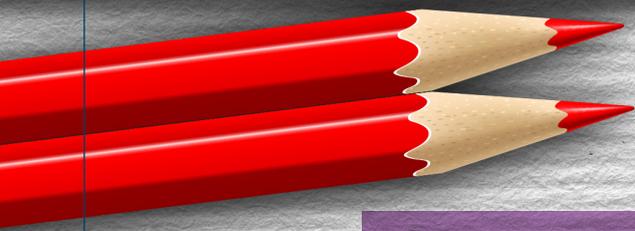
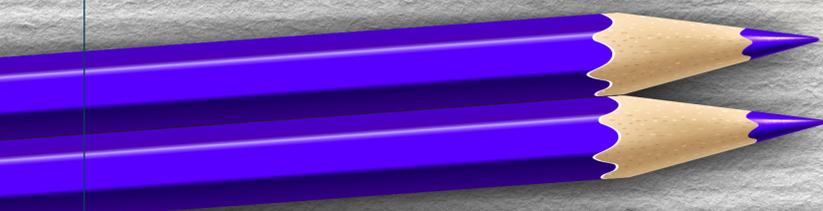


Poliploidia: a mutação que mudou a história dos seres vivos

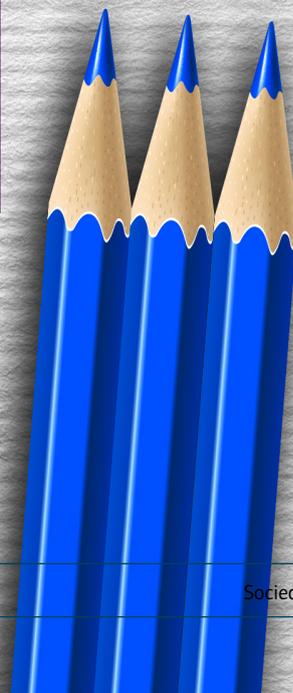
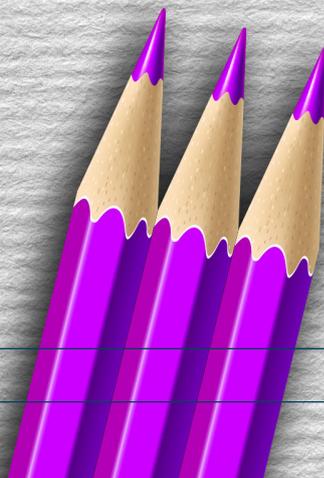


Marcelo Guerra

Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Botânica,
Laboratório de Citogenética e Evolução Vegetal, Recife, PE

Autor para correspondência - msfguerra@gmail.com

Palavras-chave: cromossomos, evolução, híbrido, Nothoscordum,
plantas cultivadas, poliploidia





A poliploidia é uma mutação resultante de uma falha na divisão celular que leva à duplicação do número de cromossomos. Essa duplicação pode ter efeitos os mais diversos, e alguns até antagônicos, como: causar esterilidade ou melhorar a fertilidade dos híbridos, ser fatal para a sobrevivência do indivíduo ou gerar indivíduos mais vigorosos e até mesmo formar novas espécies. Como isso é possível? Conheça alguns segredos da mutação que alterou a história dos seres vivos.

Quando pensamos em eventos que mudaram drasticamente a vida no nosso planeta logo nos vem à mente a espetacular colisão de um enorme meteoro no México, há cerca de 66 milhões de anos, que levou à extinção milhares de espécies, incluindo os dinossauros, e favoreceu indiretamente outros organismos, como os mamíferos. Mas, foram as mutações genéticas, pequenos eventos imperceptíveis e numerosos, que causaram as mais extensas e impressionantes mudanças que acompanharam a história dos seres vivos. As mutações mais conhecidas são aquelas que alteram um ou poucos nucleotídeos de um gene, como no caso do albinismo. Mutações desse tipo não são muito mais frequentes porque as células possuem um sistema de reparo que permite detectar e corrigir a grande maioria desses erros.

Mas há também mutações genéticas que não afetam diretamente o DNA e sim a separa-

ção dos cromossomos, gerando indivíduos com um cromossomo a mais ou a menos, como no caso da trissomia do cromossomo 21. O número de genes envolvidos em uma única trissomia é muito grande e o efeito no organismo geralmente é devastador. Imagine o que acontece quando o erro na separação afeta não apenas um cromossomo mas sim todos os cromossomos, gerando células com duas vezes mais cromossomos, as chamadas células poliploides. Certamente, terá um efeito no genoma mais catastrófico que qualquer cromossomo extra, levando à morte imediata do mutante. Ou será que não? O fato é que muitas das espécies do nosso dia a dia, como a banana, o trigo, o café, a batata-inglesa e diversas outras, surgiram em decorrência de uma mutação desse tipo (Figura 1). Como isso é possível se todos os genes do organismo encontram-se em doses exageradas nos poliploides?



Figura 1. Café da manhã com poliploides. Banana triploide ($2n = 33$), abacaxi tetraploide ($2n = 100$), morango octoploide ($2n = 56$), pães de trigo hexaploide ($2n = 42$), açúcar de cana-de-açúcar dodecaploide ($12x$) ($2n = 100-130$), café tetraploide ($2n = 44$) e kiwi hexaploide ($2n = 174$). Até a flor calanchoe é um tetraploide, com $2n = 68$.

Para muitos organismos, a poliploidia causa um descontrole fatal na expressão gênica e os embriões poliploides morrem antes de concluírem o desenvolvimento. Em plantas, no entanto, a duplicação de todo o conjunto cromossômico é bastante tolerada, mais até que uma única trissomia, aparentemente

porque a duplicação dos genes de um único cromossomo causa um desequilíbrio maior nesses organismos que a duplicação simultânea de todos os genes. Se a duplicação de todos os genes não afetar significativamente o desenvolvimento completo do organismo, nem a sua fertilidade, então, ao longo de

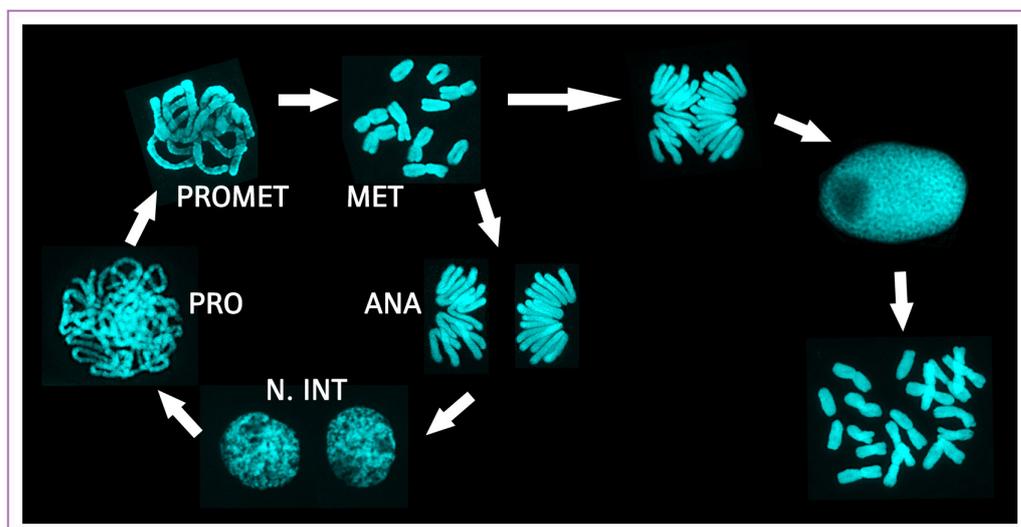
muitas gerações, algumas dessas cópias extras dos genes, podem desaparecer gradativamente por seleção natural ou assumir novas funções. Foi dessa maneira que a poliploidia tornou-se um dos principais responsáveis pelo sucesso evolutivo e pela diversidade das plantas. E o estrondoso sucesso adaptativo das angiospermas, situadas na base da cadeia alimentar do planeta, garantiu também o sucesso de muitos outros organismos.

COMO SE ORIGINA UM POLIPLÓIDE?

A poliploidia surge por um erro na divisão celular, impedindo que a separação dos cromossomos se complete e forme as duas células-filhas. Se o erro for na mitose, forma-se apenas uma célula tetraploide, ao invés de duas células diploides (Figura 2). Essa célula mutada poderá gerar uma linhagem de células tetraploides e, se sofrer meiose, formará gametas com $2n$ cromossomos ao invés de gametas normais com n cromossomos.

Quando o erro de divisão é na meiose, o que é relativamente frequente, formam-se diretamente dois gametas $2n$. Se um gameta $2n$ fecundar um gameta normal (n), resultará em um zigoto com $3n$ cromossomos, que produzirá um indivíduo triploide, e se fecundar outro gameta com $2n$, formará um tetraploide. É assim que surgiram quase todos os poliploides na natureza. O problema é a sobrevivência desses poliploides recém-formados. Por exemplo, em certas variedades de tangerina ocorre uma frequência muito alta de embriões triploides ou tetraploides, devido a falhas na meiose. Apesar disso, não são conhecidas plantas de tangerina poliploides, porque esses embriões têm desenvolvimento mais lento que os diploides e quase sempre são abortados antes de formarem sementes poliploides maduras. Mesmo que a semente poliploide seja robusta, germine bem e seja bem-sucedida, ela ainda vai passar por várias etapas críticas durante o crescimento até gerar uma planta poliploide que seja capaz de se manter por várias gerações.

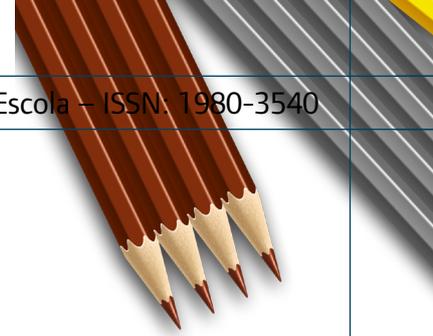
Figura 2. Origem de uma célula poliploide. Ciclo mitótico normal de *Nothoscordum pulchellum* ($2n = 10$), mostrando a prófase (PRO), pro-metáfase (PROMET), metáfase (MET), anáfase (ANA) e os núcleos interfásicos (N. INT) do final da mitose (o citoplasma não é visível com essa coloração). Se por um erro (seta maior) os cromossomos não se separarem bem na anáfase, os cromossomos formarão um só núcleo com $2n = 20$, gerando uma linhagem de células tetraploides. Ambas as metáfases foram tratadas com colchicina, para visualizar melhor os cromossomos.



POR QUE OS POLIPLÓIDES RARAMENTE SE MANTÊM NA NATUREZA?

O poliploide recém-surgido precisa, primeiramente, ser capaz de competir com as numerosas sementes diploides em volta dele, germinando mais rápido ou crescendo mais rápido, aproveitando melhor os nutrientes

do solo, etc. Além disso, o poliploide tem que superar um problema importante: quando adulto terá que ser capaz de realizar uma meiose normal para produzir grãos de pólen viáveis. Organismos diploides, como nós, os humanos, recebem um cromossomo de cada tipo do pai e outro da mãe (os chamados cromossomos homólogos), enquanto os tetraploides herdam dois cromossomos de



cada tipo do pai e da mãe, ficando, portanto, com quatro homólogos. O problema é que na meiose dos tetraploides é preciso ocorrer o pareamento dos quatro homólogos, antes de se separarem corretamente na anáfase, o que é muito difícil, porque as células estão “programadas” para realizar a meiose apenas com dois homólogos de cada tipo. Se a meiose for irregular, ou seja, se os cromossomos homólogos não parearem ou não se separarem corretamente, de maneira a formar no final quatro células com n cromossomos cada, provavelmente formará gametas anormais, com números cromossômicos variáveis, ou não formará gameta algum. Contudo, alguns tetraploides conseguem formar ao menos uns poucos gametas $2n$ viáveis e, se ocorrer autofecundação, poderão produzir novas sementes tetraploides, iniciando assim uma linhagem de indivíduos geneticamente diferentes dos seus ancestrais.

Uma saída mais eficiente para contornar o problema da esterilidade é recorrer à reprodução assexuada, aquele tipo de reprodução que não depende da formação de gametas nem de fecundação. Isso pode acontecer por formação de bulbos laterais, produção de sementes sem fecundação, etc. Por exemplo, muitas plantas que vivem na superfície de lagos e rios emitem ramos laterais que formam novas plantas e essas dão origem a outras, frequentemente separando-se da planta-mãe, até formarem extensas populações. Um poliploide dessa espécie, mesmo que seja estéril, já terá sua perpetuação garantida por reprodução assexuada.

Por fim, o poliploide precisa ser, no mínimo, tão adaptado ao ambiente quanto os diploides, ou estar capacitado a ocupar um nicho ecológico distinto, o que evitaria competição com os ancestrais diploides. Nessas condições, ele poderá evoluir independentemente das populações diploides e, eventualmente, dará origem a uma nova espécie poliploide. Partindo de uns poucos gametas viáveis, a cada nova geração, o emparelhamento na meiose pode ir melhorando, por seleção natural, até que a reprodução sexuada seja completamente restabelecida. É curioso que, apesar de todas essas dificuldades, a poliploidia está diretamente relacionada com o sucesso evolutivo das angiospermas.

É POSSÍVEL SURTIR UM POLIPLOIDE ESPONTANEAMENTE EM UM JARDIM OU NUMA BEIRA DE ESTRADA?

O surgimento sim, mas para a detecção do mutante é necessária a monitoração das plantas jovens. Em nosso jardim experimental, na Universidade Federal de Pernambuco, cultivamos uma espécie de alho selvagem nativa do Nordeste para dar aulas práticas de mitose e meiose. Essa espécie (*Nothoscordum pulchellum*), um parente distante do alho e cebola, é ideal para aulas práticas porque possui apenas 10 cromossomos bem grandes e é fácil de cultivar, produzindo flores e sementes o ano inteiro. Todos os indivíduos conhecidos dessa espécie são diploides, com $2n = 10$. Entretanto, durante uma aula prática, em fevereiro de 2006, fomos surpreendidos pelo fato de que um dos indivíduos jovens analisado ser tetraploide, com $2n = 20$. Esse tetraploide deve ter surgido espontaneamente, uma vez que não existem outras populações nas redondezas nem nenhuma outra espécie do gênero no Nordeste. Como muitos outros poliploides recém-formados, ele é um pouco maior que os diploides, não produz sementes e só se reproduz pela formação de bulbos laterais. A figura 3 mostra uma planta diploide ao lado de uma inflorescência e um bulbo do tetraploide. Observe que as flores do tetraploide são maiores que as do diploide. Além disso, seu bulbo é maior, portanto acumula mais reservas nutricionais, e forma pequenos bulbos laterais que vão gerar indivíduos geneticamente iguais à planta-mãe (reprodução assexuada). Se esse indivíduo não tivesse sido detectado e mantido no jardim, talvez já tivesse sido extinto. Uma situação semelhante acontece com várias outras espécies e não é muito raro encontrarmos na natureza indivíduos diploides e poliploides da mesma espécie.

Um exemplo interessante foi observado durante um estudo do número cromossômico de plantas do gênero *Rhynchospora*, da família das tiriricas (Cyperaceae), realizado pelo professor André Vanzela, do Laboratório de Citogenética e Diversidade Vegetal da Universidade Estadual de Londrina. Uma das



Figura 3. Planta inteira de *Nothoscordum pulchellum* diploide (à esquerda) e inflorescência e bulbo do tetraploide (à direita). Observe que as flores do tetraploide são maiores e o bulbo forma bulbilhos laterais (brancos) que garantem a reprodução assexuada.

espécies analisadas (*Rhynchospora tenuis*), coletada na beira de uma estrada próxima a Porto de Galinhas, em Pernambuco, possuía $2n = 4$, o menor número de cromossomos conhecido em plantas. Analisando mais indivíduos desta população, verificamos que alguns eram tetraploides, com $2n = 8$ (Figura 4). Expandimos então a análise por boa parte do Brasil, do Nordeste ao Rio Grande do

Sul, mas exceto umas poucas populações de Pernambuco, todas as demais eram diploides. O fato desse tetraploide ter uma distribuição geográfica restrita, sempre junto com populações diploides, e ser bastante parecido aos diploides, tanto no aspecto das plantas quanto na morfologia dos cromossomos, sugere, fortemente, que ele tenha surgido recentemente.

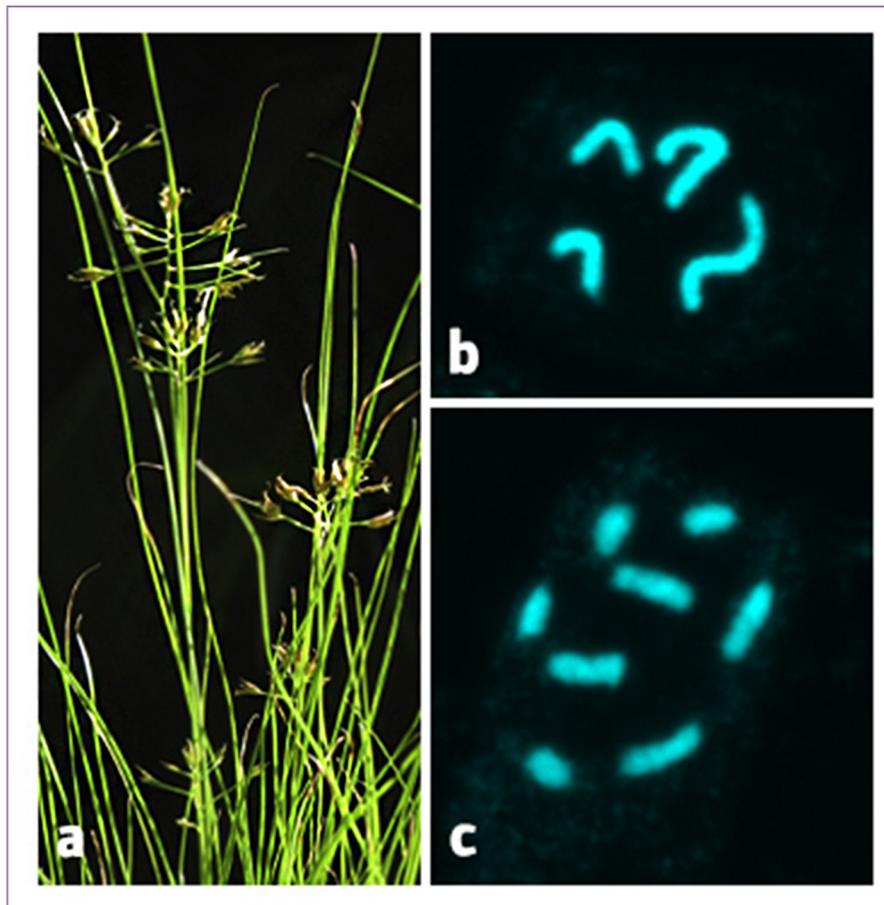


Figura 4.
Rhynchospora tenuis (a) com indivíduos diploides com apenas quatro cromossomos (b) e tetraploides com oito cromossomos (c).

OS POLIPLÓIDES SEMPRE SURGEM DENTRO DE UMA POPULAÇÃO DE UMA ESPÉCIE OU EXISTEM POLIPLÓIDES DE ORIGEM HÍBRIDA?

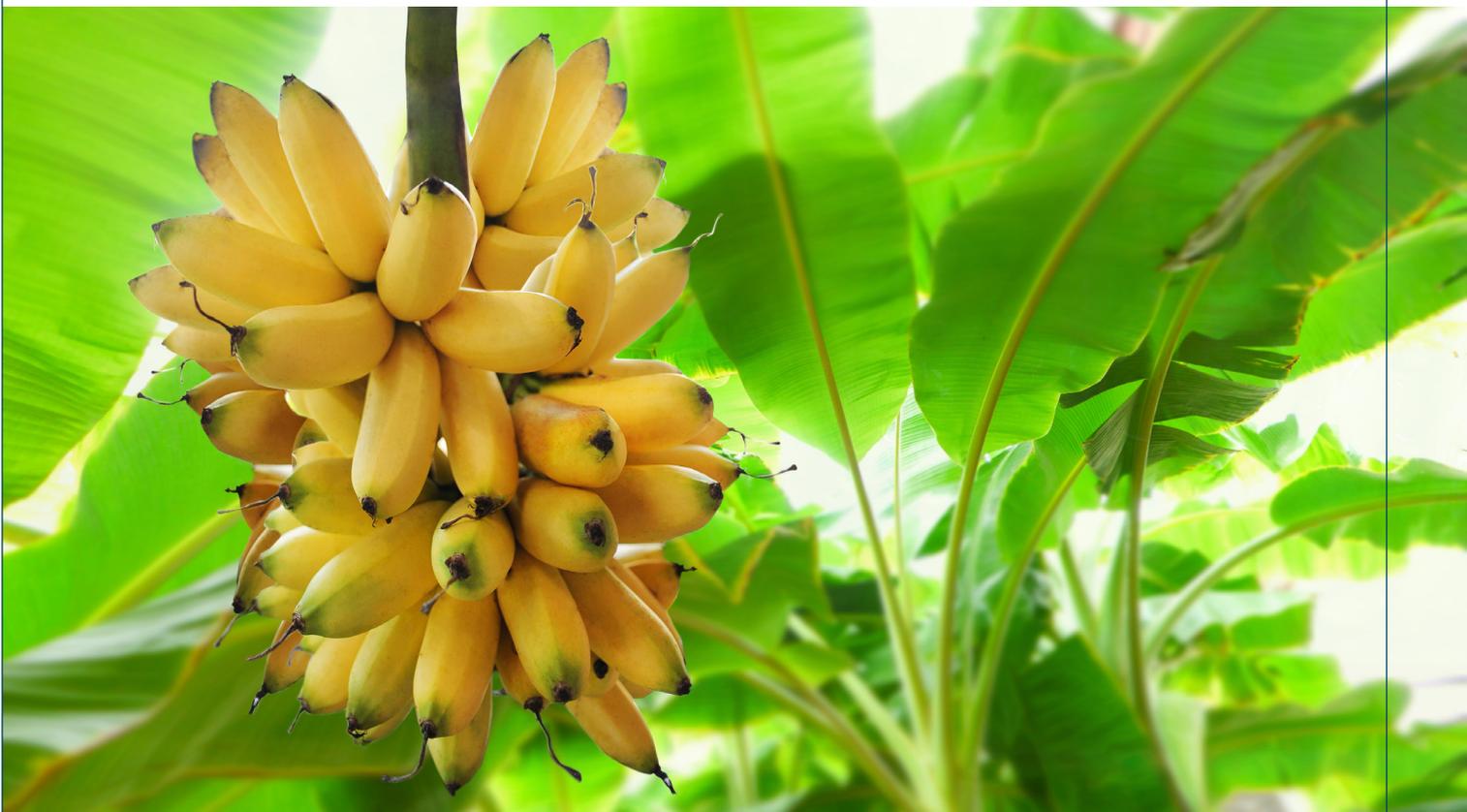
Nos dois casos (*Nothoscordum* e *Rhynchospora*), o tetraploide certamente surgiu de um dos indivíduos diploides. Poliploides desse tipo são chamados de autopoliploides (auto = de si próprio), referindo-se à sua origem a partir de um único indivíduo, por autofecundação, ou por cruzamento entre indivíduos da mesma espécie. No entanto, a maioria dos poliploides parece ter surgido de cruzamentos entre espécies diferentes, embora aparentadas. Espécies diferentes podem se cruzar quando a separação entre elas é devida a um fator que não as torna incompatíveis entre si, como por exemplo, a presença de um rio ou o distanciamento geográfico. Quando o rio

seca, ou quando as populações das diferentes espécies se expandem e se encontram, essas espécies que tinham evoluído separadamente, em algum momento se encontram e eventualmente se cruzam. Entretanto, durante o tempo em que elas estiveram evoluindo independentemente podem ter ocorrido diferentes mudanças nos respectivos cromossomos. Nesse caso, mesmo que o híbrido se desenvolva normalmente, sua meiose poderá apresentar problemas, porque os cromossomos de um ancestral podem não reconhecer os cromossomos homólogos da outra planta. Quando os cromossomos não formam pares de homólogos, a meiose será irregular e a planta será estéril. Entretanto, se o híbrido interespecífico sofrer uma poliploidização, os cromossomos provenientes dos dois pais voltam a ter seus cromossomos homólogos, e a meiose passa a ser novamente normal. Nesse caso, ele será dito alopoliploide (alo = diferente), devido à sua origem a partir de espécies diferentes.

Embora a formação de um aloploiploide pareça mais difícil que a de um autopoliploide, porque envolve dois fenômenos independentes e relativamente raros (hibridização interespecíficas e poliploidização), os aloploiploides têm a vantagem do chamado “vigor híbrido”, ou seja, o híbrido é mais vigoroso que os ancestrais. O vigor híbrido é bem conhecido em vários casos de cruzamentos entre raças ou variedades bem distintas de animais e plantas domesticadas pelo Homem. É o caso do milho híbrido, que é maior e mais produtivo que seus parentais, ou o nosso cachorro vira-lata que, por ser uma mistura de várias raças, é mais vigoroso e resistente que as raças puras. Um híbrido entre duas espécies diploides será heterozigoto para vários loci, o que pode torná-lo mais vigoroso que seus parentais. Entretanto, ele terá o problema da esterilidade causada pela meiose irregular, que poderá ser contornada pela poliploidia. Nesse caso, ele voltará a ter a meiose regular, recuperando a fertilidade, e ainda manterá o vigor híbrido, o que explica, ao menos em parte, o maior sucesso adaptativo e reprodutivo dos aloploiploides na natureza.

POR QUE OS POLIPLÓIDES SÃO TÃO FREQUENTES EM PLANTAS CULTIVADAS?

Além do maior vigor dos aloploiploides, há também algumas outras razões para os poliploides serem mais frequentes em plantas cultivadas. Como as células de um tetraploide têm duas vezes mais cromossomos que seus ancestrais, elas têm também núcleos maiores e, conseqüentemente, células maiores, uma vez que a relação entre o volume do núcleo e o volume do citoplasma é geralmente constante. O aumento no tamanho da célula pode levar ao surgimento de órgãos maiores (frutos, flores, sementes etc) ou mesmo de plantas de maior porte. Quando o homem primitivo começou a cultivar as espécies que mais lhe interessava, aquelas com frutos maiores, por exemplo, selecionou, sem imaginar, um grande número de espécies poliploides. Por essa razão, os poliploides são tão frequentes entre as plantas cultivadas, como trigo, cevada, cana-de-açúcar, batata doce, batata inglesa, café, tabaco, guaraná, algodão, amendoim etc. Quando essas plantas foram inicialmente cultivadas, há alguns milhares de anos, já eram certamente mais produtivas e atraentes que suas espécies diploides próximas.



Um outro motivo para o grande número de poliploides entre as plantas selecionadas pelo homem é que a poliploidia pode também contribuir para a formação de frutos sem sementes, especialmente no caso dos triploides. A banana é um dos mais conhecidos exemplos de triploides que conseguiram produzir frutos sem sementes (fenômeno conhecido como partenocarpia). Todas as variedades de banana que encontramos no mercado são triploides e apresentam apenas resquícios dos óvulos que não conseguiram se desenvolver (pequenos pontinhos pretos no seu interior).

As espécies de banana diploides, ao contrário, são férteis, cheias de sementes e sem interesse como fruteiras (Figura 5). Como as bananeiras comerciais são triploides e estéreis, sua reprodução é feita exclusivamente por meio de mudas obtidas a partir do caule, que curiosamente cresce debaixo da terra e emite vários brotos - cada um pode ser destacado e formar uma nova planta. Exemplos de outras fruteiras poliploides que apresentam partenocarpia são o abacaxi (tetraploide), o limão Tahiti e o fruta-pão (ambos triploides), todos sem sementes.



Figura 5. Banana diploide (*Musa acuminata*) cortada longitudinalmente e aberta, mostrando as duas metades cheias de sementes. Foto gentilmente cedida pela Dra. Janay A. dos Santos Serejo, da Embrapa Mandioca e Fruticultura, Cruz das Almas, BA.

É POSSÍVEL OBTER PLANTAS MAIORES E MAIS BONITAS POR POLIPLOIDIA ARTIFICIAL?

A obtenção de plantas maiores e mais bonitas por poliploidia artificial é sim possível, mas não é tão fácil como pode parecer. Como a produção de poliploides é relativamente fácil e rápida, diversos programas de melhoramento vegetal têm tentado produzir plantas com sementes ou folhas maiores ou com frutos sem sementes por meio da poliploidia. Contudo, o sucesso desses poliploides induzidos tem sido limitado, quer seja porque não têm o vigor esperado, ou porque a poliploidia não acentuou os caracteres pretendidos ou ainda porque os custos de produção são muito altos.

O melhoramento por poliploidia induzida tem sido mais bem-sucedido na floricultura. Diversas espécies de flores silvestres ou cultivadas, quando artificialmente poliploidizadas, resultam em flores maiores, com mais pétalas, mais bonitas ou, ao menos, mais exóticas. Existem vários exemplos de poliploides induzidos e bem-sucedidos em orquídeas, lírios, petúnias, margaridas, gladiolos, azaléas e outros - vários desses envolvendo hibridização interespecífica. Além disso, a esterilidade frequentemente observada em mutantes poliploides traz uma vantagem extra na floricultura: plantas estéreis geralmente mantêm as flores abertas por um período de tempo maior (por não serem fertilizadas) e passam a ter um valor comercial maior. Afora isso, muitas plantas ornamentais são poliploides naturais, entre elas diver-

sas espécies silvestres de rosas, crisântemos, hibiscos e muitas outras (veja por exemplo o artigo Modificações Genéticas em Rosas – *Genética na Escola*, vol. 12, n.1, 2017).

Mas, atenção: nem sempre os poliploides destacam-se por um porte maior ou flores maiores. O maior tamanho das células poliploides pode ser compensado por um menor número de células e a duplicação de todos os genes pode afetar o crescimento normal da planta, que se torna frequentemente trunca-da e de crescimento mais lento. Mesmo nos casos de poliploides induzidos e amplamen-te cultivados, como o centeio tetraploide e margaridas poliploides, ainda foi preciso um longo trabalho de melhoramento para tornar esses poliploides comercialmente viáveis. Obter o poliploide é fácil, mas obter uma planta melhorada e comercialmente vanta-josa é difícil. Por outro lado, muitas plantas com frutos bem grandes, como a melancia e o mamão, ou com frutos sem sementes, como a laranja baiana ou laranja-de-umbigo, são di-ploides. Portanto, só uma análise cuidadosa de cada espécie ou variedade pode indicar se ela é diploide ou poliploide.

COMO SE INDUZ A FORMAÇÃO DE UMA PLANTA POLIPLOIDE?

Existem várias maneiras de induzir a poli-ploidia. A maneira mais comum é por meio da colchicina, um alcaloide que se liga for-temente a moléculas de tubulina e impede a formação dos microtúbulos responsáveis pela separação dos cromossomos na divisão celular. Aplicando-se colchicina em botões florais ou brotos foliares de uma planta, é possível obter gametas $2n$ ou brotos com células tetraploides. Isso tem sido feito com sucesso em muitos casos, principalmente vi-sando transformar híbridos interespecíficos ou intergenéricos estéreis em plantas férteis.

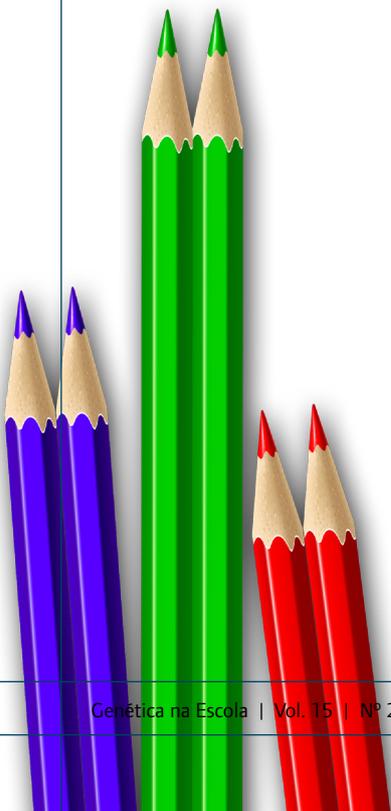
Geralmente esses híbridos são estéreis, mas em alguns casos os pais diferem em caracteres que não afetam a fertilidade do híbrido. Na natureza eles não se cruzam porque florescem em épocas diferentes, possuem polinizadores diferentes etc, mas, se forem cruzados artificialmente, poderão formar híbridos viáveis. No melhoramento genético de trigo, por

exemplo, é frequente o cruzamento artificial do trigo cultivado com diferentes espécies silvestres ou cultivadas para obter linhagens de trigo mais resistentes a doenças, mais to-lerantes às condições do ambiente etc. Como muitos desses híbridos são estéreis, é preciso duplicar todos os seus cromossomos para res-taurar a fertilidade. Dentre esses híbridos des-tacam-se os triticales, um tipo de trigo obtido pelo cruzamento do trigo comum (*Triticum aestivum*) com o centeio (*Secale cereale*) e bas-tante cultivado (o nome triticales vem da jun-ção dos nomes *Triticum* com *Secale*).

No Brasil, diversos híbridos entre espécies ou gêneros diferentes já foram produzidos por pesquisadores da Embrapa Trigo, em Passo Fundo (RS), sob a liderança da Profa. Maria Irene Baggio, visando a produção de variedades de trigo e cevada mais bem adap-tadas às nossas condições ambientais. Essas pesquisas envolvendo hibridização interes-pécífica, poliploidização, cultura de tecidos e diversas outras técnicas agrônômicas, já resultaram na obtenção de diversas novas va-riedades de trigo e cevada.

SERIA POSSÍVEL UTILIZAR A POLIPLOIDIA PARA FORMAR FRUTAS SEM SEMENTES, COMO A BANANA?

Existem poucas fruteiras que foram melhora-das por poliploidia induzida. Um bom exem-plo disso é a melancia sem semente. Para co-meçar, sementes diploides de melancia podem ser imersas em uma solução de colchicina, ge-rando plantas com algumas células diploides e outras, tetraploides. Se essas plantas forem au-tofecundadas, produzirão algumas sementes inteiramente tetraploides. Como os tetraploi-des geralmente apresentam fertilidade redu-zida, produzem apenas cerca de 15 sementes por quilo, bem menos do que uma melancia diploide com cerca de 70 sementes por quilo. Quando os tetraploides são cruzados com di-ploides, formam sementes triploides e os fru-tos desses triploides apresentam pouca ou ne-nhuma semente, resultando na melancia sem sementes. O problema é que a formação de triploides estéreis torna a produção comercial muito cara, mas, melhorando-se as técnicas de cultivo, o preço pode ser bem razoável.



É POSSÍVEL DISTINGUIR OS CROMOSSOMOS DE CADA ESPÉCIE EM UM HÍBRIDO?

A distinção dos cromossomos de híbridos de cada espécie é muito difícil, pois, geralmente, espécies diferentes capazes de serem cruzadas e produzir descendentes viáveis têm cromossomos bem semelhantes. No entanto, atualmente isso é possível graças ao desenvolvimento de uma técnica que utiliza o DNA genômico de um dos pais, fragmentado em pequenos pedaços e ligado a um corante, para marcar os cromossomos de tal

pai. Por exemplo, o triticale com $2n = 56$ tem 42 cromossomos do trigo e 14 do centeio, todos muito parecidos (Figura 6a). Para distingui-los, podemos usar o DNA genômico de um dos pais, por exemplo, o do centeio, fragmentado e marcado com um corante verde. Quando colocarmos esse DNA marcado em contato com uma metáfase do híbrido, onde existirem sequências de DNA idênticas às do centeio o DNA marcado se ligará, tornando os cromossomos verde brilhante. Na figura 6b, vemos a mesma célula de 6a após a coloração com o DNA marcado, mostrando os 14 cromossomos de centeio em verde.

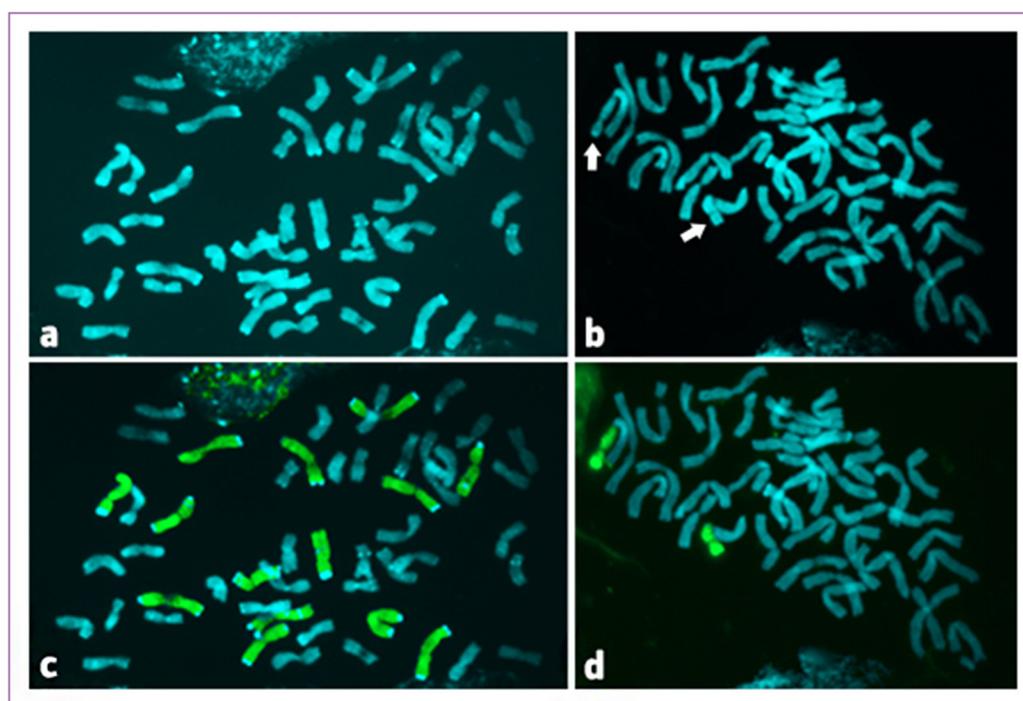


Figura 6. Metáfases do híbrido de trigo ($2n = 42$) com centeio ($2n = 14$). Em **a** e **b** os cromossomos das duas espécies são indistinguíveis. Usando o DNA de centeio marcado em verde (**c** e **d**), observamos que 14 cromossomos da metáfase **a/c** são provenientes de centeio, enquanto em **b/d** apenas um dos braços de um par cromossômico é de centeio. A metáfase **a/c** é de um híbrido com $2n = 56$ (nessa foto, quatro cromossomos de trigo não aparecem), enquanto a célula **b/d** é de um híbrido melhorado, com 42 cromossomos de trigo e apenas uma região cromossômica de trigo substituída pela região de interesse do centeio. Fotografias **b** e **d** reproduzidas de Brasileiro-Vidal et al., (2005) *Genetics and Molecular Biology*, 28, 2, 308-313.

A técnica de marcação dos cromossomos de um dos pais foi utilizada pioneiramente no Brasil pela Profa. Ana Christina Brasileiro Vidal, do Departamento de Genética da UFPE, para caracterizar o genoma de alguns híbridos intergenéricos e aqueles resultantes de cruzamentos mais complexos, utilizados no melhoramento genético do trigo brasileiro. Se, por exemplo, o triticale

for retrocruzado com o trigo várias vezes, seguido de autofecundação, seleção etc, no final podemos obter uma planta que tenha herdado do centeio apenas a parte do cromossomo no qual estão os genes que interessam para o melhoramento. A figura 6b/d mostra uma metáfase de um triticale com 42 cromossomos, tendo apenas um braço cromossômico de centeio.

COMO A POLIPLOIDIA AFETOU A EVOLUÇÃO DAS PLANTAS?

Os poliploides não apenas revolucionaram as plantas cultivadas mas foram também responsáveis pela imensa diversidade vegetal no planeta. A grande maioria das angiospermas e praticamente todas as pteridófitas são de origem poliploide. Poliploides com graus variáveis de fertilidade surgem frequentemente na natureza, mas a grande maioria não consegue se estabelecer. Aqueles que conseguem sobreviver e se reproduzir por sementes, tendem a restaurar a fertilidade normal e se diferenciar progressivamente dos seus ancestrais diploides, formando novas espécies.

No caso dos alotetraploides, graças à maior diversidade gênica que possuem, eles geralmente conseguem se adaptar bem às regiões ocupadas por seus parentais e ainda podem ocupar ambientes novos. Por essa

razão, é comum que os poliploides bem estabelecidos tenham uma distribuição geográfica mais ampla que seus ancestrais. Um exemplo disso é a serralhinha ou flor-pincel, uma planta invasora muito comum. No Brasil, temos apenas duas espécies: uma de flor vermelha ou laranja (*Emilia fosbergii*) e uma outra de flor lilás (*Emilia sonchifolia*) (Fig. 7a e b). A primeira é um tetraploide, com $2n = 20$, mais alta, com folhas mais largas, inflorescências maiores e com ampla distribuição geográfica, enquanto a última é menor, diploide ($2n = 10$) e mais comum em regiões mais secas. Um estudo feito pela prof. Ana Paula de Moraes, da Universidade Federal do ABC (SP), utilizando a mesma técnica que vimos no triticale, revelou que *E. fosbergii* é um alotetraploide com 10 cromossomos menores, vindos provavelmente de *E. sonchifolia*, e 10 cromossomos maiores, vindos de um ancestral ainda desconhecido (Figura 7c e d).



Figura 7. Espécies de serralhinha diploide, *Emilia sonchifolia* (a), e tetraploide, *E. fosbergii* (b). Observe que o diploide possui flores menores e apenas 10 cromossomos (c), enquanto o tetraploide é maior e apresenta 20 cromossomos (d), dos quais os 10 menores (em azul) parecem ter sido originários de *E. sonchifolia*.

A poliploidia afetou tanto a evolução das espécies existentes atualmente como também a dos ancestrais da maioria das angiospermas. Muitos desses poliploides ancestrais geraram linhagens evolutivas mais bem-sucedidas que os seus parentes diploides e é por essa razão que a maioria das plantas atuais é de origem poliploide. Sendo assim, nesses casos, deveríamos esperar que as espécies atuais tivessem números cromossômicos bem altos, o que de fato acontece em algumas espécies, como, por exemplo, no guaraná, com $2n = 210$, ou algumas espécies de orquídeas e calanchoes, com mais de duas centenas de cromossomos. O caso extremo ocorre em uma pteridófito, *Ophioglossum reticulatum*, com cerca de 1.260 cromossomos, um número cromossômico bem alto e raro, possivelmente porque uma quantidade alta de DNA por célula é mais difícil de manter do que um genoma mais enxuto. Além disso, ao longo do processo evolutivo, muitos poliploides perderam segmentos cromossômicos repetidos e alguns cromossomos foram acidentalmente fusionados, reduzindo assim o número de cromossomos.

EXISTEM ANIMAIS POLIPLÓIDES?

A poliploidia é rara em animais, sendo mais frequente naqueles que não dependem de reprodução sexual para se perpetuarem. Além disso, muitos animais possuem cromossomos sexuais, como os nossos cromossomos X e Y. Genes localizados nesses cromossomos controlam direta ou indiretamente a determinação e diferenciação do sexo. A duplicação de todos os cromossomos altera o delicado balanço dos genes relacionados à diferenciação sexual, contribuindo para inviabilizar tais poliploides.

A poliploidia é mais comum entre os invertebrados, principalmente vermes, insetos, alguns crustáceos, moluscos e vários outros. Entre os vertebrados, a poliploidia é mais frequente em peixes, é rara em répteis e anfíbios e é inexistente em aves e mamíferos. Entre os peixes poliploides, destacam-se o peixe-japonês de aquário, as carpas e os esturjões, estes últimos, responsáveis pela produção do apreciado caviar. Além disso, em várias espécies de mariscos e peixes de valor comercial,

incluindo trutas e salmões, a poliploidia tem sido induzida com sucesso para a produção de animais maiores e estéreis.

O primeiro caso de poliploidia em uma espécie de vertebrado com reprodução sexuada foi publicado em 1966 pela professora Maria Luiza Beçak e colaboradores, do Instituto Butantan, de São Paulo, ao analisarem os cromossomos de quatro exemplares de sapos da espécie *Odontophrynus americanus*, coletados em Campos do Jordão (SP). Posteriormente, foram observados indivíduos diploides e tetraploides morfológicamente muito semelhantes e amplamente distribuídos no sudeste do Brasil e em países vizinhos. Esses simpáticos sapinhos podem ter coloração mais clara ou mais escura tanto nos diploides quanto nos tetraploides (Figura 8). Todos têm fertilidade normal, mas na natureza não cruzam entre si, sugerindo que os tetraploides já estejam se estabelecendo como uma espécie própria.

E NÓS, TAMBÉM SOMOS POLIPLÓIDES?

Desde que os mamíferos surgiram, aparentemente nunca houve um caso bem-sucedido de poliploidia. Portanto, podemos dizer que todos os mamíferos, inclusive os humanos, são diploides. Entretanto, a análise comparada de diversos genomas animais revelou um grande número de genes duplicados nos vertebrados, sugerindo que o início da evolução desse grupo foi marcado por um evento de poliploidia, contribuindo também para o elevado número cromossômico encontrado na maioria dos vertebrados. Além disso, a linhagem de invertebrados que deu origem aos vertebrados parece ter passado por mais de um evento de poliploidia. Sendo assim, a poliploidia também estaria envolvida tanto com o sucesso evolutivo dos vertebrados quanto dos invertebrados.

O fato de não existirem nem aves nem mamíferos poliploides não significa que a meiose nesses organismos não produza eventualmente gametas diploides. Na espécie humana, por exemplo, a formação de gametas $2n$ é uma alteração relativamente





Figura 8. Sapos da espécie *Odontophrynus americanus* (diploide, à esquerda; tetraploide, à direita). A escala na parte inferior dá uma ideia do tamanho desses sapos. Foto gentilmente cedida pela Dra. Aurora M. Cianciarullo, do Instituto Butantan, São Paulo, SP.

frequente, mas os embriões poliploides não conseguem se desenvolver bem e logo abortam espontaneamente. Na espécie humana, cerca de 10% dos abortos espontâneos são de embriões poliploides, o que torna a poliploidia uma das alterações mais frequentes conhecidas em humanos.

Afora a eventual formação de gametas $2n$, a maioria dos organismos diploides possui células poliploides em vários tecidos. No homem, o órgão com maior quantidade de células poliploides é o fígado, com mais de 50% de células poliploides, principalmente tetraploides, enquanto que, em alguns roedores, 90% das células hepáticas são poliploides. Neste caso, a poliploidia não é devida a uma mutação que surge ao acaso, mas sim à programação genética de nossas células, uma vez que todos os indivíduos apresentam o mesmo padrão de células poliploides. A duplicação do genoma em tecidos ou órgãos específicos provavelmente acontece devido à maior demanda por transcrição gênica desses tecidos.

No geral, vemos que a poliploidia é um tipo de mutação que foi fundamental para o su-

cesso evolutivo dos eucariotas, está presente no nosso dia a dia e pode ser usada no melhoramento genético de plantas e animais. A diversidade das angiospermas, com suas flores e frutos atraentes e extremamente diversificados, quase todos poliploides, foi fundamental para a diversificação dos grandes grupos animais, como os insetos e os mamíferos, mudando assim o curso da evolução da vida na Terra.

PARA SABER MAIS

BARKER, M. S.; HUSBAND, B. C.; PIRES, J.C. Spreading Wing and flying high: The evolutionary importance of polyploidy after a century of study. *American Journal of Botany*, v.103, n.7, p.1139 – 1145, 2016.

CIANCIARULLO, A.M.; BONINI-DOMINGOS, C.R.; VIZOTTO, L.D.; KOBASHI, L.S.; BEÇAK, M.-L.; BEÇAK, W. Whole-genome duplication and hemoglobin differentiation traits between allopatric populations of Brazilian *Odontophrynus americanus* species complex (Amphibia, Anura). *Genetics and Molecular Biology*, v.42, n.2, p.436-444, 2019.

SCHIFINO-WITTMANN, M.T.; DALL'AGNOL, M. Gametas não reduzidos no melhoramento de plantas. *Ciência Rural*, v.31, n.1, p.169-175, 2001.

