muito mais comuns na natureza do que os autopoliplóides (STEBBINS, 1971; 1980), e que a alopoliplóide teria tido um papel muito mais importante na evolução e especiação do que a autopoliploidia. Entretanto, RAMSEY & SCHEMSKE (1998), em uma extensa revisão e reanálise de registros de poliploidia na natureza, concluíram que a taxa de formação de autopoliplóides pode frequentemente ser maior que a de alopoliplóides.

POLIPLOIDIA, DOMESTICAÇÃO E MELHORAMENTO

Em torno de 40% das espécies cultivadas são poliplóides (SIMMONDS, 1980), como alfafa (*Medicago sativa*), algodão (*Gossypium hirsutum*), batata (*Solanum tuberosum*), batata doce (*Ipomoea batatas*), café (*Coffea arabica*), cana de açúcar (*Saccharum officinarum*), fumo (*Nicotiana tabacum*), morango (*Fragaria ananassa*), trigo (*Triticum aestivum*), dentre outras. Entretanto, não há necessariamente uma relação entre poliploidia e domesticação. HILU (1993) comparou a proporção de poliplóides em diversos tipos de culturas, anuais, perenes, produtoras de sementes ou cultivadas por suas partes vegetativas, em relação à taxonomia, habitat e estratégias reprodutivas e concluiu que a poliploidia não facilitou nem dificultou a domesticação.

A poliploidia induzida pode ser uma poderosa ferramenta para o melhoramento genético. Após a descoberta do efeito poliploidizante da colchicina (BLAKESLEE & AVERY, 1937), a indução de poliploidia teve uma época áurea, em que tentava-se poliploidizar o maior número possível de plantas cultivadas, mas, com o passar do tempo, esta técnica consagrou-se como uma ferramenta auxiliar em certos casos específicos de melhoramento (EVANS, 1981). No melhoramento, a indução de poliploidia pode ser utilizada de três maneiras básicas: por poliploidização na espécie, como um modo de tentar-se conseguir plantas maiores e melhores, já que poliplóides em geral são maiores e mais robustos que seu genitores diplóides, apresentando o chamado efeito "gigas"; por poliploidização de um híbrido, neste caso para restaurar a fertilidade do híbrido estéril, sintetizar uma nova espécie ou resintetizar uma já existente; ou como uma ponte para transferir genes de interesse entre níveis de ploidia diferentes, intra ou interespecíficos (DEWEY, 1980). O *Triticale*, um alopoliplóide de trigo e centeio, e única espécie criada pelo homem, é um exemplo de poliplóide artificial relativamente bem sucedido (MÜNTZIG, 1980). Além da indução de poliploidia somática por colchicina, óxido nítrico e outros antimitóticos, pela qual há uma tendência à homozigose, o processo também pode ser feito de modo sexual, através da seleção e cruzamentos de plantas com altas frequências de gametas não reduzidos, ou seja, gametas com o número somático de cromossomos. A poliploidização sexual permite manter a heterozigose e também pode ser utilizada como ponte para transferir genes de interesse entre níveis de ploidia diferentes (RAMANNA, 1992; RAMSEY & SCHEMSKE, 1998; SCHIFINO-WITTMANN & DALL'AGNOL, 2001).

DIPLÓIDES OU POLIPLÓIDES?

Poliploidias antigas são especialmente difíceis de detectar pois o tempo apaga os sinais de duplicação: a segregação dissômica é reestabelecida, rearranjos perturbam a sintenia cromossômica, e silenciamento ou diferenciação gênica obscurecem a duplicação gênica (OTTO & WHITTON, 2000).

O reconhecimento de que muitas das espécies vegetais chamadas de diplóides seriam na realidade poliplóides antigos ou residuais, não é um fato novo (STEBBINS, 1980), mas atualmente há uma aceitação geral de que a poliploidia antiga é muita ampla e que muitas, senão a grande maioria das espécies, apesar de cromossomicamente e pelo tipo de herança de seus genes comportarem-se como diplóides, são, na verdade paleopoliplóides (LEITCH & BENNET, 1997; MURRAY, 2002), ou seja, se originaram por ciclos anteriores de poliploidização. Isto foi deduzido inicialmente observando-se que muitas espécies chamadas de diplóides (por terem o menor número cromossômico conhecido dentro de um determinado gênero), na realidade apresentam um número muito alto de cromossomos quando comparados com os números de outros gêneros ou grupos relacionados. Outro aspecto foi a observação de bivalentes em plantas haplóides (já que, por definição, uma planta haplóide, por ter apenas um homólogo de cada par cromossômico, deveria apresentar apenas univalentes na meiose) obtidas em espécies diplóides e, finalmente, o grande volume de trabalhos moleculares demonstrando a extensão da reestruturação genômica, duplicação e silenciamento gênico (LEITCH & BENNET, 1997; SOLTIS & SOLTIS, 1999; MURRAY, 2002). Como exemplo de poliploidia antiga inferida por comparação de números cromossômicos, pode-se citar o gênero *Leucaena*, que possui espécies com $2n=52, 56, 104$ e 112 (SCHIFINO-WITTMANN et al., 2000), que são números altos quando comparados com 13 , que é o número básico sugerido para as Mimosoideae. Portanto, as espécies diplóides de *Leucaena* seriam, na verdade, tetraplóides e as ditas tetraplóides seriam octaplóides. Exemplos em que a poliploidia antiga foi inicialmente sugerida pela formação de bivalentes em haplóides são *Glycine max*, *Brassica campestris* e *Zea mays* (MURRAY, 2002). Outra maneira de detectar-se poliploidia antiga, através de análise citogenética, é a observação de ocorrência muito freqüente de multivalentes em espécies ditas diplóides, como em *Leucaena* (BOFF & SCHIFINO-WITTMANN, 2003) e pela utilização da hibridização genômica *in situ* (GISH), como em *Dahlia* (GATT et al., 1999) em cujos híbridos foi detectado pareamento entre e dentro dos genomas paternos. O exemplo do milho é um dos mais marcantes, pois esta espécie sempre havia sido considerada como diplóide mas, atualmente, através de várias abordagens, citogenéticas e moleculares, sabe-se ser um alopoliplóide que sofreu um extensivo rearranjo cromossômico (GAUT & DOEBLEY, 1997; SOLTIS & SOLTIS, 1999). À medida que os dados das análises com marcadores moleculares, mapeamento genômico, e a verificação da extensão da duplicação gênica, foram se acumulando, o número de casos em que a poliploidia antiga foi demonstrada vem aumentando, como em diversas espécies de *Brassica* e *Sorghum* (SOLTIS & SOLTIS, 1999), e até mesmo *Arabidopsis* (WOLFE, 2001), espécie muito utilizada na pesquisa genética, por, entre outras características, possuir um genoma pequeno. Seguindo esta linha de raciocínio chegar-se-ia à conclusão de a maioria das angiospermas, senão todas, seriam poliplóides (MURRAY, 2002). Até mesmo na história evolutiva dos

vertebrados foram identificados eventos muito antigos de poliploidia (WOLFE, 2001). Por tudo isto, há necessidade de se estabelecer critérios temporais e restringir um determinado grupo de estudo para definir-se o que é um paleopoliploide. Como os processos cíclicos de duplicação e divergência gênica levam a um conceito do genoma moderno das angiospermas como caracterizado por uma série de duplicações reticuladas de variada antiguidade, só as duplicações genômicas mais recentes podem ser classicamente reconhecidas como eventos de poliploidia (WENDEL, 2000). Caso contrário, quanto mais voltarmos no tempo geológico e ampliarmos o grupo de organismo em estudo, chegaremos à conclusão de que todos os seres vivos atuais surgiram por ciclos de poliploidia!

ORIGEM E EVOLUÇÃO DOS POLIPLÓIDES NA NATUREZA

Mudanças na ploidia podem representar 2 a 4% dos eventos de especiação nas plantas com flores e 7% em samambaias, e a especiação via poliploidia seria um dos modos predominantes de especiação simpátrica em plantas, já que pode levar a mudanças em larga escala na regulação gênica e processos ontogenéticos, e a mudanças imediatas na morfologia, sistema de reprodução e tolerâncias ecológicas (OTTO & WHITTON, 2000). Neopoliploides são normalmente diferenciados de seus genitores por uma combinação de caracteres morfológicos, fenológicos e de história de vida (RAMSEY & SCHEMSKE, 2002).

Na natureza, se houve surgimento de espécies poliplóides por duplicação somática, estas são raríssimas (DE WET, 1980). Aceita-se, já há bastante tempo, e todas as informações atuais corroboram isto, que os poliplóides surgiram pela união de gametas não reduzidos (HARLAN & DE WET, 1975; HERMSEN, 1984; RAMSEY & SCHEMSKE, 1998). Em sua revisão e reanálise de dados da literatura RAMSEY & SCHEMSKE (1998) mostram que também os triplóides tiveram um papel importante na origem dos poliplóides, pois muitos triplóides apresentam uma certa fertilidade, servindo de ponte entre diplóides e níveis de ploidia superiores, e novos poliplóides poderiam ser gerados através da ponte triplóide. Em populações diplóides de *Anthoxanthum odoratum*, a formação de sementes triplóides, a partir de gametas não reduzidos, ocorre de forma constante e regular, sugerindo que a hipótese da ponte triplóide de RAMSEY & SCHEMSKE (1998) pode, em muitas espécies, ter um papel importante na gênese de autotetraplóides em populações diplóides (BRETAGNOLLE, 2001).

Certamente a descoberta mais revolucionária quanto à origem dos poliplóides, foi a demonstração de que muitas, senão a maioria, das espécies poliplóides conhecidas tiveram origens múltiplas ou seja, que o evento de poliploidização ocorreu de forma recorrente, envolvendo ancestrais variados (SOLTIS & SOLTIS, 1995; 1999). A idéia tradicional era de que, após o evento de poliploidização, a população, ou espécie nova, teria se expandido e colonizado novos espaços. A origem única dos poliplóides parece, portanto, ser a exceção e não a regra, podendo-se, portanto, falar "nas origens das espécies" poliplóides. Essas conclusões foram possíveis principalmente através de diversas análises moleculares que identificaram, em uma mesma espécie ou população poliplóide, a existência de diferentes haplótipos de DNA nuclear e de cloroplasto (cp DNA). Em *Tragopogon miscellus* e *T. mirus*, alopóliploides que surgiram na região de Washington e Idaho em tempos históricos (cerca de 70 anos), há indícios

de que a poliploidização ocorreu até 20 e 12 vezes, respectivamente, mesmo em um espaço geográfico restrito (SOLTIS et al. 1995). Em *Draba norvegica*, o número de vezes do surgimento do poliplóide seria 13 (SOLTIS & SOLTIS, 1995). Em *Heuchera grossularifolia* (SEGRAVES et al., 1999) a autopoliploidia surgiu pelo menos duas vezes durante a história evolutiva da espécie, e potencialmente sete, inclusive com indícios de migração antiga entre populações de origens independentes, ou formação localizada de poliplóides. Em *Chelone* (NELSON & ELISENS, 1999), a análise de isoenzimas de 61 populações, e estudos morfológicos em 33, verificaram amplas variações sugerindo origens politípicas dos alotetraplóides e alohexaplóides. Em *Arabis holboellii*, SHARBEL & MITCHEL-OLDS (2001) concluíram que a autotriploidia surgiu repetida e independentemente dentro do complexo da espécie. Mesmo na espécie endêmica, *Sphagnum troendelagicum*, originada por alopóliploidia a partir de *S. balticum* e *S. tenellum*, dados de morfologia, RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA), isoenzimas e citologia indicam origem recorrente (SASTAD et al., 2001). LEITCH & BENNET (1997) referem existir mais de 40 exemplos de origens múltiplas de alo e autopoliplóides em angiospermas, pteridófitas e briófitas. Há casos de sugestão de origem única de poliplóides, mas estes parecem ser exceções. Evidência de RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism) e citogenética indicam origem única para o alotetraplóide *Arachis hypogea* (KOCHERT et al., 1996). Em *Draba ladina*, espécie alopóliploide endêmica dos Alpes suíços, informações de cp DNA e DNA nuclear, sugerem ser a espécie relativamente jovem, com origem única a partir de *D. aizoides* e *D. tomentosa* (WIDMER & BALTISBERGER, 1999). Dados de alozimas e cp DNA no alotriploide *Dactylorhiza insularis* (BULLINI et al., 2001) e cp DNA no alopóliploide *Arabidopsis suecica* (SÄLL et al., 2003) indicam também origem única. O exemplo mais interessante de uma provável origem única é o alopóliploide *Spartina anglica*, que surgiu em tempos históricos na costa da Grã-Bretanha. Nesta região ocorria, em ambientes salobros, uma espécie nativa, *S. maritima*, com $2n=60$ cromossomos. No início do século XIX uma espécie da América do Norte, *S. alterniflora*, com $2n=62$ cromossomos, foi introduzida na região, provavelmente através de propágulos aderidos aos cascos de navios. Ocorreram cruzamentos entre as duas espécies, dando origem, por volta de 1870, a um híbrido estéril, *S. townsendii* ($2n=61$). Por poliploidização deste híbrido surgiu, em torno de 1880, *S. anglica*, espécie fértil com $2n=122$ cromossomos, que rapidamente expandiu-se suplantando, e quase extinguindo, a espécie nativa. Análises moleculares apoiam a sugestão de origem única, com *S. alterniflora* como o genitor feminino (AYRES & STRONG, 2001; BAUMEL et al., 2001). Como, para a maioria dos poliplóides, poucas populações foram estudadas, a extensão real dos casos de origem múltipla de poliplóides é desconhecida, mas certamente está subestimada (SOLTIS & SOLTIS, 1999). Além da origem recorrente, a possibilidade de haver fluxo gênico entre populações diplóides e poliplóides, e também entre poliplóides de diferentes origens, mostra que os poliplóides podem ser altamente variáveis geneticamente.

Além disto, as mudanças em características tais como metabolismo, taxas de desenvolvimento, regulação gênica e tolerâncias fisiológicas, que acompanham a poliploidia, podem alterar interações bióticas, tolerâncias ecológicas e facetas do isolamento reprodutivo. Estes traços tem papéis críticos no estabelecimento e diversificação de linhagens poliplóides recentemente formadas (OTTO & WHITTON, 2000). Os novos fenótipos, que freqüentemente surgem com

a formação de poliplóides, podem contribuir para seu sucesso na natureza ou para sua seleção para uso na agricultura (OSBORN et al., 2003).

O QUE OCORRE OU OCORREU NOS GENOMAS APÓS A POLIPLÓIDIZAÇÃO?

A poliploidia parecer ser um processo muito mais dinâmico e em andamento nas plantas do que em outros organismos (RAMSEY & SCHEMSKE, 2002).

Um comportamento comum aos poliplóides estabelecidos é sua diploidização, ou seja, apesar de terem mais de dois genomas, iguais ou semelhantes, a tendência é que, ao longo do tempo, passem a comportar-se como diplóides. Isto tanto ao nível da herança gênica, que tende a passar de multissômica a dissômica, como ao nível do pareamento cromossômico na meiose: enquanto que em poliplóides jovens é comum a formação de multivalentes (RAMSEY & SCHEMSKE, 2002), a tendência, mesmo em autopoliplóides, é a regularização do pareamento, com formação exclusiva, ou quase, de bivalentes. O genoma do poliplóide é reestruturado e passa a comportar-se como diplóide.

Ao nível gênico, a duplicação gênica é a consequência imediata da poliplóidização. Alguns processos em poliplóides operam acima do nível organizacional dos genes duplicados, como mudanças cromossômicas intergenômicas, evolução saltatória não Mendeliana, invasão intergenômica e estabilização citonuclear (WENDEL, 2000). Há cada vez mais evidências demonstrando que uma ampla, e muitas vezes rápida, mudança genômica pode ocorrer após a formação dos poliplóides, em todos os níveis do genoma, do DNA ao cromossomo (LEITCH & BENNET, 1997; SOLTIS & SOLTIS, 1999). Apesar de ainda não estarem bem entendidas as causas de variação nova nos poliplóides, podem envolver variação em expressão gênica regulada pela dose, interações regulatórias alteradas e rápidas mudanças genéticas e epigenéticas (OSBORN et al., 2003). A poliplóidização pode representar um período de transição durante o qual mudanças genômicas ocorrem, potencialmente produzindo novos complexos gênicos e facilitando evolução rápida (SOLTIS & SOLTIS, 1999).

Muitas das informações sobre o assunto foram obtidas através de poliplóides existentes ou através da ressíntese de poliplóides conhecidos. Mesmo considerando que poliplóides já estabelecidos freqüentemente mostram uma amplitude de variação, ausente de seus prováveis progenitores diplóides, aspectos como a contribuição potencial das mudanças genéticas e epigenéticas para esta variação são difíceis de serem avaliados, já que muitas vezes os exatos genomas contribuintes são desconhecidos, ou passaram por mudanças evolutivas desde a formação do poliplóide (OSBORN et al., 2003). O estudo ao nível de seqüências de DNA em organismos modelos, cujos genomas mostram claras evidências de duplicação genômica, são muito importantes, pois indicam como são ou seriam os produtos da duplicação genômica (WOLFE, 2001). Todas as informações recentes mostram que a diploidização ocorreu por uma ampla reestruturação genômica, com alterações e mudanças ao nível gênico, incluindo evolução coordenada, silenciamento gênico, reestruturação cromossômica, ação de transposons e novos padrões de expressão gênica. Entretanto, a base genética da diploidização, ou seja, o processo evolutivo pelo qual um genoma poliplóide se transforma em um diplóide ainda é um grande mistério (WOLFE, 2001).

A técnica de hibridização *in situ* genômica (GISH) demonstrou a extensão e rapidez da reorganização intra e intergenômica nos poliplóides ao nível cromossômico, verificando rearranjos entre diferentes genomas e cromossomos de poliplóides, o que anteriormente era considerado mínimo, como em *Nicotiana tabacum* e *Avena fatua*, nas quais foram identificadas, respectivamente nove e oito translocações entre os genomas ancestrais (LEITCH & BENNET, 1997; DATSON & MURRAY, 2003).

Ao nível gênico, genes duplicados por poliploidia podem reter sua função original ou similar, sofrer diversificação na função ou na regulação, ou uma das cópias pode ser silenciada através de mutação ou mudanças epigenéticas. Genes duplicados podem também interagir através de recombinação interlocos, conversão gênica ou evolução coordenada (WENDEL (2000). Duplicação gênica, e consequente silenciamento, são dois dos aspectos mais marcantes da evolução por poliploidia, mas as taxas de silenciamento são mais baixas do que esperado pelos modelos de genética de populações, pela possibilidade de manutenção de uma função similar, aquisição de novas funções e interação entre genes duplicados (WENDEL, 2000). Em alguns poliplóides os genes duplicados podem sofrer uma divergência imediata de função (OTTO, 2003).

A extensão e a rapidez da reestruturação genômica pode variar de planta para planta. Em *Brassica*, através da análise de poliplóides naturais e sintéticos, há evidência de mudança genômica rápida e ampla. Os alopoliplóides naturais mostram uma extensa reorganização quando comparados com seus progenitores diplóides, e grandes mudanças genômicas são verificadas já em poucas gerações de alopoliplóides sintéticos (SOLTIS & SOLTIS, 1999). Em alopoliplóides artificiais de *Arabidopsis*, além de uma grande instabilidade fenotípica quanto à morfologia, época de florescimento e fertilidade, em comparação com diplóides cultivados no mesmo ambiente, ocorrem mudanças rápidas na regulação gênica, incluindo silenciamento (COMAI, 2000; COMAI et al., 2000). Essas incompatibilidades entre os diferentes genomas componentes destes alopoliplóides poderiam ser explicadas por modelos que consideram mecanismos genéticos e epigenéticos, entre os quais aquele que sugere que a ativação de transposons heterocromáticos (o choque genômico de McClintock) poderia levar a uma ampla perturbação da expressão gênica, talvez por uma interação de silenciamento entre transposons ativados e genes eucromáticos (COMAI, 2000). Em alopoliplóides do grupo *Aegilops-Triticum* as mudanças genômicas são muito rápidas, com eliminação de seqüências genômico-específicas já nas plantas F1, e eliminação de seqüências cromossomo-específicas a partir da primeira geração de alopoliplóides. Essa eliminação de seqüências é muito ampla, e é possível que isto leve à diferenciação dos cromossomos homoeólogos no nível poliplóide, desta maneira fornecendo a base para o comportamento meiótico tipo-diplóide nestes alopoliplóides recém-formados (OZKAN et al., 2001; 2002). A eliminação de seqüências e a metilação de citosina são respostas rápidas e reproduzíveis do genoma à hibridação ampla e poliploidia neste grupo, sendo que a maior freqüência de eliminação de seqüências, já na F1 ou após o evento de duplicação cromossômica do híbrido, depende do tipo de cruzamento, sendo também detectada, em alguns casos, eliminação preferencial das seqüências de um dos genitores (SHAKED et al., 2001). A quantidade de DNA nuclear é menor nestes alopoliplóides do que a esperada, caso houvesse uma aditividade dos genomas, o que sugere que a mudança não aditiva, que ocorre durante a

alopoliploidização, pode representar uma adaptação ao estresse genômico causado pela hibridação e pela poliploidização (OZKAN et al., 2003).

Ao contrário, em *Gossypium*, através da análise por AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) de alotetraplóides, alopóliploides, seus progenitores e suas progênies, em um total de cerca de 22 mil locos genômicos, foi observada aditividade genômica, e mínimas mudanças epigenéticas durante a formação dos alopóliploides (LIU et al., 2001). Estes dados contrastam fortemente com o observado em *Brassica*, *Arabidopsis* e *Triticum-Aegilops*, e também com as evidências de transferência intergenômica de algumas seqüências de DNA repetitivo após a formação do algodão tetraplóide natural (ZHAO et al., 1998). Esses contrastes indicam que a especiação por poliploidia em plantas é acompanhada por uma ampla gama de fenômenos evolutivos moleculares, que pode variar muito de acordo com os grupos taxonômicos e os constituintes genômicos envolvidos (LIU et al., 2001).

A nível cromossômico, a diploidização do poliplóide é refletida pela regularização do pareamento cromossômico, ou seja, pela formação de apenas bivalentes na meiose. RAMSEY & SCHEMSKE (2002), revisando dados da literatura sobre neopoliplóides verificaram que auto e alopóliploides recém-formados exibem grande complexidade meiótica, incluindo pareamento multivalente, herança multissômica e produção de gametas não balanceados e sua progênie inclui uma alta freqüência de aneuplóides, pseudoeuplóides e recombinantes, o que pode contribuir para a variabilidade fenotípica observada nestes poliplóides jovens. Ao contrário do comumente aceito, não encontraram evidências de que a fertilidade de neoautopóliploides seja menor que a dos neaalopóliploides e também verificaram há uma rápida tendência à regularização do pareamento, principalmente por seleção contra configurações meióticas que geram gametas não balanceados. As combinações gênicas, ou cromossômicas, reunidas em um alopóliploide, podem não ser eliminadas através da segregação mendeliana. Há vários indícios de que a eliminação de seqüências de DNA e alteração dos padrões de metilação podem permitir a restauração da fertilidade (RIESEBERG, 2001). Essa restauração da fertilidade seria consequência, ao menos em parte, da regularização do pareamento cromossômico, e essa regularização seria devida à "poda" de seqüências de DNA, de tal magnitude que apenas cromossomos realmente homólogos poderiam parear, o que é apoiado pelas observações de OZKAN et al. (2001) no grupo *Triticum-Aegilops*. No trigo hexaplóide, o pareamento intragenômico, ou seja, apenas possibilitando a formação de bivalentes entre cromossomos do mesmo genoma (A, B e D), é controlado pelo gene *Ph1* (RILEY & CHAPMAN, 1958) que está localizado no braço longo do cromossomo 5B, além diversos modificadores menores. O *Ph1*, que talvez seja um supergene ou uma região heterocromática com efeito epigenético, atuaria corrigindo os sítios de pareamento incorreto, de tal modo que apenas os cromossomos realmente homólogos iriam parear (MOORE, 2002). Em alopóliploides sintéticos de *Arabidopsis*, o pareamento preferencial de homólogos ocorre já na terceira geração após sua formação (COMAI et al., 2003).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O progresso no conhecimento da importância e mecanismos da poliploidia em plantas, principalmente pelo

acúmulo de conhecimento nas duas últimas décadas, mostra que a maioria das espécies poliplóides são polifiléticas, que muitas das espécies ditas diplóides são, na realidade poliplóides antigos, e que a evolução por poliploidia foi acompanhada por uma extensa reorganização em todos os níveis do genoma, incluindo repadronização cromossômica, silenciamento gênico, eliminação de seqüências, ação de elementos transponíveis, efeitos de dose gênica, invasão intergenômica e efeitos epigenéticos. Muito ainda precisa ser investigado, por exemplo, quanto à exata base genética da diploidização, que transforma um poliplóide em um diplóide funcional, às possíveis diferenças entre diversos organismos quanto às mudanças que acompanham a poliploidia, à real extensão da paleopoliploidia e, face aos novos conhecimentos, à real freqüência de autopóliploides em relação a alopóliploides. As perspectivas são de que, nos próximos anos, através do estudo de populações naturais e poliplóides artificiais, teremos uma panorâmica mais abrangente, talvez até mesmo mais intrigante, sobre este fascinante aspecto da evolução em plantas.

ABSTRACT

Polyploidy is considered to be one of the most important evolutionary processes in higher plants. Many wild and cultivated plants are polyploid, originating in nature from unreduced gametes. The estimation of polyploid frequency is being reevaluated due to the evidences of the widespread occurrence of paleopolyploidy. Recent studies show that most polyploid species are, opposed to earlier assumptions, of multiple origins and that polyploidization, besides being a dynamic and recurrent process, has been accompanied by genetic and epigenetic changes, what led to a wide genome reorganization in all levels, such as chromosome repatterning, gene silencing, new patterns of gene expression, action of transposons, intergenomic invasion and concerted evolution. In this revision the general aspects of polyploidy are outlined, and the most recent information on the origin and evolution of plants are discussed.

Key words: autoploidy, allopolyploidy, genome repatterning, recurrent origin, unreduced gametes.

REFERÊNCIAS

- AYRES, D.R.; STRONG, D.R. Origin and genetic diversity of *Spartina anglica* (Poaceae) using nuclear DNA markers. **American Journal of Botany**, St. Louis, v.88, p. 1863-1867. 2001.
- BAUMEL, A.; AINOUCHE, M.L.; LEVASSEUR, J. E. Molecular investigations in populations of *Spartina anglica* C.E. Hubbard (Poaceae) invading coastal Brittany (France). **Molecular Ecology**, Oxford, v. 10, p. 1689-1701. 2001.
- BLAKESLEE, H., AVERY, A.G. Methods of inducing doubling of chromosomes in plants. **Journal of Heredity**, Washington, v. 28, p.393-411, 1937.
- BOFF, T.; SCHIFINO-WITTMANN, M.T. Segmental allopolyploidy and paleopolyploidy in species of *Leucaena* Benth: evidence from meiotic behaviour analysis. **Hereditas**, Lund, v. 138, p. 27-35. 2003.
- BRETAGNOLLE, F. Pollen production and spontaneous polyploidization in diploid populations of *Anthoxanthum alpinum*. **Biological Journal of the Linnean Society**, London, v. 72, p. 241-247. 2001.
- BULLINI, L. ; CIANCHI, R.; ARDUINO, P. et al. Molecular evidence for allopolyploid speciation and a single origin of the western Mediterranean orchid *Dactylorhiza insularis*

- (Orchidaceae). **Biological Journal of the Linnean Society**, London, v. 72, p. 193-201. 2001.
- COMAI, L. Genetic and epigenetic interactions in allopolyploid plants. **Plant Molecular Biology**, Dordrecht, v. 43, p. 387-399. 2000.
- COMAI, L.; TYAGI, A.P.; WINTER, K. et al. Phenotypic instability and rapid gene silencing in newly formed *Arabidopsis* allotetraploids. **The Plant Cell**, Rockville, v. 12, p.1551-1567. 2000.
- COMAI, L.; TYAGI, A.P.; LYSAK, M.A. FISH analysis of meiosis in *Arabidopsis* allopolyploids. **Chromosome Research**, Dordrecht, v.11, p. 217-226. 2003.
- DATSON, P.M.; MURRAY, B.G. The use of in situ hybridization to investigate plant chromosome diversity. In: SHARMA, A.K.; SHARMA, A. **Plant genome - biodiversity and evolution**. Enfield: Science Publishers, 2003. cap. 11, p. 297-318.
- DE WET, J.M.J. Origins of polyploids. In: LEWIS, W.H. **Polyploidy: biological relevance**. New York: Plenum. 1980. p. 3 -15.
- DEWEY, D.R. Some applications and misapplications of induced polyploidy to plant breeding. In: LEWIS, W.H. **Polyploidy: biological relevance**. New York: Plenum. 1980. p. 445 -469.
- EVANS, G.M. Polyploidy and crop improvement. **Journal of the Agricultural Society of Wales**, Aberystwyth, v. 62, p. 93-116, 1981.
- GATT, M.; HAMMETT, K.; MURRAY, B.G. Confirmation of ancient polyploidy in *Dahlia* (Asteraceae) species using genomic *in situ* hybridization. **Annals of Botany**, Bristol, v. 84, p. 39-48. 1999.
- GAUT, B.S.; DOEBLEY, J.F. DNA sequence evidence for the segmental allotetraploid origin of maize. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, Washington, v. 94, p. 6809-6814. 1997.
- GOLDBLATT, P. Polyploidy in angiosperms: monocotyledons. In: LEWIS, W.H. **Polyploidy: biological relevance**. New York: Plenum. 1980. p. 219-239.
- GRANT, V. **Plant speciation**. New York: Columbia University Press, 1971. 435 p.
- HARLAN, J.R., DE WET, J.M.J. On Ö Winge and a prayer: the origins of polyploidy. **The Botanical Review**, New York, v.41, n.4, p.311-390. 1975.
- HERMSEN, J.G.T. The potential of meiotic polyploidization in breeding allogamous crops. **Iowa Sate Journal of Research**, Ames, v.58, n.4, p. 435-448. 1984.
- HILU, K. W. 1993. Polyploidy and the evolution of domesticated plants. **American Journal of Botany**, St. Louis, v.80, p. 1494-1499. 1993.
- KOCHERT, G.; STALKER, H.T.; GIMENES, M. et al. RFLP and cytogenetic evidence on the origin and evolution of allotetraploid domesticated peanut, *Arachys hypogea* (Leguminosae). **American Journal of Botany**, St. Louis, v.83, p. 1282-1291. 1996.
- LEITCH, I.J., BENNET, M.D. Polyploidy in angiosperms. **Trends in Plant Science**, Oxford, V. 2, p. 470-476. 1997.
- LEWIS, W.H. **Polyploidy: biological relevance**. New York: Plenum. 1980a. 583 p.
- LEWIS, W.H. Polyploidy in angiosperms: dicotyledons. In: LEWIS, W.H. **Polyploidy: biological relevance**. New York: Plenum. 1980b. p. 241-267.
- LIU, B.; BRUBAKER, C.L.; MERGEAI, G. et al. Polyploid formation in cotton is not accompanied by rapid genomic changes. **Genome**, Ottawa, v.44, p-321-330. 2001.
- MOORE, G. Meiosis in allopolyploids - the importance of 'Teflon' chromosomes. **Trends in Genetics**, Oxford, v. 18, p. 456-463. 2002.
- MÜNTZIG, A. Problems of allopolyploidy in *Triticale*. In: LEWIS, W.H. **Polyploidy: biological relevance**. New York: Plenum. 1980. p. 409 -425.
- MURRAY, B.G. Trees, maps and FISH: the application of genome based technologies to the analysis of chromosome evolution. **Current Genomics**, Sharjah, v. 3, p. 539-550. 2002.
- NELSON, A.D.; ELISENS, W.J. Polyploid evolution and biogeography in *Chelone* (Scrophulariaceae): morphological and isozyme evidence. **American Journal of Botany**, St. Louis, v. 86, p. 1487-1501. 1999.
- OSBORN, T.C.; PIRES, J.C.; BIRCHLER, J.A. et al. Understanding mechanisms of novel gene expression in polyploids. **Trends in Genetics**, Oxford, v. 19, p.141-147. 2003.
- OTTO, S.P.; WHITTON, J. Polyploid incidence and evolution. **Annual Review of Genetics**, Palo Alto, v.34, p. 401-437. 2000.
- OTTO, S.P. In polyploids, one plus one does not equal two. **Trends in Ecology and Evolution**, Oxford, v. 18, p. 431-433. 2003.
- OZKAN, H.; LEVY, A.A.; FELDMAN, M. Allopolyploidy-induced rapid genome evolution in the wheat (*Aegilops-Triticum*) group. **The Plant Cell**, Rockville, v.13, p. 1735-1747. 2001.
- OZKAN, H.; LEVY, A.; FELDMAN, M. Rapid differentiation of homoeologous chromosomes in newly-formed allopolyploid wheat. **Israel Journal of Plant Sciences**, Jerusalem, v. 50, p. 65-76. 2002.
- OZKAN, H.; TUNA, M.; ARUMUGANATHAN, K. Nonadditive changes in genome size during allopolyploidization in the wheat (*Aegilops-Triticum*) group. **Journal of Heredity**, Washington, v. 94, p. 260-264. 2003.
- PIKAARD, C.S. Genomic change and gene silencing in polyploids. **Trends in Genetics**, Oxford, v. 17, p. 675-677. 2001.
- RAMANNA, M.S. The use of 2n gametes in breeding polysomic polyploid species: some achievements and perspectives. In: MARIANI, A.; TAVOLETTI, S. **Gametes with somatic chromosome number in the evolution and breeding of polyploid polysomic species: achievements and perspectives**. Perugia: Forage Plant Breeding Institute, 1992. p. 91-99.
- RAMSEY, J.; SCHEMSKE, D.W. Neopolyploidy in flowering plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v.33, p. 589 -639. 2002.
- RAMSEY, J.; SCHEMSKE, D.W. Pathways, mechanisms and rates of polyploid formation in flowering plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v.29, p.467-501. 1998.
- RIESEBERG, L.H. Polyploid evolution: keeping the peace at genomic reunions. **Current Biology**, London, v. 11, p. 925-928. 2001.
- RILEY, R.; CHAPMAN, V. Genetic control of the cytologically diploid behaviour of hexaploid wheat. **Nature**, London, v. 182, p. 713-715. 1958.
- SÄLL, T.; JAKOBSSON, M.; LIND-HALLDÉN, C. et al. Chloroplast DNA indicates a single origin of the allotetraploid *Arabidopsis suecica*. **Journal of Evolutionary Biology**, Oxford, v.16, p. 1019-1029. 2003.
- SASTAD, S.M.; STENOIEN, H.K.; FLATBERG, K.I. et al. The narrow endemic *Sphagnum troendelagicum* is an allopolyploid

- derivative of the widespread *S. balticum* and *S. tennelum*. **Systematic Botany**, Laramie, v. 26, p. 66-74. 2001.
- SCHIFINO-WITTMANN, M.T.; CARDOSO, M. B.; BOFF, T.; SIMIONI, C. Chromosome numbers and unreduced gametes in species of *Leucaena* Benth (Leguminosae) – new contributions for the taxonomy, evolutionary studies and breeding of the genus. In: GUTTENBERGER, H. et al. **Cytogenetic studies of forest trees and shrubs - Review, present status and outlook on the future**. Zvolen: Arbora , 2000. p.181-190.
- SCHIFINO-WITTMANN, M.T.; DALL' AGNOL, M. Gametas não-reduzidos no melhoramento de plantas. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 31, p. 169-175. 2001.
- SEGRAVES, K.A.; THOMPSON, J.N.; SOLTIS, P.S. et al. Multiple origins of polyploidy and the geographic structure of *Heuchera grossularifolia*. **Molecular Ecology** , Oxford, v. 8, p. 253-262. 1999.
- SHAKED, H.; KASHKUSH, K.; OSKAN, H. et al. Sequence elimination and cytosine methylation are rapid and reproducible responses of the genome to wide hybridization and allopolyploidy in wheat. **The Plant Cell**, Rockville, v. 13, p. 1749-1759. 2001.
- SHARBEL, T.F.; MITCHEL-OLDS, T. Recurrent polyploid origins and chloroplast phylogeography in the *Arabidopsis holboellii* complex (Brassicaceae). **Heredity**, Essex, v. 87, p. 59-68. 2001.
- SIMMONDS, N.W. Polyploidy in plant breeding. **Span**, London, v.23, p. 73-75. 1980.
- SOLTIS, D.E., SOLTIS, P. S. The dynamic nature of polyploid genomes. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, New York, v. 92, p. 8089-8091. 1995.
- SOLTIS, D.E.; SOLTIS, P.S. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. **Trends in Ecology and Evolution**, Oxford, v.14, p. 348-352. 1999.
- SOLTIS, P. S.; PLUNKETT, G.M.; NOVAK, S.J. et al. Genetic variation in *Tragopogon* species: additional origins of the allotetraploids *T. mirus* and *T. miscellus*. **American Journal of Botany**, St. Louis, v. 82, p. 1329-1341. 1995.
- STEBBINS, G.L. **Chromosomal evolution in higher plants**. Reading: Addison-Wesley, 1971. 216 p.
- STEBBINS, J.L. 1980. Polyploidy in plants: unsolved problems and prospects. In: LEWIS, W.H. **Polyploidy: biological relevance**. New York: Plenum. 1980. p. 495 -519.
- SYBENGA, J. **Cytogenetics in Plant Breeding**. Berlin: Springer, 1992. 469 p.
- WENDEL, J.F. Genome evolution in polyploids. **Plant Molecular Biology**, Dordrecht, v. 42, p. 225-249. 2000.
- WIDMER, A.; BALTISBERGER, M. Molecular evidence for allopolyploid speciation and a single origin of the narrow endemic *Draba ladina* (Brassicaceae). **American Journal of Botany**, St. Louis, v. 86, p. 1282-1289. 1999.
- WOLFE, K.H. Yesterday's polyploids and the mystery of diploidization. **Nature Reviews Genetics**, New York , v.2, p. 333-341. 2001.
- ZHAO, X.; SI, Y.; HANSON, R.E. et al. Dispersed repetitive DNA has spread to new genomes since polyploid formation in cotton. **Genome Research**, Cold Spring, v. 8, p. 479-492. 1998.