

A Citogenética e o Melhoramento de Plantas

Cytogenetics and Plant Breeding

La Citogenética y el Mejoramiento Vegetal

David Teixeira Guidoti¹

Daniela Granella Gomes Guidoti²

Maria Suely Pagliarini (*In memoriam*)

¹ Universidade do Estado de Minas Gerais, Frutal, Minas Gerais, Brasil. <https://orcid.org/0000-0003-0488-79084>

² Universidade do Estado de Minas Gerais, Frutal, Minas Gerais, Brasil. <https://orcid.org/0000-0003-1794-6129>

RESUMO

Introdução: A citogenética estuda a estrutura, a função e o comportamento cromossômico e pode ser dividida em citogenética clássica e molecular. A citogenética tem se expandido e se inserido em diferentes áreas da ciência, como a taxonomia, a sistemática filogenética, a bioquímica, a medicina clínica, a biotecnologia e o melhoramento genético. Essa ciência tem contribuído para a resolução de muitos problemas relacionados à evolução biológica e nos programas de melhoramento de plantas cultivadas. Suas ferramentas contribuem para o mapeamento cromossômico, estudos da mitose e meiose, diagnóstico de anomalias cromossômicas, além de subsidiar estudos de diversidade genética e evolutivos. Além disso, a engenharia cromossômica é uma importante ferramenta no melhoramento de plantas, contribuindo no lançamento de novos cultivares com características morfoagronômicas desejáveis. Apesar disso, a literatura carece de artigos de revisão que forneçam aporte para trabalhos ligados a essa temática.

Objetivo: Realizar revisão sistemática por meio de pesquisa em plataformas on-line de busca de artigos científicos, com o objetivo de apresentar a importância e exemplificar a utilização de conhecimentos e/ou ferramentas clássicas e/ou moleculares da citogenética no melhoramento de plantas.

Métodos: Para o alcance do objetivo, foram utilizadas plataformas digitais e livros-textos que enfocam exemplos de citogenética aplicados no melhoramento genético vegetal.

Resultados: A pesquisa de revisão resultou em 108 citações, fornecendo embasamento teórico-científico, constituindo uma ferramenta de suporte para trabalhos de englobem tal temática.

Conclusão: O emprego da citogenética pode trazer informações valiosas para comparar espécies ou examinar a variação entre indivíduos da mesma espécie e auxiliar na escolha de estratégias de melhoramento.

Palavras-chave: Cromossomos; Rearranjos cromossômicos; Poliploidia; Marcadores cromossômicos.

ABSTRACT

Introduction: Cytogenetics studies the structure, function, and behavior of chromosomes and can be divided into classical and molecular cytogenetics. Cytogenetics has expanded and become integrated into different areas of science, such as taxonomy, phylogenetic systematics, biochemistry, clinical medicine, biotechnology, and genetic improvement. This science has contributed to solving many problems related to biological evolution and crop improvement programs. Its tools contribute to chromosome mapping, studies of mitosis and meiosis, diagnosis of chromosomal abnormalities, as well as supporting studies of genetic diversity and evolution. Additionally, chromosomal engineering is an important tool in plant breeding, contributing to the release of new cultivars with desirable morphoagronomic characteristics. Despite this, the literature lacks review articles that provide support for works related to this topic.

Objective: Conduct a systematic review through research on online platforms for searching scientific articles, with the aim of presenting the importance and exemplifying the use of classical and/or molecular cytogenetic knowledge and/or tools in plant breeding.

Methods: To achieve the objective, digital platforms and textbooks focusing on examples of cytogenetics applied in plant breeding were used.

Correspondência:

David Teixeira Guidoti

E-mail:

david.guidoti@uemg.br

Results: The review research resulted in 108 citations, providing a theoretical and scientific foundation, constituting a support tool for works that encompass this topic.

Conclusion: The use of cytogenetics can provide valuable information for comparing species or examining variation among individuals of the same species and assist in the selection of breeding strategies.

Keywords: Chromosomes; Chromosomal rearrangements; Polyploidy; Chromosomal markers.

RESUMEN

Introducción: La citogenética estudia la estructura, función y comportamiento cromosómico y puede dividirse en citogenética clásica y molecular. La citogenética se ha expandido e integrado en diferentes áreas de la ciencia, como la taxonomía, la sistemática filogenética, la bioquímica, la medicina clínica, la biotecnología y la mejora genética. Esta ciencia ha contribuido a la resolución de muchos problemas relacionados con la evolución biológica y en los programas de mejora de plantas cultivadas. Sus herramientas contribuyen al mapeo cromosómico, estudios de mitosis y meiosis, diagnóstico de anomalías cromosómicas, además de apoyar estudios de diversidad genética y evolutivos. Además, la ingeniería cromosómica es una herramienta importante en la mejora de plantas, contribuyendo al lanzamiento de nuevos cultivares con características morfoagronómicas deseables. A pesar de esto, la literatura carece de artículos de revisión que brinden apoyo a trabajos relacionados con este tema.

Objetivo: Realizar una revisión sistemática mediante la investigación en plataformas en línea de búsqueda de artículos científicos, con el objetivo de presentar la importancia y ejemplificar la utilización de conocimientos y/o herramientas clásicas y/o moleculares de la citogenética en la mejora de plantas.

Métodos: Para alcanzar el objetivo, se utilizaron plataformas digitales y libros de texto que se centran en ejemplos de citogenética aplicados al mejoramiento genético vegetal.

Resultados: La investigación de revisión resultó en 108 citas, proporcionando una base teórico-científica, constituyendo una herramienta de apoyo para trabajos que aborden dicha temática.

Conclusión: El empleo de la citogenética puede aportar información valiosa para comparar especies o examinar la variación entre individuos de la misma especie y auxiliar en la elección de estrategias de mejoramiento.

Palabras-clave: Cromosomas; Rearreglos cromosómicos; Poliploidía; Marcadores cromosómicos.

INTRODUÇÃO

A citogenética estuda a estrutura e a função de cromossomos e pode ser classificada em clássica e molecular. A clássica está relacionada à análise dos cromossomos na divisão celular, em especial na metáfase, empregando, para isso, técnicas que paralisam o ciclo celular, permitindo estudos cariotípicos. A molecular emprega técnicas que envolvem hibridação genômica, fluorescência e/ou cariotipagem espectral (Chauffaille, 2005).

A partir do século XX, a citogenética clássica teve seu desenvolvimento aprimorado, em especial pelo aperfeiçoamento de técnicas em microscopia. Embora a genética molecular tenha gerado uma revolução, a análise cromossômica continua sendo uma excelente ferramenta em estudos de genética, citologia e melhoramento genético (Brammer; Zanotto; Caverzan, 2007).

Através de análises citogenéticas, é possível determinar, por exemplo, o número e o comportamento dos cromossomos, os níveis de ploidia e a fertilidade do pólen, o que propicia a identificação e escolha de genitores a serem utilizados em cruzamentos dirigidos (Sybenga, 1993; 1998). Além disso, as técnicas citogenéticas têm contribuído no estudo das relações naturais e na classificação de organismos através de métodos que associam ferramentas clássicas de sistemática com estudos comparativos de cromossomos, a citotaxonomia, e na caracterização de inúmeras espécies de interesse econômico (Appels *et al.*, 1998).

A citogenética molecular contribui em estudos de evolução, genética e estabilidade cariotípica, uma vez que apenas parâmetros morfológicos eram empregados para realização de tais estudos. Com o surgimento de técnicas de bandejamento, a caracterização cromossômica tem sido aperfeiçoada de forma significativa (Brasileiro-Vidal; Guerra, 2002).

Rearranjos cromossômicos são eventos importantes para o processo evolutivo e podem ser empregados na produção de linhagens especiais de organismos para uso na genética experimental e aplicada (Griffiths *et al.*, 2022). As poliploidias são exemplos de rearranjos cromossômicos comuns em plantas. Sabe-se que o aumento do número de conjuntos cromossômicos contribui para a diversificação de novas espécies vegetais. Entre os indivíduos poliploides, por exemplo, a alopoliploidia, também chamada de poliploidia genômica, é oriunda da duplicação de genomas diferentes em híbridos, em que o pareamento dos cromossomos acontece somente entre os cromossomos do mesmo genoma (Stebbins, 1971; Sybenga, 1993).

Plantas alopoliploides, formadas por genomas de diferentes gêneros ou espécies, podem ser obtidas por cruzamento entre duas espécies relacionadas e, em seguida, com uso de colchicina, dobra-se os cromossomos da prole. Esta técnica tem potencial aplicação no melhoramento de plantas, devido aos alopoliploides combinarem as características de duas espécies parentais (Griffiths *et al.*, 2022). A colchicina é empregada para aumentar o nível de ploidia nas plantas. Essa substância interrompe o ciclo mitótico e despolimeriza os microtúbulos, resultando na duplicação dos cromossomos. A poliploidia artificial é benéfica para o processo evolutivo, promovendo o efeito de heterose, maior combinação gênica e ampliando a variabilidade genética (Sánchez; Matos-Acuero, 2012; Silva *et al.*, 2014). Um exemplo foi o híbrido obtido entre a couve e o rabanete, *Raphanobrassica*, o primeiro poliploide gerado por manipulação humana em 1928, por Karpechenko. Este, ao cruzar um espécime de rabanete, *Raphanus sativus*, com um de couve, *Brassica oleraceae*, ambas $2n=18$, procurou obter plantas com folhas de couve e raiz de rabanete. Tais cruzamentos produziam sementes, no entanto, as plantas geradas eram estéreis. De maneira eventual, sementes foram produzidas e resultaram em plantas férteis, com o dobro do número cromossômico. O indicativo é de que este alopoliploide tenha surgido por poliploidização sexual espontânea, mas não apresentava o sucesso agrônomo esperado, pois, tinha raiz de couve e folhas de rabanete (Griffiths *et al.*, 2016).

O interesse no desenvolvimento artificial de vegetais com características mais robustas que seus genitores é que, naturalmente, estes não são encontrados na natureza. A partir da ação da colchicina em paralisar o fuso na divisão celular, levando à formação de células e plantas com o dobro do número cromossômico, novos caminhos foram abertos ao melhoramento genético (Blakeslee; Avery, 1937), com aplicações na restauração da fertilidade de híbridos estéreis, um modo de se alcançar plantas maiores e melhores, além da transferência de genes de interesse entre níveis de ploidia (Dewey, 1980). Em programas de melhoramento genético vegetal, muitos problemas práticos, como diferenças

estruturais devidas a translocações ou substituições de segmentos cromossômicos não podem ser resolvidas sem abordagens citogenéticas (Cauderón, 2019).

Este trabalho teve como objetivo realizar uma revisão sistemática sobre a aplicação da citogenética no melhoramento vegetal, integrando métodos clássicos e moleculares, visando fornecer suporte a futuras pesquisas que utilizem a citogenética para delinear experimentos ou solucionar desafios em programas de melhoramento genético. Além disso, revisões sistemáticas são fundamentais para a pesquisa acadêmica, pois, organizam o conhecimento já produzido, permitindo identificar abordagens teóricas, métodos, referências e lacunas ainda não exploradas no tema.

MÉTODOS

O presente trabalho de revisão sistemática utilizou as plataformas: (1) SciELO - *Scientific Electronic Library Online*, que reúne trabalhos da Fapesp, Capes, CNPq, Biblioteca Virtual em Saúde - BVS, Bireme-OPS-OMS e Fundação de Apoio à Universidade Federal de São Paulo - Fap Unifesp; (2) Google Acadêmico (*Google Scholar*), (3) Periódicos Capes, (4) *Science Direct* - Elsevier e (5) *National Center for Biotechnology Information* (NCBI-USA). Além das plataformas digitais, foram utilizados livros textos que enfocam exemplos de citogenética aplicados ao melhoramento genético vegetal, devidamente citados no desenvolvimento deste trabalho.

As principais palavras de busca utilizadas em português, foram: citogenética, alterações cromossômicas, alterações estruturais, alterações numéricas, rearranjos cromossômicos, rearranjos balanceados, rearranjos não-balanceados, eliminação de cromossomos, aneuploidia, euploidia, haploidia, poliploidia, citogenética e/no melhoramento genético (vegetal), citogenética e/na biotecnologia (vegetal), citogenética e/na biologia molecular, citogenética molecular e métodos citogenéticos (métodos de citogenética), e em inglês: cytogenetics, chromosomal alterations, structural alterations, numerical alterations, chromosomal rearrangements, balanced rearrangements, unbalanced rearrangements, chromosome elimination, aneuploidy, euploidy, haploidy, polyploidy, cytogenetics and/in genetic (plant) improvement, cytogenetics and/in biotechnology (plant), cytogenetics and/in molecular biology, molecular cytogenetics and cytogenetic methods (cytogenetic methods).

Quanto ao recorte temporal, empregou-se o intervalo dos últimos dez anos (2024-2014), incluindo referências clássicas conceituais. A temática do presente trabalho possui terminologias, conceitos e algumas inferências que não tiveram atualizações e, por isso, o trabalho empregou referências de anos anteriores à última década. Assim, a revisão resultou em 108 citações, das quais, foi possível o embasamento teórico-científico no desenvolvimento do presente manuscrito, constituindo uma ferramenta de suporte para futuros trabalhos que englobem as temáticas encadeadas por meio das expressões de busca e palavras-chaves, empregadas neste trabalho.

DESENVOLVIMENTO

Rearranjos Cromossômicos

Alterações cromossômicas envolvem variações no número ou na estrutura dos cromossomos de uma espécie, podendo causar mudanças fenotípicas e estarem associadas ou não a anomalias congênitas (Vargas, 2014). Tais alterações têm escopo genômico, uma vez que possuem o potencial de alterar o conteúdo do genoma, mudar as interações entre os cromossomos homólogos na meiose, além de constituir um mecanismo que gera diversidade genética (Sanders, 2014).

Os rearranjos cromossômicos são fatores que contribuem não apenas para a diversificação genética, mas estão frequentemente associados às quebras em *hotspots* – regiões do genoma contendo DNA repetitivo que são mais propensas a sofrer quebras (Cazaux *et al.*, 2011; Bruschi *et al.*, 2014).

Os rearranjos têm essa nomenclatura porque as mudanças na estrutura de um cromossomo envolvem a reorganização deste e englobam várias classes importantes de eventos (Nussbaum; McInnes; Willard, 2007). Entre estes, por exemplo, um segmento cromossômico pode ser perdido (deleção) ou pode ser duplicado (duplicação). A orientação de um segmento dentro do cromossomo

pode ser invertida (inversão) ou um segmento pode ser movido para outro lugar no cromossomo ou para outro cromossomo (translocação) (Guerra, 1988; Griffiths *et al.*, 2016). No entanto, para que esses eventos ocorram, é necessário que ambas as fitas de DNA sejam quebradas em dois locais distintos, seguido da reunião das pontas quebradas para produzir novos rearranjos cromossômicos (Griffiths *et al.*, 2016). Tais quebras podem ocorrer naturalmente, como resultado de processos endógenos, como metabolismo oxidativo, erros na replicação do DNA ou durante fenômenos de recombinação. Podem, ainda, ser geradas pela ação de agentes exógenos, como radiação ionizante e agentes químicos (Sankaranarayanan; Wassom, 2005). Adicionalmente, alterações genômicas podem ser induzidas por elementos de transposição, que são capazes de promover rearranjos cromossômicos, devido sua capacidade de modificar a posição original de sequências de DNA, podendo alterar, inclusive, a expressão de genes vizinhos (Carareto; Monteiro-Vitorello; Sluys, 2015).

Classes de Rearranjos Cromossômicos

De forma geral, há inúmeras formas pelas quais os cromossomos podem se reorganizar produzindo diferentes rearranjos. No entanto, os principais tipos de alterações estruturais são divididos em duas categorias: (1) rearranjos balanceados – envolvem alterações em que a quantidade total de informação genética não é alterada, mas é rearranjada e, (2) rearranjos não-balanceados – alterações em que a quantidade total de informação genética é alterada (Kirkpatrick, 2010).

Os rearranjos balanceados não removem ou duplicam sequências de DNA, apenas alteram a ordem dos genes ao longo do cromossomo. Neste tipo de rearranjo, encontram-se as inversões e as translocações recíprocas. Às vezes, as quebras de DNA que precedem a formação de um rearranjo ocorrem dentro dos genes. Quando isso ocorre, há um desequilíbrio no funcionamento gênico, pois, parte dos genes move-se para um novo local sem a produção completa de um transcrito. Além disso, as sequências de DNA em ambos os lados das pontas reunidas de um cromossomo rearranjado não são corretamente justapostas, podendo gerar um gene híbrido não funcional, formado de partes de dois outros genes (Griffiths *et al.*, 2016).

Os rearranjos não-balanceados, por outro lado, alteram a dosagem gênica de um trecho cromossômico. A deleção de uma cópia de um segmento ou a duplicação de uma cópia extra podem desequilibrar o balanço gênico normal. As duas classes de rearranjos não-balanceados incluem as deleções e as duplicações (Griffiths *et al.*, 2016), sendo que tais rearranjos possuem aplicabilidade no melhoramento genético vegetal (Pereira *et al.*, 2012).

Alterações Cromossômicas Estruturais

Segundo Lewis (2015), os cromossomos que sofrem eventos de quebra são considerados atípicos. Nas deleções, verifica-se ausência de sequências de DNA, uma vez que tais sequências podem ser perdidas, enquanto nas duplicações, há excesso de DNA, uma vez que segmentos cromossômicos são duplicados. A gravidade de possíveis anomalias dependerá de quantos e quais genes estão envolvidos no processo. Barbara McClintok identificou em milho, *Zea mays*, que deleções no cromossomo 9 podem resultar na perda de genes que afetam características como a coloração dos grãos (Buchanan; Gruissem; Jones, 2000). Por outro lado, as duplicações são importantes eventos citogenéticos para diversificação funcional de genes e na adaptação de plantas, como as que foram identificadas em *Arabidopsis thaliana* (Vision; Brown; Tanksley, 2000), arroz, *Oryza sativa* (Yu *et al.*, 2005), e em soja, *Glycine max* (Schmutz *et al.*, 2010).

Outros tipos de rearranjos incluem translocações, inversões, isocromossomo e cromossomos em anel (Gomes, 2022). No processo de translocação, cromossomos não-homólogos combinam ou trocam segmentos. As translocações podem ser herdadas, uma vez que podem estar presentes em portadores que têm material genético em quantidade normal, mas que se apresenta rearranjado. Além disso, o fenótipo pode ser alterado e as translocações, em geral, desencadeiam quebra em um gene, resultando em duplicações ou deleções nos cromossomos dos descendentes (Griffiths *et al.*, 2016). Na translocação robertsoniana, ocorre o rompimento dos dois braços curtos de dois cromossomos acrocêntricos não-homólogos e união dos dois braços longos, formando um único cromossomo, com

dois braços longos. Em geral, os braços curtos minúsculos são perdidos, levando à redução geral no número cromossômico (Pierce, 2011).

Além da robertsoniana, um segundo tipo de translocação é a recíproca, em que dois cromossomos não-homólogos trocam segmentos. Geralmente, o indivíduo apresentará quantidade normal de material genético, porém, de forma rearranjada (Pierce, 2016). Em geral, esse tipo de translocação ocorre em cromossomos específicos que contêm regiões simétricas. O emparelhamento de bases complementares nessas regiões leva à formação de contorções (*loops*) durante a replicação. Tais contorções rompem os filamentos de DNA, gerando eventos de translocação (Lewis, 2015).

Translocações cromossômicas em *Triticum aestivum* (trigo) e espécies relacionadas têm sido exploradas no melhoramento genético para transferência de genes de resistência a estresses bióticos e abióticos (Casassola; Brammer, 2011; 2012).

As inversões também são um tipo de rearranjo cromossômico, em que sequências cromossômicas podem estar invertidas, o que pode comprometer a homeostasia (Griffiths *et al.*, 2016). Levando em consideração a posição do centrômero em relação ao segmento invertido, pode-se distinguir dois tipos de inversões: a paracêntrica, que não inclui o centrômero e a pericêntrica, quando o inclui. Apenas um evento de permuta genética dentro do segmento invertido é o suficiente para originar uma cromátide normal, uma cromátide com a inversão e duas cromátides muito atípicas. Uma cromátide anormal retém ambos os centrômeros (dicêntrica). Durante a divisão celular, os dois centrômeros são tensionados para polos opostos e a cromátide se rompe, deixando cromossomos com segmentos extras ou ausentes (Pierce, 2016). Outro tipo de cromátide atípica é chamado de fragmento acêntrico (pequena estrutura desprovida de centrômero), que é perdido quando ocorre a divisão celular, pois, o centrômero é crucial para promover a separação dos cromossomos para lados opostos da célula (Lewis, 2015).

Mapas genéticos de solanáceas como da berinjela (*Solanum melongena*) e do tomate (*Solanum esculentum*) revelaram 28 rearranjos estruturais envolvendo os seus 12 grupos de ligação, sendo que 23 desses podem ser explicados por inversões paracêntricas e cinco por eventos de translocação (Doganlar *et al.*, 2002). Inversões pericêntricas, translocação recíproca entre dois cromossomos e eliminação de um microcromossomo em *Arabidopsis thaliana* foram identificadas como eventos responsáveis pela diminuição do número cromossômico na espécie, influenciando sua organização genômica (Lysak *et al.*, 2006).

A formação do isocromossomo também é decorrente de rearranjos. Sua característica típica é possuir braços idênticos, resultantes de erro meiótico. Essa morfologia ocorre porque durante a meiose os centrômeros são separados no plano errado (de forma transversal), dando origem a um isocromossomo (Snustad; Simmons, 2013).

Cromossomos em anel constituem outro exemplo de alteração estrutural que podem surgir a partir da perda de telômero, resultando em extremidades cromossômicas livres, que em seguida se unem. A radiação ionizante é um exemplo de agente causador de cromossomos em anel (Lewis, 2015). Em geral, esses cromossomos não causam problemas, mas algumas estruturas podem resultar em efeitos deletérios (Snustad; Simmons, 2013).

Isocromossomos e cromossomos em anel em plantas caracterizam-se como eventos citogenéticos de registro escasso na literatura científica. Entretanto, estes eventos podem impactar a estabilidade genética das plantas, afetando processos como a meiose e a fertilidade. Um exemplo é o estudo de Freitas Neto (2010), que analisou a meiose em *Jacaratia spinosa* e observou diferentes configurações meióticas, incluindo cromossomos em anel, indicando a ocorrência de quiasmas intersticiais.

Rearranjos Cromossômicos Numéricos

O número, o tamanho e a morfologia de cromossomos presentes no núcleo podem variar conforme a espécie. Além de alterações na forma dos cromossomos (rearranjos estruturais), outros tipos de alterações também podem ocorrer, modificando o número de cromossomos, constituindo as chamadas alterações numéricas (Sanders, 2014). Ao contrário das estruturais, que envolvem

modificação na estrutura do cromossomo, as alterações numéricas surgem como resultado da não-disjunção na meiose gamética, gerando células com número de cromossomos alterado, diferente do habitual para determinada espécie (Nussbaum *et al.*, 2016; Turnpenny; Ellard, 2021).

As mudanças no número de cromossomos são basicamente de dois tipos: mudanças em conjuntos totais de cromossomos, constituindo as euploidias e, mudanças em partes de conjuntos de cromossomos, as chamadas aneuploidias. É importante destacar que tais alterações também têm sido amplamente empregadas em cultivos vegetais de interesse comercial (Griffiths *et al.*, 2016).

A euploidia é caracterizada quando há o envolvimento de todo o genoma, originando um conjunto haploide (n) a mais ou a menos nas células, além do conjunto padrão de cromossomos da espécie (Maluf; Riegel, 2011). Organismos euploides que têm mais de dois conjuntos de cromossomos são chamados de poliploides (Lewis, 2015; Orr; Godek; Compton, 2015), podendo ser, por exemplo, triploide ($3n$), tetraploide ($4n$), pentaploide ($5n$), e assim por diante. Existem organismos euploides naturais sob a forma de haploides como abelhas, formigas e fungos; diploides como a maioria dos mamíferos e, poliploides como plantas e alguns peixes e anfíbios (Kantek *et al.*, 2007; Peixoto *et al.*, 2008; Schmid *et al.*, 2010; Silva *et al.*, 2014; Orr; Godek; Compton, 2015).

Embora as euploidias estejam presentes em muitos organismos de forma natural, as células contam com mecanismos precisos para garantir a segregação correta de seus cromossomos durante a divisão celular, a fim de manter seu estado euploide. Erros na execução fiel desses mecanismos levam à segregação incorreta de cromossomos, resultando na geração de células filhas aneuploides (Orr; Godek; Compton, 2015).

Nas aneuploidias, por outro lado, apenas em um ou alguns pares o número de cromossomos sofre alteração. O indivíduo fica com cromossomos a mais ou a menos em apenas um dos elementos do par e não em todos os cromossomos (Maluf; Riegel, 2011). Células aneuploides, portanto, são aquelas que contêm um único cromossomo extra ou ausente de um ou alguns pares de cromossomos (Snustad; Simmons, 2013).

Entre os diferentes tipos de aneuploidias, encontram-se monossomias, trissomias, tetrassomias e pentassomias. Considerando uma célula diploide ($2n$), a monossomia é caracterizada quando um elemento do conjunto cromossômico está ausente; na trissomia, um ou alguns pares de cromossomos têm um cromossomo a mais; na tetrassomia, um ou alguns pares de cromossomos têm dois cromossomos a mais e na pentassomia, um ou alguns pares de cromossomos têm três cromossomos a mais (Maluf; Riegel, 2011).

Em 1928, J. W. Lesley foi pioneiro nos estudos de mapeamento genético de tomateiro, empregando tomate trissômico obtido do cruzamento entre plantas triploides e diploides (Carneiro; Vieira, 2002). Além do tomate, plantas como milho, trigo e tabaco, apresentam monossomias ou trissomias (Guerra, 1988). Do ponto de vista filogenético, existem dois tipos de alterações no número cromossômico de interesse evolutivo: a poliploidia e a disploidia, ao passo que as aneuploidias não possuem implicações evolutivas (Guerra, 2000).

A criação de genótipos poliploides pode ser útil no melhoramento de plantas, em especial de frutíferas, pois, está relacionada ao tamanho do fruto, como é o caso do morango, podendo ser decaploide; na obtenção de frutos sem sementes, como o limão 'Taiti', que é triploide ou, a partir de gametas femininos não fecundados por gametas haploides, como em bananeira (Martin *et al.*, 2009). Já a disploidia é uma mudança gradativa no número cromossômico haploide observado entre espécies evolutivamente próximas. Tal mudança pode resultar no aumento ou na diminuição do número cromossômico, sendo denominadas disploidia ascendente e descendente, respectivamente. Tais mudanças têm como consequência a formação de uma série cromossômica (série disploide) e têm sido observadas em vários gêneros vegetais (Stuessy *et al.*, 2011).

Programas de melhoramento genético vegetal têm empregado diversas metodologias eficientes de indução de poliploidia para inúmeras espécies. Métodos de duplicação cromossômica, por exemplo, podem contribuir para acelerar etapas dos programas de melhoramento e viabilizar o emprego de estratégias que não seriam possíveis naturalmente (Pereira *et al.*, 2012). Por mais de sete décadas, a indução de poliploidia tem sido empregada em programas de melhoramento a fim de gerar

variabilidade genética em diversas culturas (Barichello *et al.*, 2019).

A Importância da Citogenética no Melhoramento Genético de Plantas

A citogenética subsidia diferentes etapas de programas de melhoramento genético que incluem o planejamento, o desenvolvimento, a conservação e o monitoramento de recursos genéticos. Informações resultantes de estudos citogenéticos contribuem na concepção e no delineamento dos diferentes programas de melhoramento (Davide *et al.*, 2009). A associação entre a citogenética e o uso de sequências de DNA de genomas vegetais disponíveis têm auxiliado na identificação de cromossomos e na compreensão de seus possíveis rearranjos, permitindo análises comparativas e identificação de alterações raras no genoma, demonstrando potencial para resolver, inclusive, relações de filogenia complexas e conflitantes (Lysak; Lexer, 2006).

Em um programa de melhoramento, não há necessidade de se realizar análises citogenéticas de forma contínua. A estabilidade meiótica pode ser averiguada por meio de dados de fertilidade e estabilidade de características morfológicas. Por outro lado, algumas questões como diferenças estruturais geradas por substituições ou translocações cromossômicas necessitam de abordagens citogenéticas para serem elucidados (Cauderón, 2019).

Com o aprimoramento de técnicas citogenéticas e da microscopia, a observação de detalhes morfológicos dos cromossomos tornou-se possível. Assim, citogeneticistas constroem cariogamas e realizam comparações intra e interespecíficas. Com o surgimento das técnicas de bandeamento, que evidenciam regiões coradas, passou-se a caracterizar o cromossomo pela presença ou ausência de bandas pelo padrão de coloração mais ou menos intenso, sendo possível a identificação precisa de cromossomos pelo uso de fluorocromos e outros corantes (Davide *et al.*, 2009).

Métodos de Citogenética Molecular Aplicados ao Melhoramento de Plantas

O emprego de hibridização *in situ* fez com que a citogenética entrasse em uma nova fase: a molecular, podendo ser empregada em muitas áreas da biologia, inclusive no melhoramento genético (Guerra, 2004). O DNA genômico, por exemplo, quando empregado como sonda, processo chamado hibridização genômica *in situ* – *genomic in situ hybridization* (GISH), permite a identificação de genomas parentais e o entendimento da sua organização. Por outro lado, quando segmentos de DNA são marcados com fluorocromos e são utilizados como sondas, tem-se a hibridização fluorescente *in situ* – *fluorescent in situ hybridization* (FISH), o que permite o estudo de cromossomos individuais (Davide *et al.*, 2009).

Assim, as pesquisas em citogenética têm sido ampliadas pelo avanço das técnicas de biologia molecular, em especial pelas técnicas citadas, a saber GISH e FISH (Soares-Scott *et al.*, 2005; Singh, 2018). Tais metodologias complementam as demais de bandeamento, pois, possibilitam a identificação de alterações além da resolução visual, como rearranjos cromossômicos em regiões de difícil detecção pelo bandeamento (Varella-Garcia *et al.*, 2004).

A citogenética molecular, permite, assim, com o auxílio dessas técnicas, inúmeras possibilidades de análise e de diagnóstico, como análise cariotípica por coloração convencional; padrão de bandeamento cromossômico e localização de sequências via FISH e GISH, para comparações mais refinadas e de conteúdo de DNA, que permite verificar as variações no tamanho do genoma de espécies e de híbridos diploides e poliploides (Davide *et al.*, 2009). Empregando a técnica FISH e GISH, Silva *et al.* (2018), realizaram a caracterização cariotípica de híbridos de *Passiflora* spp. e identificaram os sub genomas parentais e os sítios específicos de DNA ribossomal (DNAr), confirmando o processo de hibridação.

Além disso, métodos de manipulação relacionados com a citogenética já permitiram a transferência de inúmeras características agronomicamente úteis, como a resistência a doenças fúngicas e pragas de espécies afins para cultivares adaptadas (Moraes-Fernandes, 1985). Isso porque o emprego da citogenética de forma suplementar em programas de melhoramento tem contribuído na seleção de genitores, na manipulação, no monitoramento e na conservação de germoplasma, etapas importantes

em programas de melhoramento genético, uma vez que o mapeamento físico de cromossomos permite a inclusão de dados importantes, minimizando possíveis erros de seleção de progênies em cruzamentos (Melo, 2009). O conhecimento dos padrões de herança e a localização de genes nos cromossomos têm permitido ao melhoramento genético avanços na incorporação de genes de importância econômica entre os genótipos promissores (Brammer, 2003).

A Citogenética, o Método de Retrocruzamentos e o Desenvolvimento de Traits

O método de retrocruzamentos é muito utilizado para a transferência de genes de resistência a doenças. Quando a transferência do gene ocorre entre diferentes espécies, tem-se o método da introgressão. O retrocruzamento consiste na hibridação entre uma planta F1, descendente de um cruzamento, com um de seus parentais. O método possibilita a transferência de um ou poucos genes de um dos genitores, denominado parental doador (PD) ou não recorrente, para o parental recorrente (PR). O híbrido obtido é retrocruzado várias vezes com o parental recorrente a fim de recuperar a mesma adaptação, produtividade e demais qualidades que este já possuía, acrescido da nova característica introduzida (Bespalkhok Filho; Guerra; Oliveira, 2007a).

A introgressão de genes pode ser aprimorada por métodos eficientes que detectam cromossomos ou segmentos cromossômicos (Jiang; Friebe; Gill, 1993), pois, o estado híbrido de uma plântula pode ser determinado através do número somático de cromossomos e pelo comportamento meiótico (Sharma; Gill, 1983; Sethi, 1989). No entanto, a principal desvantagem do retrocruzamento é que ele é muito trabalhoso e demorado. Por isso, há o risco de que durante o período de execução do método, outras cultivares sejam lançadas e tornem obsoleta a cultivar alvo do método empregado (Bespalkhok Filho; Guerra; Oliveira, 2007a). Outro fator importante é que são métodos ainda muito restritos a espécies aparentadas, uma vez que o cruzamento entre espécies distantes não é viável, ou, quando ocorre, tende a produzir descendentes inférteis (Moyle; Nakazato, 2008).

Uma problemática a ser considerada é que quando as espécies a serem cruzadas são distantemente aparentadas, há falha na fertilização ou o desenvolvimento embrionário cessa nos estágios iniciais. Quando este problema é encontrado, uma ampla variedade de genótipos de ambos os parentais devem ser testados e o cruzamento nas duas direções deve ser realizado, na tentativa de que uma combinação possa ser mais compatível que a outra. Qualquer programa de melhoramento que inclui o uso de espécies afins como fonte de resistência a doenças, deve iniciar pela pesquisa do tipo de resistência existente em espécies relacionadas (Knott; Dvórák, 1976).

Em se tratando de transferência de genes, que envolve a passagem de segmentos cromossômicos de uma espécie à outra, o segmento deve ser o menor possível, evitando-se a incorporação de outros caracteres indesejados, o que diminui o emprego dos genótipos produzidos (Moraes-Fernandes, 1985; Autrique *et al.*, 1995), isso porque quanto menor o segmento inserido, maior a probabilidade de sucesso na produção de variedades de interesse comercial (Kimber, 1993). Como é difícil o controle dessa etapa, é comum que variedades comerciais resistentes não sejam produzidas diretamente, em função da quantidade de caracteres deletérios que são mantidos nos híbridos. Assim, são necessárias sucessivas gerações de retrocruzamentos, o que faz com que um único híbrido produzido seja utilizado em diversos programas de melhoramento. De acordo com Ramalho; Abreu; Santos (2001), cerca de três a quatro retrocruzamentos são suficientes para recuperar o genótipo do parental recorrente. Por outro lado, Borém (1997), salienta que se o parental doador não for adaptado, normalmente o número de retrocruzamentos tende a ser maior.

A associação conjunta de seleção agrônômica e técnicas citogenéticas representa uma excelente estratégia, sendo rápida e eficiente, pois, permite a análise coordenada, entre citogeneticista e melhorista, de testes de progênies, influência do genótipo sobre a ocorrência de alterações cromossômicas e até mesmo avaliação da estrutura de grãos de pólen, o que pode afetar a taxa de fertilidade e prejudicar o processo adaptativo de cultivares (Bramer, 2003).

Outro método empregado em programas de introgressão de genes, por meio de retrocruzamento, é a utilização de marcadores moleculares. Em programas de melhoramento, germoplasmas não-adaptados têm sido empregados para fins de introdução de características de herança simples, como

resistência a doenças. A seleção assistida por marcadores moleculares pode ser feita para monitorar o gene de interesse ou o genoma recorrente, visando a diminuição do tempo para obtenção de linhagens convertidas e aumento da eficiência do programa, principalmente quando se objetiva a piramidação de dois ou mais genes de interesse (Epamig, 2009). Na piramidação, genes de resistência vertical, que conferem resistência a determinado patógeno, por exemplo, são integrados em um genótipo que se pretende melhorar, dificultando o aparecimento de “super-raças” que quebrem a combinação dos genes piramidados (Bespalhok Filho; Guerra; Oliveira, 2007b).

Diferentes estratégias de retrocruzamento assistido podem ser empregadas dependendo dos objetivos, sendo que o custo com as genotipagens pode ser compensado pela redução significativa no número de gerações para recuperar o genoma recorrente, principalmente com o alto valor agregado de um evento transgênico (Guimarães *et al.*, 2009). Além disso, em situações em que o fenótipo é de avaliação complexa, a seleção com marcadores moleculares fornece a vantagem adicional na redução dos custos e na seleção precoce dos indivíduos de interesse (Epamig, 2009).

Historicamente, emprega-se métodos de seleção de alelos favoráveis selvagens ou obtidos por mutagênese induzida no desenvolvimento de *traits* – cultivares com características desejáveis, como para resistência a pragas, doenças, aumento de produtividade ou do valor nutricional. Contudo, existem limitações que incluem a seleção de fenótipos sem o devido conhecimento das bases moleculares e fisiológicas relacionadas (Purugganan; Fuller, 2009). Nesse sentido, técnicas modernas de biologia molecular têm contribuído no desenvolvimento de novas cultivares potenciais, tornando possível o melhoramento simultâneo de múltiplas *traits*, agilizando o lançamento de novos produtos (Gao *et al.*, 2020). Adicionalmente, tecnologias de edição gênica têm permitido a realização de modificações de genes, sem a necessidade de transformação genética, possibilitando o desenvolvimento de cultivares livres de transgenia (Jansing *et al.*, 2019).

As modernas técnicas de citogenética têm proporcionado aos melhoristas uma melhor compreensão do potencial e dos limites de métodos usualmente tradicionais. Dessa forma, a citogenética contribui no controle dos cruzamentos, na alteração de ploidia, na transferência citoplasmática e em ensaios de novas combinações citoplasmática e/ou genômicas, além de indução de translocação cromossômica entre cromossomos que não se pareiam normalmente. Tais contribuições, tornam possível o emprego de métodos mais simples para atender os diferentes objetivos de um programa de melhoramento genético de plantas (Cauderón, 2019).

A Eliminação de Cromossomos e sua Aplicação no Melhoramento de Plantas

Durante a combinação de dois genomas distintos na hibridização, em geral as divisões mitóticas e meióticas acontecem de forma desigual, podendo levar à eliminação cromossômica (Sundberg; Glimelius, 1991). Esse fenômeno é comum em híbridos interespecíficos de gramíneas, constituindo importante ferramenta no melhoramento genético vegetal (Baptista-Giacomelli; Pagliarini; Almeida, 2000). A eliminação cromossômica pode ser total ou parcial (Adamowski; Pagliarini; Batista, 1998; Gernand *et al.*, 2005; Sanei *et al.*, 2011), e pode ocorrer, ainda, em poliploides oriundos de espécies relacionadas (Gernand *et al.*, 2005).

No processo de hibridização interespecífica, a eliminação parcial de cromossomos pode levar à obtenção de linhas de adição – com cromossomos ou partes de cromossomos extras, ou linhas de substituição – substituição de cromossomos entre espécies diferentes (Baptista-Giacomelli; Pagliarini; Almeida, 2000). Além disso, pode-se obter haploides, quando ocorre a eliminação completa do genoma de um dos parentais na obtenção do híbrido, como demonstrado durante o desenvolvimento inicial dos embriões de *Hordeum vulgare* × *Hordeum bulbosum*, no qual os cromossomos de *H. bulbosum* são eliminados após a polinização (Peters; Bobrowski; Rosinha, 1999; Sanei *et al.*, 2011). Adicionalmente, temos a eliminação biparental e casual em híbridos poliploidizados de capim-elefante (*Pennisetum purpureum*) e milheto (*Pennisetum glaucum*) (Andrade-Vieira *et al.*, 2013; Reis *et al.*, 2014).

A nova constituição genômica após fertilização em um cruzamento interespecífico, proveniente da combinação de dois genomas parentais distintos, pode levar a reorganizações genéticas e

epigenéticas que poderão resultar em alterações cromossômicas numéricas e na distribuição de sequências de DNA, afetando a expressão gênica global. Assim, torna-se relevante o conhecimento dos mecanismos que levam a eliminação cromossômica (Riddle; Birchler, 2003).

Muitos mecanismos de eliminação cromossômica têm sido descritos, incluindo a fragmentação cromossômica, formação de micronúcleos, degradação da cromatina e os cromossomos não orientados na metáfase e/ou retardatários em anáfase (Singh, 1993). Jensen (1977), destaca a assincronia no tempo do ciclo celular mitótico devido diferenças genéticas entre as espécies cruzadas, anormalidades no fuso, centrômeros e centríolos e reconhecimento de DNA estranho e sua inativação.

Em células somáticas, a eliminação de cromossomos nos híbridos interespecíficos entre as forrageiras de importância econômica capim-elefante e milho, está relacionada à hibridação seguida pela indução de poliploidização (Campos *et al.*, 2009; Leão, 2009). Em híbridos poliploidizados, surgem conflitos entre os genomas parentais no núcleo da célula híbrida, que podem levar à eliminação cromossômica (Gernand *et al.*, 2005; Salentijn *et al.*, 2009). A segregação anormal de cromossomos durante a meiose é uma das principais causas desse fenômeno (Baptista-Giacomelli; Pagliarini; Almeida, 2000), estando relacionada ao pareamento cromossômico irregular na meiose, como o observado nos híbridos poliploidizados de capim-elefante e milho (Paiva *et al.*, 2012).

Outro fator que pode estar relacionado à eliminação cromossômica é a coesão entre as cromátides-irmãs na metáfase (Kaszás; Cande, 2000; Cerutti; Casas-Mollano, 2009). Falhas na fosforilação de proteínas específicas podem diminuir a associação entre coesinas na região pericentrométrica, resultando em baixa atividade centromérica (Eckert; Gravdahl; Megee, 2007), podendo afetar processos importantes na pós-metáfase, conduzindo, assim, à segregação anormal de cromossomos e tendo como consequência a eliminação cromossômica (Hans; Dimitrov, 2001).

Laurie e Bennett (1989), sugerem que a eliminação do genoma do milho, quando cruzado com trigo, seja gerada pela incompatibilidade de tamanho entre o centrômero cromossômico do milho em relação às fibras do fuso que são construídas pelo genoma materno (trigo). É necessário destacar, no entanto, que a eliminação cromossômica total do genitor masculino é crítica em cruzamentos interespecíficos que visam a produção de plantas haploides, uma vez que não deve haver retenção de material genético da espécie polinizadora, para que a identidade genética embrionária seja preservada e, conseqüentemente, se obtenha a homozigose perfeita, após a duplicação dos genomas.

Na região sul, um exemplo incomum envolvendo aveia (*Avena sativa*) foi verificado. Das 12 variedades brasileiras de aveia indicadas para o cultivo, a variedade UFRGS 15 apresentou um tipo de eliminação cromossômica, nunca descrita em outra espécie. Cromossomos que deram origem aos micronúcleos durante a meiose foram eliminados do micrósporo sob a forma de micrócito. O micronúcleo aproximava-se da parede do micrósporo, iniciava um tipo de brotamento e sofria separação do micrósporo. Os micrócitos eliminados deram origem a grãos de pólen pequenos e estéreis (Baptista-Giacomelli; Pagliarini; Almeida, 2000).

No experimento de Baptista-Giacomelli; Pagliarini; Almeida (2000), a eliminação de micronúcleos observada foi surpreendente, porque a aveia, apesar de alohexaploide, é meioticamente estável, com emparelhamento de 21 cromossomos bivalentes. Eliminação de micronúcleos na fase de micrósporo, como os encontrados na variedade de aveia testada, não foi relatada para qualquer espécie. Em alguns casos, essa eliminação é tecido-dependente, afetada pelas condições fisiológicas das células (Singh, 2002). Como já citado, a combinação de dois genomas distintos em híbridos, frequentemente, resulta em divisões aberrantes de mitose e meiose e, às vezes, leva à eliminação cromossômica. No entanto, uma correlação positiva entre eliminação cromossômica e distância genética entre as espécies foi encontrada em *Brassicaceae* (Sundberg; Glimelius, 1991).

A eliminação de cromossomos por meio de citocinese adicional, que levou à formação de micrócitos e ao aparecimento de políades já foi descrita em outras espécies e híbridos de *Urochloa* spp. (Fuzinato; Pagliarini; Valle, 2007; Boldrini *et al.*, 2009; Mendes-Bonato *et al.*, 2009; Felismino; Pagliarini; Valle, 2010; Boldrini *et al.*, 2011; Ricci *et al.*, 2011; Souza, 2013). Em tais trabalhos, esse fenômeno resultou na formação de grãos de pólen de tamanhos variados. É importante salientar que independente da origem e do destino dos micronúcleos formados durante as divisões meióticas, essas anormalidades

comprometem a viabilidade dos gametas, pois, os micrósporos resultantes ficam com quantidade desbalanceada de DNA (Valle; Pagliarini, 2009).

A eliminação de cromossomos em híbridos interespecíficos é uma ferramenta poderosa em programas de melhoramento, uma vez que a eliminação cromossômica diferencial pode facilitar a produção de linhas de adição e substituição e, quando ocorre a eliminação total de um genoma, permitir a formação de linhas haploides. A transferência interploide de genes em aveia, por exemplo, usando linhas monossômicas de substituição exógenas, tem sido aplicada no melhoramento dessa espécie (Forsberg, 1990) e técnicas moleculares de citogenética são usadas para o reconhecimento do cromossomo no gênero. A eliminação de micronúcleos nos micrósporos, acompanhada pelo reconhecimento exato do cromossomo eliminado, também pode ser útil no melhoramento não apenas da aveia, como de outras espécies (Katsiotis; Hagidimitriou; Heslop-Harrison, 1997).

CONCLUSÃO

A citogenética emprega tanto técnicas simples e de baixo custo que fornecem informações para a maioria das etapas dos programas de melhoramento genético, quanto ferramentas sofisticadas que permitem o conhecimento detalhado do genoma, podendo indicar os procedimentos mais adequados para a manipulação genética em programas de melhoramento. O emprego da citogenética pode trazer informações valiosas para comparar espécies ou examinar a variação entre indivíduos da mesma espécie e auxiliar na escolha de estratégias de melhoramento. Há poucos trabalhos de revisão que abordem de forma ampla as diferentes aplicações das abordagens citogenéticas na ampliação da variabilidade genética, avaliação da diversidade, delineamento de programas de melhoramento e aplicação prática no lançamento de novas cultivares melhoradas por métodos clássicos ou biotecnológicos. Diante disso, o presente trabalho contribui para com o embasamento de pesquisas em citogenética básica ou aplicada ao melhoramento genético, por meio de uma revisão sistemática sobre a citogenética e o melhoramento vegetal.

REFERÊNCIAS

- ADAMOWSKI, E. V.; PAGLIARINI, M. S.; BATISTA, L. A. R. Chromosome elimination in *Paspalum subciliatum* (Notata group). **Sexual Plant Reproduction**, Berlim, v. 11, n. 5, p. 272-276, 1998. DOI: <https://doi.org/10.2135/cropsci2013.03.0155>.
- ANDRADE-VIEIRA, L. F. *et al.* Biparental chromosome elimination in artificial interspecific hybrids *Pennisetum purpureum* Schum and *P. glaucum* (L.). **Crop Science**, Madison, v. 53, n. 5, p. 1917-1924, 2013. DOI: [10.2135/cropsci2013.03.0155](https://doi.org/10.2135/cropsci2013.03.0155).
- APPELS, R. *et al.* **Chromosome Biology**. Boston: Kluwer Academic Publishers, 1998.
- AUTRIQUE, E. *et al.* Molecular markers for four leaf rust resistance genes introgressed into wheat from wild relatives. **Genome**, Ottawa, v. 38, n. 1, p. 75-83, 1995. DOI: [10.1139/g95-009](https://doi.org/10.1139/g95-009).
- BAPTISTA-GIACOMELLI, F. R.; PAGLIARINI, M. S.; ALMEIDA, J. L. Elimination of micronuclei from microspores in a Brazilian oat (*Avena sativa* L.) variety. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 23, n. 3, p. 681-684, 2000. DOI: [10.1590/S1415-47572000000300029](https://doi.org/10.1590/S1415-47572000000300029).
- BARICHELO, E. C. *et al.* Utilização de poliploidia no melhoramento de plantas. **Revista Agronomia Brasileira**, Jaboticabal, v. 3, 2019. DOI: [10.29372/rab201917](https://doi.org/10.29372/rab201917).
- BESPALHOK FILHO, J. C.; GUERRA, E. P.; OLIVEIRA, R. Método dos retrocruzamentos. In: BESPALHOK FILHO, J. C.; GUERRA, E. P.; OLIVEIRA, R. (Orgs.). **Melhoramento de plantas**. Curitiba: UFPR, 2007a.

BESPALHOK FILHO, J. C.; GUERRA, E. P.; OLIVEIRA, R. Melhoramento para resistência a doenças. *In*: BESPALHOK FILHO, J. C.; GUERRA, E. P.; OLIVEIRA, R. (Orgs.). **Melhoramento de plantas**. Curitiba: UFPR, 2007b.

BLAKESLEE, H.; AVERY, A. G. Methods of inducing doubling of chromosomes in plants. **Journal of Heredity**, Londres, v. 28, n. 12, p. 393-411, 1937.

BOLDRINI, K. R. *et al.* Meiotic behavior in nonaploid accessions of *Brachiaria humidicola* (Poaceae) and implications for breeding. **Genetics and Molecular Research**, Ribeirão Preto, v. 10, n. 1, p. 169-176, 2011. Disponível em: <https://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/bitstream/doc/897402/1/gmr990.pdf>. Acesso em: 16 set. 2026.

BOLDRINI, K. R. *et al.* Origin of a polyploid accession of *Brachiaria humidicola* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). **Genetics and Molecular Research**, Ribeirão Preto, v. 8, n. 3, p. 888-895, 2009. DOI: [10.4238/vol8-3gmr617](https://doi.org/10.4238/vol8-3gmr617).

BORÉM, A. **Melhoramento de plantas**. Viçosa: UFV, 1997.

BRAMMER, S. P. **A citogenética na caracterização genômica do trigo**. Passo Fundo: Embrapa Trigo - Documentos Online 31, 2003.

BRAMMER, S. P.; ZANOTTO, M.; CAVERZAN, A. **Citogenética vegetal: da era clássica à molecular**. Passo Fundo: Embrapa Trigo - Documentos Online 85, 2007.

BRASILEIRO-VIDAL, A. N.; GUERRA, M. Citogenética molecular em cereais. *In*: BRAMMER, S. P.; IORCZESKI, E. J. (Orgs.). **Atualização em técnicas celulares e moleculares aplicadas ao melhoramento genético vegetal**. Passo Fundo: Embrapa Trigo, p. 277-298, 2002.

BRUSCHI, D. P. *et al.* Interstitial Telomeric Sequences (ITS) and major rDNA mapping reveal 25 insights into the karyotypical evolution of neotropical leaf frogs species (Phyllomedusa, Hylidae, Anura). **Molecular Cytogenetics**, Londres, v. 7, n. 22, 2014. DOI: [10.1186/1755-8166-7-22](https://doi.org/10.1186/1755-8166-7-22).

BUCHANAN, B. B.; GRUISSEM, W.; JONES, R. L. **Biochemistry & Molecular Biology of Plants**. Rockville: American Society of Plant Physiologists, 2000.

CAMPOS, J. M. S. *et al.* *In vitro* induction of hexaploid plants from triploid hybrids of *Pennisetum purpureum* and *Pennisetum glaucum*. **Plant Breeding**, Berlim, v. 128, n. 1, p. 101-104, 2009. DOI: [10.1111/j.1439-0523.2008.01546.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2008.01546.x).

CARARETO, C. M. A.; MONTEIRO-VITORELLO, C. B.; SLUYS, M. A. (Orgs.). **Elementos de transposição: diversidade, evolução, aplicações e impacto nos genomas dos seres vivos**. Rio de Janeiro: Fiocruz, 2015.

CARNEIRO, M. S.; VIEIRA, M. L. C. **Mapas genéticos em plantas**. Bragantia, Campinas, v. 61, n. 2, p. 89-100, 2002. DOI: [10.1590/S0006-87052002000200002](https://doi.org/10.1590/S0006-87052002000200002).

CASASSOLA, A.; BRAMMER, S. P. Translocações cromossômicas entre trigo e centeio: uma alternativa ao melhoramento. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 41, n. 8, p. 1307-1314, 2011. Disponível em: <https://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/bitstream/doc/907234/1/cienciarural2011v41n8.pdf>. Acesso em: 16 set. 2026.

CASASSOLA, A.; BRAMMER, S. P. Translocações cromossômicas entre trigo e espécies relacionadas e
Revista Ciência et Praxis, 2026, v. 23, n. 38, jul/dez, p. 83-101, ISSN: 1983-912X

seu potencial uso no melhoramento genético. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 10, n. 2, p. 235-243, 2012. Disponível em: <https://seer.ufrgs.br/index.php/rbrasbioci/article/view/115594>. Acesso em: 16 set. 2026.

CAUDERÓN, Y. Cytogenetics in breeding programmes dealing with polyploidy, interspecific hybridization and introgression. In: HORN, W. *et al.* (Orgs). **Genetic Manipulation in Plant Breeding**, Boston: De Gruyter, p. 83-104, 2019.

CAZAUX, B. *et al.* Are ribosomal DNA clusters rearrangement hotspots? A case study 41 in the genus *Mus* (Rodentia, Muridae). **Evolutionary Biology**, Nova York, v. 11, n. 124, 2011. DOI: [10.1186/1471-2148-11-124](https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-124).

CERUTTI, H.; CASAS-MOLLANO, J. A. Histone H3 phosphorylation: universal code or lineage specific dialects? **Epigenetics**, Austin, v. 4, n. 2, p. 71-75, 2009. DOI: [10.4161/epi.4.2.7781](https://doi.org/10.4161/epi.4.2.7781).

CHAUFFAILLE, M. L. L. F. Citogenética e biologia molecular em leucemia linfocítica crônica. **Revista Brasileira de Hematologia e Hemoterapia**, São Paulo, v. 27, n. 4, p. 247-252, 2005. DOI: [10.1590/S1516-84842005000400006](https://doi.org/10.1590/S1516-84842005000400006).

DAVIDE, L. C. *et al.* **Citogenética e suas aplicações no melhoramento de plantas**. Informe Agropecuário: Biotecnologia. EPAMIG, Belo Horizonte, v. 30, n. 253, p. 53-63, 2009.

DEWEY, D. R. Some applications and misapplications of induced polyploidy to plant breeding. In: LEWIS, W. H. **Polyploidy: biological relevance**. Nova York: Plenum, p. 445-469, 1980.

DOGANLAR, S.; FRARY, A.; DAUNAY, M. C.; LESTER, R. N.; TANKSLEY, S. D. A comparative genetic linkage map of eggplant (*Solanum melongena*) and its implications for genome evolution in the Solanaceae. **Genetics**, Bethesda, v. 161, n. 4, p. 1697-1711, 2002. DOI: [10.1093/genetics/161.4.1697](https://doi.org/10.1093/genetics/161.4.1697).

ECKERT, C. A.; GRAVDAHL, D. J.; MEGEE, P. C. The enhancement of pericentromeric cohesin association by conserved kinetochore components promotes high-fidelity chromosome segregation and is sensitive to microtubule based tension. **Genes & Development**, Cold Spring Harbor, v. 21, n. 1, p. 278-291, 2007. DOI: [10.1101/gad.1498707](https://doi.org/10.1101/gad.1498707).

EPAMIG - Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais. **Informe Agropecuário: Biotecnologia**, Belo Horizonte, v. 30, n. 253, 2009.

FELISMINO, M. F.; PAGLIARINI, M. S.; VALLE, C. B. Meiotic behavior of interspecific hybrids between artificially tetraploidized sexual *Brachiaria ruziziensis* and tetraploid apomitic *B. brizantha* (Poaceae). **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 67, n. 2, p. 191-197, 2010. DOI: [10.1590/S0103-90162010000200010](https://doi.org/10.1590/S0103-90162010000200010).

FORSBERG, R. A. The use of monosomic alien substitution lines in interploidy gene transfer in *Avena*. **Biotechnology & Biotechnological Equipment**, Sófia, v. 4, n. 5, 27-30, 1990. DOI: [10.1080/13102818.1990.10818615](https://doi.org/10.1080/13102818.1990.10818615).

FREITAS NETO, M. **Estudos citogenéticos em espécies caricáceas com uso potencial no melhoramento genético do mamoeiro**. 2010. 75 f. Dissertação (Mestrado [Genética e Melhoramento]). Universidade Estadual do Norte-Fluminense, Campo dos Goytacazes, 2010.

FUZINATTO, V. A.; PAGLIARINI, M. S.; VALLE, C. B. Microsporogenesis in sexual *Brachiaria* hybrids (Poaceae). **Genetics and Molecular Research**, Ribeirão Preto, v. 6, n. 4, p. 1107-1117, 2007. Disponível em: <https://www.geneticsmr.org/articles/microsporogenesis-in-sexual-brachiaria-hybrids-poaceae.pdf>. Acesso em: 16 set. 2026.

GAO, H. *et al.* Complex trait loci in maize enabled by CRISPR-Cas9 mediated gene insertion. **Frontiers in Plant Science**, Lausana, v. 11, article 535, p. 1-14, 2020. DOI: [10.3389/fpls.2020.00535](https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00535).

GERNAND, D. *et al.* Uniparental chromosome elimination at mitosis and interphase in wheat and pearl millet crosses involves micronucleus formation, progressive heterochromatinization and DNA fragmentation. **Plant Cell**, Rockville, v. 17, n. 9, p. 2431-8, 2005. DOI: [10.1105/tpc.105.034249](https://doi.org/10.1105/tpc.105.034249).

GOMES, J. O. L. **Introdução à Genética**: conceitos e processos. Série: Biologia em Foco. Curitiba: Intersaberes, 2022.

GRIFFITHS, A. J. F. *et al.* **Introdução à Genética**. 11. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2016.

GRIFFITHS, A. J. F. *et al.* **Introdução à Genética**. 12. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2022.

GUERRA, M. Chromosome number variation and evolution in monocots. *In*: WILSON, K. L.; WILSON, D. A. (Orgs). **Morrison Monocots**: Systematics and Evolution. Collingwood: CSIRO Publishing, p. 127-136, 2000.

GUERRA, M. **FISH, Conceitos e aplicações na citogenética**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 2004.

GUERRA, M. S. **Introdução à Citogenética Geral**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1988.

GUIMARÃES, C. T. *et al.* Marcadores moleculares e suas aplicações no melhoramento. *In*: BORÉM, A.; CAIXEIRA, T. T. (Orgs). **Marcadores moleculares**. Viçosa: Folha de Viçosa, p. 129-175, 2009.

HANS, F.; DIMITROV, S. Histone H3 phosphorylation and cell Division. **Oncogene**, Londres, v. 20, n. 1, p. 3021-3027, 2001. DOI: [10.1038/sj.onc.1204326](https://doi.org/10.1038/sj.onc.1204326).

JANSING, J. *et al.* Genome editing in agriculture: technical and practical considerations. **International Journal of Molecular Sciences**, São Carlos, v. 20, n. 12, p. 1-33, 2019. DOI: [10.3390/ijms20122888](https://doi.org/10.3390/ijms20122888).

JENSEN, C. J. Monoploid production by chromosome elimination. *In*: REINERT, J.; BAJAJ, Y. P. S. (Orgs). **Plant cell, tissue and organ culture**. New York: Springer-Verlag, p. 299-340, 1977.

JIANG, J.; FRIEBE, B.; GILL, B. S. Recent advances in alien gene transfer in wheat. **Euphytica**, Dordrecht, v. 73, p. 199-212, 1993. DOI: [10.1007/BF00036700](https://doi.org/10.1007/BF00036700).

KANTEK, D. L. Z. *et al.* Cytotaxonomy, heterochromatic polymorphism and natural triploidy of a species of *Astyanax* (Pisces, Characidae) endemic to the Iguaçu river basin. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, v. 50, p. 67-74, 2007. DOI: [10.1590/S1516-89132007000100008](https://doi.org/10.1590/S1516-89132007000100008).

KASZÁS, E.; CANDE, W. Z. Phosphorylation of histone H3 is correlated with changes in the maintenance of sister chromatid cohesion during meiosis in maize, rather than the condensation of the chromatin. **Journal of Cell Science**, Cambridge, v. 113, n. 18, p. 3217-3226, 2000. DOI: [10.1242/jcs.113.18.3217](https://doi.org/10.1242/jcs.113.18.3217).

KATSIOTIS, A.; HAGIDIMITRIOU, M.; HESLOP-HARRISON, J. S. The close relationship between the A and B genomes in *Avena* L. (Poaceae) - Determined by molecular cytogenetic analysis of total genomic, tandemly and dispersed repetitive DNA sequences. **Annals of Botany**, Londres, v. 79, p. 103-109, 1997. DOI: [10.1006/anbo.1996.0312](https://doi.org/10.1006/anbo.1996.0312).

KIMBER, G. Genomic relationships in Triticum and the availability of the alien germplasm. In: DAMANIA, A. B. (Org). **Biodiversity and wheat improvement**. Chichester: John Wiley and Sons, p. 9-16, 1993.

KIRKPATRICK, M. How and why chromosome inversions evolve. **Plos Biology**, São Francisco, v. 8, n. 9, 2010. DOI: [10.1371/journal.pbio.1000501](https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000501).

KNOTT, D. R.; DVÓRAK, J. Alien germ plasm as a source of resistance to disease. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, v. 14, p. 211-235, 1976. DOI: [10.1146/annurev.py.14.090176.001235](https://doi.org/10.1146/annurev.py.14.090176.001235).

LAURIE, D. A.; BENNETT, M. D. The timing of chromosome elimination in hexaploid wheat x maize crosses. **Genome**, Ottawa, v. 32, n. 6, p. 953-961, 1989. DOI: [10.1139/g89-537](https://doi.org/10.1139/g89-537).

LEÃO, F. F. **Citogenética e potencial forrageiro de combinações genômicas de capim-elefante e milho**. 2009. 112 f. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2009.

LEWIS, R. **Human Genetics**: concepts and applications. 11. ed. New York: McGraw-Hill, 2015.

LYSAK, M. A.; KOCH, M. A.; PECINKA, A.; SCHUBERT, I. Mechanisms of chromosome number reduction in *Arabidopsis thaliana* and related Brassicaceae species. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 103, n. 13, p. 5224-5229, 2006. DOI: [10.1073/pnas.0510791103](https://doi.org/10.1073/pnas.0510791103).

LYSAK, M. A.; LEXER, C. Towards the era of comparative evolutionary genomics in Brassicaceae. **Plant Systematic Evolution**, Viena, v. 259, n. 1, p. 175-198, 2006. DOI: [10.1007/s00606-006-0418-9](https://doi.org/10.1007/s00606-006-0418-9)

MALUF, S. W.; RIEGEL, M. **Citogenética Humana**. Porto Alegre: Artmed, 2011.

MARTIN, T. N. *et al.* **Sistemas de Produção Agropecuária**. Dois Vizinhos: UTFPR, 2009.

MELO, C. A. F. **Estudo citogenético e molecular em nove espécies do gênero *Solanum* L. (Solanaceae A. Juss)**. 2009. 88 f. Dissertação (Mestrado em Melhoramento Genético de Plantas) - Departamento de Agronomia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 2009.

MENDES-BONATO, A. B. *et al.* Abnormal meiosis in tetraploid genotypes of *Brachiaria brizantha* (Poaceae) induced by colchicine: its implications for the breeding. **Journal of Applied Genetics, Poznan**, v. 50, n. 2, p.83-87, 2009. DOI: [10.1007/BF03195658](https://doi.org/10.1007/BF03195658)

MORAES-FERNANDES, M. I. B. **Domesticar o grão**. Ciência Hoje, Rio de Janeiro, v. 17, p. 38-45, 1985.

MOYLE, L. C.; NAKAZATO, T. Comparative genetics of hybrid incompatibility: sterility in two *Solanum* species crosses. **Genetics**, Bethesda, v. 179, n. 3, p. 1437-1453, 2008. DOI: [10.1534/genetics.107.083618](https://doi.org/10.1534/genetics.107.083618).

NUSSBAUM, R. L. *et al.* **Thompson & Thompson, Genética Médica**. 8. ed. Rio de Janeiro: Elsevier, 2016.

NUSSBAUM, R. L.; MCINNES, R. R.; WILLARD, H. F. **Thompson & Thompson Genética Médica**. 7. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2007.

ORR, B.; GODEK, K. M.; COMPTON, D. Aneuploidy. **Current Biology**, Londres, v. 25, n. 13, p. 38-42, 2015. DOI: [10.1016/j.cub.2015.05.010](https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.05.010).

PAIVA, E. A. A. *et al.* Meiotic behavior in early and recent duplicated hexaploid hybrids of napier grass (*Pennisetum purpureum*) and pearl millet (*Pennisetum glaucum*). **International Journal of Cytology, Cytosystematics and Cyto genetics**, Florença, v. 65, n. 2, p. 114-120, 2012. DOI: [10.1080/00087114.2012.709805](https://doi.org/10.1080/00087114.2012.709805).

PEIXOTO, A. V. *et al.* Comportamento e estrutura reprodutiva da formiga *Dinoponera lucida* Emery (Hymenoptera, Formicidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 52, n. 1, p. 88-94, 2008. DOI: [10.1590/S0085-56262008000100016](https://doi.org/10.1590/S0085-56262008000100016).

PEREIRA, R. C. *et al.* Duplicação cromossômica de gramíneas forrageiras: uma alternativa para programas de melhoramento genético. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 42, n. 7, p.1278-1285, 2012.

PETERS, J. A.; BOBROWSKI, V. L.; ROSINHA, G. M. S. Produção de produção e duplo haploides. In: TORRES, A. C., CALDAS, L. S., BUSO, J. A. (Orgs). **Cultura de tecidos e transformação genética de plantas**. Brasília: EMBRAPA-SP | EMBRAPA-CNPq, p. 569-611, 1999.

PIERCE, B. A. **Genética**: um enfoque conceitual. 3. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2011.

PIERCE, B. A. **Genética**: um enfoque conceitual. 5. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2016.

PURUGGANAN, M. D.; FULLER, D. Q. The nature of selection during plant domestication. **Nature**, Londres, v. 457, n. 7231, p. 843-848, 2009. DOI: [10.1038/nature07895](https://doi.org/10.1038/nature07895).

RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. F. B.; SANTOS, J. B. Melhoramento de espécies autógamas. In: NASS, L. L. *et al.* (orgs). **Recursos genéticos e melhoramento**. Rondonópolis: Fundação-MT, p. 201-230, 2001.

REIS, G. B. *et al.* Genomic homeology between *Pennisetum purpureum* and *Pennisetum glaucum* (Poaceae). **Comparative Cyto genetics**, Sófia, v. 8, n. 3, p. 199-209, 2014. DOI: [10.3897/compcytogen.v8i3.7732](https://doi.org/10.3897/compcytogen.v8i3.7732).

RICCI, G. C. L. *et al.* Chromosome numbers and meiotic analysis in the prebreeding of *Brachiaria decumbens* (Poaceae). **Journal of Genetics**, Bangalore, v. 90, n. 2, p. 289-294, 2011. DOI: [10.1007/s12041-011-0087-5](https://doi.org/10.1007/s12041-011-0087-5).

RIDDLE, N. C.; BIRCHLER, J. A. Effects of reunited diverged regulatory hierarchies in allopolyploids and species hybrids. **Trends in Genetics: DNA differentiation & development**, Cambridge, v. 19, n. 11, p. 597-600, 2003. DOI: [10.1016/j.tig.2003.09.005](https://doi.org/10.1016/j.tig.2003.09.005).

SALENTIJJN, E. M. *et al.* Tetraploid and hexaploid wheat varieties reveal large differences in expression of alpha-gliadins from homoeologous Gli-2 loci. **BMC Genomics**, Londres, v. 10, n. 48, 2009. DOI: [10.1186/1471-2164-10-48](https://doi.org/10.1186/1471-2164-10-48).

SÁNCHEZ, A.; MATOS ACURERO, Á. Efectos del uso de la colchicina como inductor de poliploidía en plantas de zábila (*Aloe vera* L.) *in vivo*. **Revista de la Universidad del Zulia**, Zulia, v. 3, n. 6, p. 125-132, 2012. Disponível em: <https://ru.dgb.unam.mx/items/a01b41ef-ca78-431f-b1e9-727c7452e347>. Acesso em: 20 set. 2026.

SANDERS, M. **Análise Genética: uma abordagem integrada**. 1. ed. São Paulo: Pearson, 2014.

SANEI, M. *et al.* A. Loss of centromeric histone H3 (CENH3) from centromeres precedes uniparental chromosome elimination in interspecific barley hybrids. **Plant Biology**, Stuttgart, v. 108, n. 33, p. 498-505, 2011. DOI: [10.1073/pnas.1103190108](https://doi.org/10.1073/pnas.1103190108).

SANKARANARAYANAN, K.; WASSOM, J. S. Ionizing radiation and genetic risks XIV. Potential research directions in the post-genome era based on knowledge of repair of radiation-induced DNA double-strand breaks in mammalian somatic cells and the origin of deletions associated with human genomic disorders. **Mutation Research**, Amsterdã, v. 578, n. 1,2, p. 333-370, 2005. DOI: [10.1016/j.mrfmmm.2005.06.020](https://doi.org/10.1016/j.mrfmmm.2005.06.020).

SCHMID, M. *et al.* The chromosomes of Terraranan frogs: insights into vertebrate cytogenetics. **Cytogenetic and Genome Research**, Basel, v. 130-131, 2010. DOI: [10.1159/000301339](https://doi.org/10.1159/000301339).

SCHMUTZ, J. *et al.* Genome sequence of the palaeopolyploid soybean. **Nature**, Londres, v. 463, n. 7278, p. 178-183, 2010. DOI: [10.1038/nature08670](https://doi.org/10.1038/nature08670).

SETHI, G. S. Towards the introgression of rye genes into wheat. In: MUJEEB-KAZI, A.; SITCH, L. A. (Orgs). **Review of advances in plant biotechnology**. México: CIMMYT, p. 145-155, 1989.

SHARMA, H. C.; GILL, B. S. New hybrids between Agropyron and wheat: Production, morphology and cytogenetic analysis of F1 hybrids and backcross derivatives. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlim, v. 66, p. 111-121, 1983. DOI: [10.1007/BF00265184](https://doi.org/10.1007/BF00265184).

SILVA, G. R. *et al.* Aspectos bioecológicos e genético-comportamentais envolvidos na conservação da abelha Jandaíra, *Melipona subnitida* Ducke (Apidae, Meliponini), e o uso de ferramentas moleculares nos estudos de diversidade. **Arquivos do Instituto Biológico**, São Paulo, v. 81, n. 3, p. 299-308, 2014. DOI: [10.1590/1808-1657000812012](https://doi.org/10.1590/1808-1657000812012).

SILVA, G. S. *et al.* Identification and characterization of karyotype in *Passiflora* hybrids using FISH and GISH. **BMC Genetics**, Londres, v. 19, n. 26, 2018. DOI: [10.1186/s12863-018-0612-0](https://doi.org/10.1186/s12863-018-0612-0).

SILVA, P. A. K. X. M. **Indução de poliploidia em mandioca**. 2014. 72f. Tese (Doutorado em [Fitotecnia]) - Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2014.

SINGH, R. J. **Plant Cytogenetics**. Boca Raton: CRC Press, 1993.

SINGH, R. J. **Practical manual on plant cytogenetics**. Boca Raton: CRC Press, 2018.

SINGH, R. J. **Plant cytogenetics**. 2. ed. Boca Raton: CRC Press, 2002.

SNUSTAD, P.; SIMMONS, M. J. **Fundamentos de Genética**. 6. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2013.

SOARES-SCOTT, M. D. S. *et al.* Citogenética Clássica e Molecular em Passifloras. In: FALEIRO, F. G.; JUNQUEIRA, N. T. V.; BRAGA, M. F. (Orgs). **Maracujá: germoplasma e melhoramento genético**. Planaltina: Embrapa Cerrados, p. 212-239, 2005.

SOUZA, V. F. **Microsporogênese e viabilidade polínica em híbridos de *Brachiaria decumbens* e seus genitores**. 2013. 64 f. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento) - Universidade Estadual de Maringá, Maringá, 2013.

STEBBINS, G. L. **Chromosomal evolution in higher plants**. Reading: Addison-Wesley, 1971.

STUESSY T. F. *et al.* Phylogenetic analyses of DNA sequences with chromosomal and morphological data confirm and refine sectional and series classification within *Melampodium* (Asteraceae, Millerieae). **Taxon**, Viena, v. 60, n. 2, p. 436-449, 2011. DOI: [10.1002/TAX.602013](https://doi.org/10.1002/TAX.602013).

SUNDBERG, E.; GLIMELIUS, K. Effects of parental ploidy and genetic divergence on chromosome elimination and chloroplast segregation in somatic hybrids within Brassicaceae. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlim, v. 83, n. 1, p. 81-88, 1991. DOI: [10.1007/BF00229229](https://doi.org/10.1007/BF00229229).

SYBENGA, J. **Cytogenetics in plant breeding**. Berlin: Springer Verlag, 1993.

SYBENGA, J. Forty years of cytogenetics in plant breeding: a personal view. In: LELLEY, T. (Ed.). **Current topics in plant cytogenetics related to plant improvement**. Vienna: Wien Universitätsverlag, 1998.

TURNPENNY, P.; ELLARD, S. **Emery's Elements of Medical Genetics**. 15. ed. Amsterdã: Elsevier, 2021.

VALLE, C. B.; PAGLIARINI, M. S. Biology, Cytogenetics, and Breeding of *Brachiaria*. In: SINGH, R. J. (Org). **Genetics resources, chromosome engineering, and crop improvement**. Boca Raton: CRC Press, p.103-151, 2009.

VARELLA-GARCIA, M. *et al.* Multi-target interphase fluorescence in situ hybridization assay increases sensitivity of sputum cytology as a predictor of lung cancer. **Cancer Detection and Prevention, Oxford**, v. 28, n. 4, p. 244-251, 2004. DOI: [10.1016/j.cdp.2004.04.007](https://doi.org/10.1016/j.cdp.2004.04.007).

VARGAS, L. R. B. **Genética Humana**. São Paulo: Pearson, 2014.

VISION, T. J.; BROWN, D. G.; TANKSLEY, S. D. The origins of genomic duplications in *Arabidopsis*. **Science**, Washington, v. 290, n. 5499, p. 2114-2117, 2000. DOI: [10.1126/science.290.5499.2114](https://doi.org/10.1126/science.290.5499.2114).

YU, J. *et al.* The genomes of *Oryza sativa*: a history of duplications. **PLoS Biology**, São Francisco, v. 3, n. 2, e38, 2005. DOI: [10.1371/journal.pbio.0030038](https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0030038).