



REVISÃO

Citomixia em plantas: causas, mecanismos e consequências

Patrícia Maria Oliveira Pierre^{1*} e Saulo Marçal de Sousa²

Recebido: 19 de agosto de 2010 Recebido após revisão: 30 de dezembro de 2011 Aceito: 10 de fevereiro de 2011

Disponível on-line em <http://www.ufrgs.br/seerbio/ojs/index.php/rbb/article/view/1700>

RESUMO: (Citomixia em plantas: causas, mecanismos e consequências). A migração de organelas, produtos gênicos e material genético entre meiócitos por meio de conexões citoplasmáticas ou canais citomíticos é definida como citomixia. Esse fenômeno tem sido relatado em Leguminosae, Brassicaceae, Poaceae, Apocynaceae, Liliaceae, Rutaceae, entre outras famílias, sendo mais comumente observado entre células mãe dos grãos de pólen (CMPs). Quando canais citomíticos transferem material genético entre CMPs há a formação de gametas desbalanceados e não reduzidos (2n), constituindo, portanto, uma possível fonte de plantas aneuploides e poliploides e apresentando um significado evolutivo. Até o momento, os mecanismos e as causas dessas transferências entre os meiócitos interconectados são desconhecidos requerendo mais estudos para o esclarecimento desse fenômeno tão intrigante.

Palavras-chave: canais citoplasmáticos, citomixia, meiócitos.

ABSTRACT: (Cytomixis in plants: causes, mechanisms and consequences). The migration of organelles, gene products and genetic material between meiocytes through cytoplasmic connections or cytomitic channels are defined as cytomixis. This phenomenon has been reported in Leguminosae, Brassicaceae, Poaceae, Apocynaceae, Liliaceae, Rutaceae and other plant families, being more commonly observed among cells of the pollen mother cells (PMCs). When cytomitic channels transfer genetic material between PMCs, the formation of unbalanced and unreduced (2n) gametes are induced, being considered as a possible source of aneuploid and polyploid plants with an evolutionary significance for this. To date, mechanisms and causes of these transfers between interconnected meiocytes are unknown, requiring further studies to clarify the knowledge related to such intriguing phenomenon.

Key words: cytoplasmic channels, cytomixis, meiocytes.

INTRODUÇÃO

Em 1901, Miercke & Körnicke APUD Wang *et al.* (2004) descreveram a ocorrência de comunicações intercelulares entre células mãe dos grãos de pólen (CMPs) de *Crocus vernus* (Iridaceae) e células epidérmicas de *Allium nutans* (Alliaceae), as quais denominou canais citoplasmáticos ou conexões citoplasmáticas (Wang *et al.* 2004). Tais comunicações consistiam de delicados canais citoplasmáticos que conectavam as células meióticas adjacentes. Em 1911, Gates sugeriu que conexões citoplasmáticas observadas em *Oenothera gigas* (Onagraceae) poderiam consistir de um importante canal para a troca de materiais entre CMPs adjacentes descrevendo assim, a extrusão de material genético de uma CMP para a outra, denominando o fenômeno de citomixia. Posteriormente, este fenômeno foi relatado em células meióticas de diversas espécies (Omara 1976, Morisset 1978, Narain 1980, Banerjel & Sharma 1988, Falistocco *et al.* 1995, Caetano-Pereira & Pagliarini 1997, Bione *et al.* 2001, Malallah & Attia 2003, Bosco & Mariani 2005). Além de ocorrer entre células meióticas, esse fenômeno também foi relatado em células meristemáticas, células do tapete, células integumentares e do ovário de diferentes espécies vegetais (Jacob 1941, Sarvella 1958,

Tarkowska 1973, Guzicka & Wozny 2004). No entanto, a sua maior ocorrência se dá em CMPs, principalmente nos estágios iniciais da meiose, envolvendo de dois a vários meiócitos simultaneamente. Isso possivelmente ocorre devido à dificuldade de estudos em sacos embrionários.

Embora a citomixia seja um fenômeno difundido e tenha sido extensivamente estudado em um grande número de espécies vegetais, sua origem, seus mecanismos e a sua significância ainda permanecem obscuros. Além disso, o papel evolutivo e o controle genético ainda são alvo de especulação e controvérsias. A presente revisão descreve os mecanismos envolvidos no fenômeno da citomixia em células meióticas de plantas bem como suas possíveis causas e consequências.

CANAIS CITOMÍTICOS: ESTRUTURA E ORIGEM

A presença de comunicações intercelulares é muito importante para a regulação do crescimento e do desenvolvimento das plantas, favorecendo a ocorrência de atividades coordenadas entre células de um determinado tecido (Alberts *et al.* 2010). Tais comunicações são realizadas pelos plasmodesmata. Mais recentemente, tal função foi atribuída também às comunicações intercelu-

1. Centro de Ciências Humanas e Naturais, Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Espírito Santo. Avenida Fernando Ferrari, 514, Goiabeiras, CEP 29040-090, Vitória, ES, Brasil.

2. Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Juiz de Fora. Campus Universitário, Bairro Martelos, CEP 36036-900, Juiz de Fora, MG, Brasil.

*Autor para contato. E-mail: patgenpierre@yahoo.com.br

lares denominadas canais citomíticos. Ambos os tipos de comunicações intercelulares diferem entre si em relação ao seu tamanho, estrutura e função.

Os plasmodesmata são o tipo de contato intercelular mais conhecido. Sua ultraestrutura foi descrita pela primeira vez por Robards, em 1963 (*apud* Botha & Cross 2000). Esse tipo de junção intercelular faz pontes entre células adjacentes criando passagens diretas do citoplasma de uma célula para o de outra (Alberts *et al.* 2010). Assim, cada célula é conectada à sua vizinha por essas estruturas, formando finos canais citoplasmáticos através da parede celular. A membrana de uma célula é contínua com a de sua vizinha em cada plasmodesma e o citoplasma das duas células é conectado por um canal cilíndrico com diâmetro que varia de 20 a 40 nm (Alberts *et al.* 2010, Mursalimov *et al.* 2010). No interior do canal de um plasmodesma há uma estrutura cilíndrica mais estreita denominada desmotúbulo que é derivada do retículo endoplasmático liso de cada célula (Fig. 1A). Somente partículas menores que 1kD como a água, íons, proteínas de baixo peso molecular, fatores de crescimento, alguns RNA mensageiros e vírus são transportados através dos plasmodesmata (Ghoshroy *et al.* 1997, Wang *et al.* 2002, Guo & Zheng 2004). O aparecimento dos plasmodesmata ocorre durante a citocinese quando cada parede celular é formada. Eles se formam ao redor do retículo endoplasmático liso que se torna aprisionado na placa celular em desenvolvimento. Eles também podem se inserir de novo em paredes celulares preexistentes e

podem ser removidos quando não são mais necessários (Alberts *et al.* 2010).

Canais citomíticos consistem de canais citoplasmáticos intercelulares com diâmetros maiores do que os observados nos plasmodesmata. Há relatos de que eles possam apresentar diâmetros variando de 150 a 1.750 nm (Wang *et al.* 2004). Provavelmente a formação dos canais citomíticos é espécie-específica, bem como o seu tamanho e a quantidade por célula. Contudo, variações em relação a essas características foram descritas em diferentes espécies (Mursalimov *et al.* 2010). Estudos envolvendo a comparação do tamanho dos plasmodesmata e dos canais citomíticos em CMPs de *Nicotiana tabacum* (Solanaceae) foram realizados por Mursalimov *et al.* (2010). Estes autores mostraram que os plasmodesmata e os canais citomíticos apresentavam diâmetros variando entre 30,97 a 87,55 nm e 43,71 a 620,77 nm, respectivamente. Análises ultraestruturais de canais citomíticos presentes em tecidos somáticos e germinativos das anteras de *Triticum aestivum* (Poaceae), *Nicotiana tabacum* (Solanaceae) e *Allium cepa* (Alliaceae) revelaram que os canais citomíticos presentes em células somáticas são aparentemente diferentes dos canais observados em tecidos germinativos. Nos tecidos somáticos, os canais aparecem como estruturas únicas com diâmetros entre 650 a 1.150 nm. Em células mãe dos grãos de pólen, eles formam agrupamentos e apresentam diâmetro entre 160 a 450 nm (Wang *et al.* 2004).

Ao contrário dos plasmodesmata, os canais citomíticos

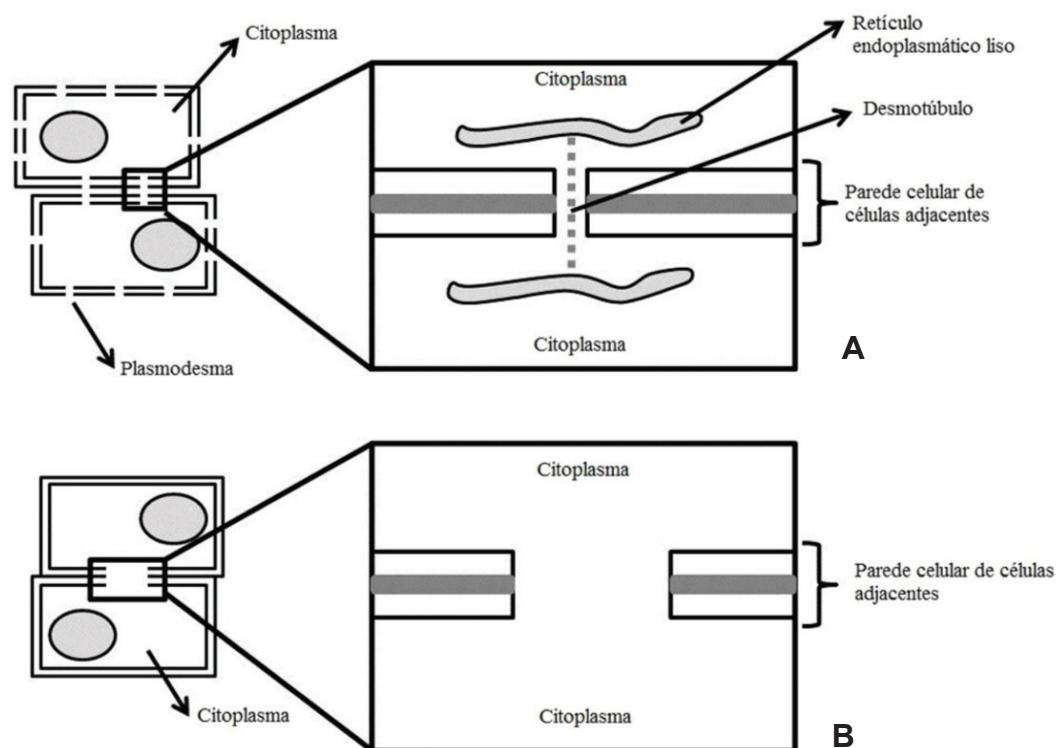


Figura 1. Estrutura de um plasmodesma e de um canal citomítico. A. Plasmodesma com desmotúbulo associado ao retículo endoplasmático liso de células adjacentes. B. Canal citomítico sem estruturas específicas conectando citoplasmas de células adjacentes. Plasmodesmas são estruturalmente mais complexos e possuem diâmetro inferior aos canais citomíticos.

permitem a passagem de grandes partículas e organelas como plastídeos, mitocôndrias, vesículas do aparelho de Golgi, proteínas, ribossomos, RNAs mensageiros e DNA (Wang *et al.* 2002, Guo & Zheng 2004, Wang *et al.* 2004).

Enquanto plasmodesmata possuem uma estrutura complexa com desmotúbulos, os canais citomíticos não estão associados ao retículo endoplasmático liso e não apresentam tais estruturas, constituindo apenas de canais contendo citoplasma (Fig. 1B). Análises de canais citomíticos de *Nicotiana tabacum* realizadas por Mursalimov *et al.* (2010) confirmaram a existência dessas diferenças estruturais entre plasmodesmata e canais citomíticos.

A origem dos canais citomíticos ainda está sujeita a diversos debates. Muitos autores os atribuem à ocorrência de falhas na formação da parede celular durante a citocinese (Bisalpufra & Stein 1966, Sarvella 1958); inibição parcial ou total da citocinese durante a microsporogênese (Risueño *et al.* 1969); fusão de plasmodesmata adjacentes devido à ação de celulasas derivadas do retículo endoplasmático (Wang *et al.* 1998); defeitos na síntese de calose (Sheidai & Fadaei 2005, Sidorchuk *et al.* 2007b); mudanças nos processos bioquímicos que envolvem a modificação do microambiente das anteras durante a microsporogênese (Koul, 1990), efeitos de fixação (Heslop-Harrison 1966, Haroun, 1995) e injúrias ou pressões mecânicas (Takats 1959, Morisset 1978).

De acordo com Zhang *et al.* (1988), o primeiro passo para a modificação de plasmodesmata em canais citomíticos inclui a perda do desmotúbulo, associado ao retículo endoplasmático liso, seguida da intrusão de conteúdo citoplasmático resultando em um canal citoplasmático aberto. O canal citoplasmático resultante sofre um alargamento e se desenvolve em um canal citomítico.

Investigações citoquímicas em *Lilium davidii* (Liliaceae) revelaram que canais citomíticos podem ser formados por meio da digestão de uma porção da parede celular via celulasas secretadas por vesículas derivadas do retículo endoplasmático (Wang *et al.* 1998), o que foi confirmado posteriormente por Wang *et al.* (2002). Estes autores verificaram a presença de grânulos eletrodensos correspondentes a vesículas, próximas aos canais citomíticos das CMPs utilizando microscopia eletrônica de transmissão. Nesse estudo foi possível verificar a presença de plasmodesmata rompidos, o que provavelmente favoreceu a formação de canais citomíticos com maior diâmetro.

A atividade da enzima pectinase foi observada em CMPs de *N. tabacum* por Yu *et al.* (2004). A partir de análises ultraestruturais, foi observado que durante a prófase I, a pectinase estava presente nas cisternas do retículo endoplasmático liso, em suas vesículas derivadas e na parede celular, principalmente entre plasmodesmata vizinhos. De acordo com esses autores, em combinação com a celulase, a pectinase provavelmente promoveu a formação de canais citomíticos pela digestão específica da pectina presente na lamela média da parede celular resultando na fusão lateral de plasmodesmata vizinhos.

Canais citomíticos também podem ser formados a partir da persistência de plasmodesmata nos tecidos

germinativos das anteras. Normalmente, com o decorrer da meiose, os plasmodesmata são completamente obstruídos pela deposição de calose. Porém, em alguns casos, a síntese de calose é defeituosa, impedindo a obstrução completa dos plasmodesmata e possibilitando a formação dos canais citomíticos (Falistocco *et al.* 1995, Sheidai & Fadaei, 2005, Sheidai *et al.* 2007a). A análise da dinâmica da deposição da calose na parede celular de CMPs de *N. tabacum* revelou que a formação de canais citomíticos está associada à deposição irregular da calose ao redor das CMPs (Sidorchuk *et al.* 2007b).

Alguns autores têm demonstrado que a citomixia pode ser induzida por danos mecânicos. Injúrias traumáticas ou osmóticas nas anteras foram consideradas como causas da formação de canais citomíticos em *Lilium longiflorum* por Takats (1959). No entanto, esses relatos não constituem uma regra e não descartam a citomixia como um fenômeno natural. Análises ultraestruturais da citomixia em *Ophrys lutea* (Orchidaceae) (Feijó & Pais 1989) resultaram em cortes histológicos que mantiveram a preservação de todas as membranas e todas as características das células das anteras, indicando que os canais citomíticos não são resultantes de injúrias mecânicas ou efeitos de fixadores.

Tais relatos sugerem que não há um padrão para a origem dos canais citomíticos. Assim, não existe um mecanismo único capaz de explicar a sua origem e formação, indicando que os mesmos podem ser originados de diferentes maneiras nas espécies.

CITOMIXIA

A citomixia consiste na migração de material genético, produtos gênicos e organelas entre meiócitos por meio de conexões citoplasmáticas ou canais citomíticos (Falistocco *et al.* 1995). Esse fenômeno tem sido relatado por diversos autores para diferentes grupos de plantas de diferentes posições filogenéticas (Tab. 1). Embora o fenômeno de transferência de material genético tenha sido primeiramente observado por Miercke & Körnicke, em 1901, (*apud* Wang *et al.* 2004) em CMPs de *Crocus sativus* (Iridaceae), ele foi definido por Gates (1911). Esse fenômeno tem sido observado principalmente entre células-mãe dos grãos de pólen de angiospermas.

A transferência de material nuclear entre uma CMP e outra é atribuída a vários fatores, como alterações fisiológicas (Bell 1964), condições patológicas, mudanças na temperatura (Narain 1979, De & Sharma 1983, Souza & Pagliarini 1997), ação de agentes físico-químicos, como radiação gama, trifluralina, colchicina, metil metano sulfonato, dietil sulfato entre outros (Bobak & Herich 1978, Dwivedi *et al.* 1988, Bhat *et al.* 2006, Gulfishan *et al.* 2010), estresse ambiental e poluição (Haroun *et al.* 2004).

De & Sharma (1983) observaram uma variação na frequência de meiócitos citomíticos em *Ervatamia divaricata* (Apocynaceae), de acordo com a época do ano. A frequência máxima foi observada entre os meses de março e junho, nos quais o clima é caracterizado por ser

Tabela 1. Relatos de citomixia em algumas famílias, gêneros e espécies de plantas.

Grupo/Família	Gênero	Espécie	Referência
Pteridófitas			
Isoetaceae	<i>Isoetes</i>	<i>I. sinensis</i> Palmer	Heng-Chang <i>et al.</i> (2007)
Gimnospermas			
Pianaceae	<i>Picea</i>	<i>P. abies</i> (L.) H. Karst.	Guzicka & Wozny (2005)
Angiospermas			
Agavaceae	<i>Chlorophytum</i>	<i>C. comosum</i> Thunb.	Latoo <i>et al.</i> (2006)
Alliaceae	<i>Allium</i>	<i>A. cepa</i> L.	Wang <i>et al.</i> (2004)
Aloaceae	<i>Aloe</i>	<i>A. vera</i> L.	Imery-Buiza (2007)
Apocynaceae	<i>Ervatamia</i>	<i>E. divaricata</i> L.	De & Sharma (1983)
Asteraceae	<i>Carthamus</i>	<i>C. tinctorius</i> L.	Sheidai <i>et al.</i> (2009a)
Brassicaceae	<i>Brassica</i>	<i>B. napus</i> L.	Sheidai <i>et al.</i> (2009b), Souza & Pagliarini (1997)
		<i>B. campestris</i> L.	Souza & Pagliarini (1997)
	<i>Diploaxis</i>	<i>D. harra</i> Boiss.	Malallah & Attia (2003)
Cactaceae	<i>Consouea</i>	<i>C. corallicola</i> Small	Negrón-Ortiz (2007)
		<i>C. millspaughii</i> Britton	Negrón-Ortiz (2007)
		<i>C. rubescens</i> Lem.	Negrón-Ortiz (2007)
Clusiaceae	<i>Clusia</i>	<i>C. fluminensis</i> Pl.	Cruz <i>et al.</i> (1990)
		<i>C. organensis</i> Pl.	Cruz <i>et al.</i> (1990)
		<i>C. criuva</i> Camb.	Cruz <i>et al.</i> (1990)
		<i>C. hilariana</i> Schlecht.	Cruz <i>et al.</i> (1990)
Elaeagnaceae	<i>Hippophae</i>	<i>H. rhamnoides</i> L.	Singhal <i>et al.</i> (2008)
Euphorbiaceae	<i>Codiaeum</i>	<i>C. variegatum</i> (L.) Blume	Boldrini <i>et al.</i> (2003)
Iridaceae	<i>Iris</i>	<i>I. confusa</i> Sealy	Zhou <i>et al.</i> (2003)
Lamiaceae	<i>Mentha</i>	<i>M. spicata</i> L.	Tyagi (2003)
	<i>Minthostachys</i>	<i>M. mollis</i> Griseb.	Ordóñez <i>et al.</i> (2002)
	<i>Ocimum</i>	<i>O. basilicum</i> L.	Datta <i>et al.</i> (2005)
	<i>Salvia</i>	<i>S. miltiorrhiza</i> Bunge	Song & Li (2009)
Leguminosae	<i>Astragalus</i>	<i>A. bicuspidis</i> Fisch.	Kumar <i>et al.</i> (2008)
	<i>Crotalaria</i>	<i>C. micans</i> Link	Ferreira <i>et al.</i> (2009)
	<i>Glycine</i>	<i>G. max</i> (L.) Merr.	Bione <i>et al.</i> (2001)
	<i>Lathyrus</i>	<i>L. sativus</i> L.	Kumar & Tripathi (2008)
	<i>Medicago</i>	<i>M. sativa</i> L.	Bellucci <i>et al.</i> (2003)
	<i>Melilotus</i>	<i>M. officinales</i> (L.) Lam.	Kumar <i>et al.</i> (2008)
	<i>Trifolium</i>	<i>T. pratense</i> L.	Kumar <i>et al.</i> (2008)
	<i>Vicia</i>	<i>V. faba</i> L.	Bhat <i>et al.</i> (2006)
Liliaceae	<i>Lilium</i>	<i>L. davidii</i> Duch. ex Elwes	Wang <i>et al.</i> (2002)
Malvaceae	<i>Gossypium</i>	<i>G. hirsutum</i> L.	Sheidai & Dezfolian (2008)
Oleaceae	<i>Olea</i>	<i>O. europea</i> L.	Sheidai <i>et al.</i> (2008)
Onagraceae	<i>Oenothera</i>	<i>O. gigas</i> L.	Gates (1911)
Orchidaceae	<i>Ophrys</i>	<i>O. lutea</i> (Gouan) Cav.	Feijó & Pais (1989)
Papaveraceae	<i>Meconopsis</i>	<i>M. aculeata</i> Royle	Kumar <i>et al.</i> (2008)
Poaceae	<i>Aegilops</i>	<i>A. cylindrica</i> Host	Sheidai <i>et al.</i> (1999)
		<i>A. triuncialis</i> L.	Sheidai <i>et al.</i> (1999)
		<i>A. umbellulata</i> Zhuk.	Sheidai <i>et al.</i> (1999)
	<i>Alopecurus</i>	<i>A. arundinaceus</i> Poir.	Sheidai <i>et al.</i> (2009c)
		<i>A. myosuroides</i> Huds.	Sheidai <i>et al.</i> (2009c)
		<i>A. textilis</i> Boiss.	Sheidai <i>et al.</i> (2009c)
	<i>Avena</i>	<i>A. sativa</i> L.	Suaki <i>et al.</i> (2003)
		<i>A. canariensis</i> Baum	Morikawa & Leggett (1996)
		<i>A. strigosa</i> Schreb.	Suaki <i>et al.</i> (2003)
	<i>Brachiaria</i>	<i>B. humidicola</i> Rendle	Boldrini <i>et al.</i> (2006)
		<i>B. nigropedata</i> Stapf	Utsunomiya <i>et al.</i> (2002)
		<i>B. dura</i> Stapf	Risso-Pascotto <i>et al.</i> (2009)
	<i>Catbrosa</i>	<i>C. aquatica</i> (L.) P. Beauv.	Sheidai <i>et al.</i> (2009c)
	<i>Dactylis</i>	<i>D. glomerata</i> L.	Falistocho <i>et al.</i> (1995)
		<i>C. capusii</i> Franch	Sheidai <i>et al.</i> (2009c)
	<i>Erianthus</i>	<i>E. arundinaceus</i> Retz	Lalitha & Premachandran (2007)
	<i>Festuca</i>	<i>F. arundinacea</i> Schreb.	Sheidai & Bagheri-Shabestare (2007)
		<i>F. akhaniai</i> Tzvelev	Sheidai & Bagheri-Shabestare (2007)
		<i>F. valesiaca</i> Gaudin	Sheidai & Bagheri-Shabestare (2007)
	<i>Saccharum</i>	<i>S. spontaneum</i> L.	Lalitha & Premachandran (2007)
	<i>Sorghum</i>	<i>S. bicolor</i> (L.) Moench	Ghaffari (2006)
	<i>Stipa</i>	<i>S. arabica</i> Trin. & Rupr.	Sheidai & Attai (2005)
		<i>S. caucasica</i> Dasht	Sheidai & Attai (2005)
		<i>S. capensis</i> Thunb.	Sheidai & Attai (2005)
		<i>S. caragana</i> Trin. & Rupr.	Sheidai & Attai (2005)
		<i>S. ehrenbergiana</i> Trin.	Sheidai & Attai (2005)
		<i>S. haussknechtii</i> Boiss.	Sheidai & Attai (2005)

Tabela 1. Continuação.

Grupo/Família	Gênero	Espécie	Referência
Poaceae	<i>Stipa</i>	<i>S. hohenackeriana</i> Trin.	Sheidai & Attai (2005)
		<i>S. holosericea</i> Trin.	Sheidai & Attai (2005)
		<i>S. iranica</i> Freitag.	Sheidai & Attai (2005)
		<i>S. lessingiana</i> Trin.	Sheidai & Attai (2005)
		<i>S. parviflora</i> Desf.	Sheidai & Attai (2005)
		<i>S. pennata</i> L.	Sheidai & Attai (2005)
		<i>S. turkestanika</i>	Sheidai & Attai (2005)
	<i>Thinopyrum</i>	<i>T. intermedium</i> Host	Li <i>et al.</i> (2009)
		<i>T. ponticum</i> Podp.	Li <i>et al.</i> (2009)
	<i>Triticum</i>	<i>T. aestivum</i> L.	Wang <i>et al.</i> (2004)
Ranunculaceae	<i>Zea</i>	<i>Z. mays</i> L.	Utsunomiya <i>et al.</i> (2002), Souza <i>et al.</i> (2010)
	<i>Caltha</i>	<i>C. palustris</i> L.	Kumar <i>et al.</i> (2008)
	<i>Clematis</i>	<i>C. flammula</i> L.	Kumar <i>et al.</i> (2008)
Rosaceae	<i>Cerasus</i>	<i>C. vulgaris</i> Mill.	Yandovka (2004)
	<i>Potentilla</i>	<i>P. fruticosa</i> L.	Kumar <i>et al.</i> (2008)
Solanaceae	<i>Nicotiana</i>	<i>N. tabacum</i> L.	Sidorchuck <i>et al.</i> (2004); Yu <i>et al.</i> (2004); Wang <i>et al.</i> (2004); Mursalimov <i>et al.</i> (2010)
Theaceae	<i>Camellia</i>	<i>Camellia</i> sp.	Kondo <i>et al.</i> (1978)
	<i>Withania</i>	<i>W. somnifera</i> (L.) Dunal	Datta <i>et al.</i> (2005)
Umbeliferae	<i>Foeniculum</i>	<i>F. vulgare</i> L.	Sheidai <i>et al.</i> (2007a)
Urticaceae	<i>Boehmeria</i>	<i>B. nivea</i> (L.) Gaudich	Pierozzi <i>et al.</i> (2008)

quente e úmido. Desse modo, flutuações na temperatura poderiam promover distúrbios, sugerindo que fatores fisiológicos poderiam ser capazes de controlar a manifestação da citomixia. Além disso, Souza & Pagliarini (1997) sugeriram que a citomixia observada durante a microsporogênese de *Brassica napus* e *B. campestris* (Brassicaceae) foi devida a estresses ambientais causados por altas temperaturas e escassez de água.

Agentes físico-químicos também podem induzir a citomixia. Análises meióticas durante a microsporogênese de plantas de *Vicia faba* (Fabaceae) tratadas com metil metano sulfonato indicaram que o aumento da concentração dessa substância exerceu um efeito positivo sobre o percentual de CMPs citomíticas (Bhat *et al.* 2006). Isto sugere que a citomixia pode ser atribuída a diferenças no controle da expressão gênica devido ao tratamento com o mutágeno químico.

Estudos sobre a citomixia em vários haplóides obtidos a partir de linhagens de milho foram realizados por Gayen & Sarkar (1996). Estes autores observaram que o desbalanceamento genético nos haplóides obtidos induzia de forma significativa as taxas de citomixia entre as CMPs produzidas por estas plantas quando comparadas com seus genitores diplóides. Além disso, os autores descrevem a formação dos canais citomíticos com transferência de material genético, principalmente durante a metáfase e anáfase I da meiose, havendo uma grande taxa de inviabilidade polínica.

Outros estudos evidenciam que a citomixia pode ser controlada geneticamente (Omara 1976, Bedi 1990). Nirmala & Kaul (1994) observaram em *Pisum sativum* (Fabaceae) a ocorrência regular da citomixia em anos consecutivos em diferentes indivíduos, sugerindo um controle genético. De acordo com esses autores, a ocorrência de citomixia pode ter sido causada pela presença de um alelo mutante para macho-esterilidade, sendo a sua frequência influenciada por fatores ambientais.

O controle genético da citomixia em *Medicago sativa* (Fabaceae) foi estudado por Bellucci *et al.* (2003). Foram analisadas CMPs de cultivares citomíticas que produziam poucas sementes. As mesmas foram autotefecundadas, cruzadas entre si e com cultivares não citomíticas em diferentes locais. A análise das CMPs das plantas resultantes revelou a presença de citomixia quase que exclusivamente na primeira divisão meiótica e a ocorrência de migração total de DNA. Todas as plantas citomíticas apresentaram baixa viabilidade do pólen. Nos cruzamentos envolvendo um parental não citomítico, a média geral da citomixia nas gerações foi menor que a média do seu genitor citomítico, provavelmente devido à contribuição do parental não citomítico. Não foram observadas diferenças entre os cruzamentos recíprocos, indicando a inexistência de efeito materno. Nos dois locais testados, as médias da citomixia e da viabilidade do pólen foram iguais, indicando que essas são fracamente influenciadas pelo ambiente. Assim, os autores sugeriram que a citomixia é pouco influenciada pelo ambiente ocorrendo durante uma fase definida da meiose e a sua persistência nos indivíduos resultantes de autofecundação e dos cruzamentos sugere que esse é um fenômeno natural que está sob um controle genético, embora fatores fisiológicos certamente influenciem na sua manifestação.

Trabalhos realizados por Souza *et al.* (2010) também evidenciam que a citomixia pode estar sob controle genético. Os autores realizaram análises da estabilidade meiótica de diferentes híbridos comerciais de milho. Seus resultados mostraram a ocorrência de segregação cromossômica anormal e ausência de citocinese em todos os genótipos analisados. No entanto, alterações como orientação anormal do fuso e citomixia foram encontrados somente em alguns genótipos. Tais resultados demonstram que em milho a citomixia é genótipo-dependente.

Alguns autores também sugeriram que a citomixia poderia ser comum em plantas geneticamente instáveis. Sidorchuk *et al.* (2004, 2007a) relataram esse fenômeno em plantas transgênicas de tabaco, atribuindo a sua ocorrência à instabilidade genômica das amostras uma vez que a inserção de fragmentos de DNA exógeno pode levar à formação de um novo fenótipo mutante. Os dados também sugeriram que inserções de T-DNA podem ter contribuído para a alteração na expressão de genes que controlam a citomixia.

CARACTERÍSTICAS, CAUSAS E MECANISMOS DA CITOMIXIA

A intensidade da passagem de DNA de uma célula para outra durante a citomixia depende do número e da natureza das conexões citoplasmáticas. Em geral, poucos cromossomos são transferidos, mas, um genoma completo pode ser transferido a uma célula adjacente (Souza & Pagliarini 1997). Além disso, acredita-se que a migração de material nuclear não é aleatória e sim, direcional. Em *Dactylis glomerata* (Poaceae), Falistocco *et al.* (1995) observaram que a citomixia sempre ocorria de uma célula doadora para uma célula receptora que, em muitos casos, a migração de DNA era completa e, algumas vezes, poucos cromossomos permaneciam na célula doadora.

Em outros casos, a conexão citoplasmática parecia ocorrer entre várias células ao mesmo tempo, sendo que, umas funcionavam como doadoras e outras como receptoras. Além disso, alguns meiócitos possuem o potencial concomitante de doação e recepção de material genético. Em tecidos da antera de tabaco, Wang *et al.* (2004) observaram que uma CMP pode aceitar material genético de uma célula via canal citomítico enquanto direciona seu material para outra célula vizinha.

Recentemente, a citomixia foi estudada *in vivo* em tecidos epidérmicos e em CMPs de anteras de *Nicotiana tabacum* (Liu *et al.* 2007). Foi observado que a transferência de material genético nas células vegetativas da antera ocorreu de maneira assíncrona. O mesmo não ocorreu entre CMPs nas quais a citomixia foi totalmente síncrona entre os meiócitos. Além disso, as imagens obtidas *in vivo* da citomixia foram muito similares às obtidas pelas microscopias de luz e eletrônica de transmissão em células fixadas, indicando que esse constitui um processo celular não induzido pela fixação ou danos mecânicos.

Usualmente, a citomixia ocorre entre células que estão na mesma fase da divisão (Souza & Pagliarini 1997). No entanto, há relatos da ocorrência de transferência de material nuclear entre células em diferentes estágios da divisão (Song & Li 2009). O número de células envolvidas normalmente é baixo, mas há relatos da ocorrência de até 20 microsporócitos envolvidos simultaneamente no processo (Basavaiah & Murthy 1987).

Vários relatos indicam que o fenômeno ocorre principalmente durante a prófase I, mais comumente durante o paquíteno (Falistocco *et al.* 1995, Wang *et al.* 2002, Bellucci *et al.* 2003, Sidorchuk *et al.* 2004, Bosco &

Mariani 2005, Imery-Buiza 2007, Negrón-Ortiz 2007, Song & Li 2009). Entretanto, outros autores observaram a transferência de cromossomos durante outras fases da meiose como metáfase I, anáfase I, telófase I e metáfase II (De & Sharma 1983, Souza & Pagliarini 1997, Bione *et al.* 2001, Bhat *et al.* 2006). O fenômeno também foi observado na primeira e na segunda divisões meióticas (Bellucci *et al.* 2003, Malallah & Attia 2003, Lattoo *et al.* 2006).

Diversos pesquisadores têm especulado sobre os mecanismos envolvidos com a transferência de organelas citoplasmáticas e DNA de uma célula a outra. Acredita-se que o citoesqueleto esteja envolvido com a mecânica do processo.

Ao investigar o fenômeno de migração intercelular de material nuclear em CMPs de lírio, Wang *et al.* (1984) observaram que a mesma foi interrompida após o tratamento com a citocalasina B, um inibidor específico dos microfilamentos. De acordo com Zhang (2002), tratamentos com cianeto de potássio também podem interromper o movimento de cromatina intercelular, sugerindo que proteínas contráteis estão associadas à citomixia. Além disso, a presença de sistemas de microtúbulos localizados paralelamente aos canais citomíticos e ligados ao material nuclear que passava pelo canal foi observada por Wang *et al.* (2002), sugerindo que o citoesqueleto e proteínas motoras são essenciais para a ocorrência desses movimentos. De acordo com Liu *et al.* (2003), a actina e outras proteínas associadas podem estar envolvidas na migração nuclear durante a citomixia.

Análises da estrutura e da dinâmica dos microtúbulos e da calose presente na parede celular foram realizadas por Sidorchuk *et al.* (2007a) em *N. tabacum*. Estes autores mostraram que a citomixia em CMPs foi acompanhada por distúrbios na formação da calose da parede celular, indicando ser uma condição necessária para a ocorrência de citomixia. No entanto, não foi observada a participação dos microtúbulos na translocação de material nuclear entre meiócitos nessa espécie, permanecendo obscuro o conhecimento sobre qual força move esse processo.

Embora o fenômeno da citomixia não seja muito bem entendido e seus mecanismos não tenham sido muito bem esclarecidos, existem algumas hipóteses que tentam explicar o porquê da transferência de materiais entre CMPs, principalmente em relação a organelas e produtos gênicos. Uma hipótese proposta por Heslop-Harrison (1966) sugere que a conexão intercelular ocorre para promover a sincronia entre os meiócitos, promovendo a passagem de constituintes citoplasmáticos entre as células e permitindo uma equivalência fenotípica entre as células. O mesmo autor também propõe que as conexões citoplasmáticas podem constituir uma via para o rápido movimento de nutrientes entre as células permitindo que haja um acúmulo de reservas nas células. No entanto, de acordo com Guo & Zheng (2004), essa hipótese não é consistente, pois, nas plantas, as células responsáveis pela produção de nutrientes para as CMPs são denominadas células do tapete e, até o momento, não foram

encontradas conexões citoplasmáticas entre essas células nutritivas e os meiócitos. Além disso, também ocorre deposição de calose nas células do tapete.

De acordo com Guo & Zheng (2004), a ocorrência de canais citomíticos em diferentes espécies significa que essas conexões podem ter uma função mais geral do que foi proposto na hipótese anteriormente citada. A androsporogênese é um evento complexo que envolve a reorganização, a transformação e a especialização de muitos componentes celulares, tais como a cromatina, o núcleo, as mitocôndrias, os cloroplastos, o citoesqueleto, entre outros. Além disso, ocorrem eventos de reconstrução do citoplasma na prófase I, o que favorece a heterogeneidade entre as células. Esse evento pode levar a uma perda de qualidade dos meiócitos, o que pode interferir na formação de gametas normais e anormais. Desse modo, as conexões citoplasmáticas permitem o compartilhamento de produtos gênicos regulatórios e estruturais entre as células conectadas, favorecendo uma homogeneização.

Em *Chara tomentosa* (Characeae) substâncias similares a protaminas foram observadas no interior das cisternas do retículo endoplasmático de meiócitos. Essas substâncias atravessam os canais citomíticos existentes entre uma célula e outra. Estudos mostraram que tais substâncias são necessárias para a reorganização da

cromatina nuclear durante a espermatogênese em peixes (salmão) (Kwiatkowska *et al.* 2003).

A citomixia pode produzir e conservar o alto grau de sincronia entre as células, possibilitando que as células fiquem em estágios de desenvolvimento similares. Assim, no sentido de migração intercelular de moléculas e organelas, esse fenômeno não constitui um artefato, sendo assim um fenômeno natural e necessário para o desenvolvimento normal das células envolvidas (Guo & Zheng 2004). Entretanto, a citomixia envolvendo a transferência intercelular de DNA ainda é um fenômeno cujas funções ainda são desconhecidas.

CONSEQUÊNCIAS DA CITOMIXIA

Dependendo do número de meiócitos envolvidos e do tipo de transferência de material genético, a citomixia pode ocasionar a formação de meiosporos vazios (inviáveis), aneuploides, não reduzidos ($2n$) ou poliploides (Fig. 2) apresentando, portanto, um significado evolutivo. Tais consequências e sua importância evolutiva têm sido relatadas por diversos autores (Feijó & Pais 1989, Falistocco *et al.* 1995, Malallah & Attia 2003, Bhat *et al.* 2006, Sheidai *et al.* 2007b, Risso-Pascotto *et al.* 2009).

Quando a transferência envolve dois meiócitos adjacentes, sendo um doador e outro receptor de material

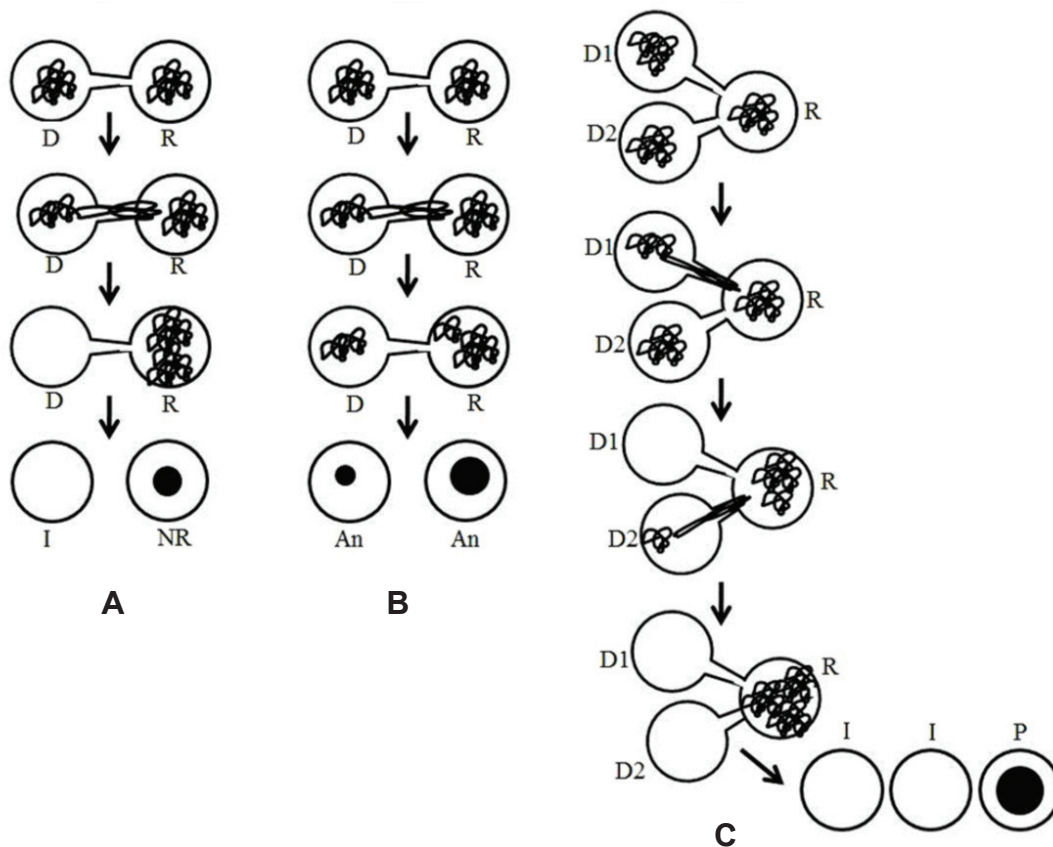


Figura 2. Possíveis consequências da citomixia. A. Doação total do conteúdo nuclear para uma célula receptora e formação de meiosporos vazios/inviáveis (I) e não reduzidos (NR). B. Doação de parte do conteúdo nuclear para uma célula receptora e formação de meiosporos aneuploides (An). C. Participação de três células citomíticas, doação total do conteúdo nuclear de duas células para uma receptora e formação de dois meiosporos vazios/inviáveis (I) e um triploide (T). D=doadora, D1=doadora 1, D2= doadora 2, R=receptora.

genético, duas situações podem ocorrer: o meiócito doador pode passar todo o seu conteúdo nuclear e consequentemente haverá a formação de um meiósopo vazio (que será inviável) e outro não reduzido ($2n$) (Fig. 2A); ou o meiócito doador pode disponibilizar apenas parte do seu conteúdo nuclear, originando, no final do processo, dois meiócitos aneuploides (Fig. 2B). Para a formação de meiócitos poliploides, seria necessária a participação de pelo menos três meiócitos citomíticos, sendo dois doadores e um receptor. Se ambas as células doadoras disponibilizarem seu conteúdo nuclear para a receptora, consequentemente haverá a formação de um meiócito triploide e dois vazios e inviáveis (Fig. 2C).

Quando associada a anormalidades meióticas como aderência cromossômica, disjunção tardia de bivalentes, migração adiantada na metáfase I e pontes cromossômicas na anáfase I, a citomixia pode resultar em esterilidade parcial e grãos de pólen com tamanhos variados (Kumar *et al.* 2010) com e baixa viabilidade (Ferreira *et al.* 2009).

Em *Citrus* (Rutaceae), Bosco & Mariani (2005) correlacionaram a redução na viabilidade de grãos de pólen de genótipos híbridos e tetraplóides resultantes de hibridização somática interespecífica com a ocorrência de citomixia. Observações similares foram relatadas por outros autores em diferentes espécies (Bellucci *et al.* 2003, Lattoo *et al.* 2006, Singhal & Kumar 2008). No entanto, plantas citomíticas também podem exibir alta taxa de viabilidade polínica, como o observado em *Dactylis glomerata* por Falistocco *et al.* (1995) bem como apresentar taxas normais de produção de sementes (Song & Li 2009).

CONCLUSÕES

A presença de canais citomíticos pode ser observada em diferentes tecidos de diferentes espécies de plantas podendo constituir uma via pela qual organelas, produtos gênicos e DNA podem migrar de uma célula a outra.

A formação de canais citomíticos e a ocorrência de citomixia não podem ser atribuídas a um único fator. No entanto, há um consenso de que distúrbios na síntese e na deposição da calose e a ação de proteínas do citoesqueleto sejam pré-requisitos básicos para a ocorrência dos mesmos.

Quando a citomixia envolve a migração de material genético, há implicações evolutivas muito importantes, pois esse evento altera a variabilidade dos meiósopos produzidos, podendo influenciar na viabilidade e na ploidia dos grãos de pólen ocasionando possivelmente o surgimento de plantas aneuploides e poliploides. Tais níveis de ploidia poderiam ser confirmados por meio do emprego de técnicas refinadas como a citometria de fluxo.

Mais estudos envolvendo a análise da transferência de material nuclear entre meiócitos vegetais devem ser desenvolvidos a fim de esclarecer a participação do citoesqueleto, os mecanismos envolvidos com a deposição de calose e as funções desse fenômeno tão intrigante.

REFERÊNCIAS

- ALBERTS, B., JOHNSON, A., LEWIS, J., RAFF, M., ROBERTS, K. & WALTER, P. 2010. *Biologia Molecular da Célula*. 5º Ed. Porto Alegre: Artmed. 1268p.
- BANERJEE, N. & SHARMA, A.K. 1988. Cyto-mixis in microsporocytes of *Rauwolfia dubium* L. *Current Science*, 57: 267-268.
- BASAVIAH & MURTHY, T.C.S. 1987. Cyto-mixis in pollen mother cells of *Urochloa panicoides* (Poaceae). *Cytologia*, 52: 69-74.
- BEDI, Y.S. 1990. Cyto-mixis in woody species. *Proceedings of the Indian National Science Academy*, 100: 233-238.
- BELL, C.R. 1964. Cyto-mixis in *Tauschia nudicalis* Schlecht (Apiaceae). *Cytologia*, 29: 369-388.
- BELLUCCI, M., ROSCINI, C. & MARIANI, A. 2003. Cyto-mixis in pollen mother cells of *Medicago sativa* L. *Journal of Heredity*, 94(6): 512-516.
- BHAT, T.A., PARVEEN, S. & KHAN A.H. 2006. MMS-induced cyto-mixis in pollen mother cells of broad bean (*Vicia faba* L.). *Turkish Journal of Botany*, 30: 273-279.
- BIONE, N.C.P., PAGLIARINI, M.S. & TOLEDO, J.P.F. 2001. Meiotic behavior of several brazilian soybean varieties. *Genetics and Molecular Biology*, 23: 623-631.
- BISALPUFRA, T. & STEIN, J.R. 1966. The development of cytoplasmic bridges in *Volvox aureus*. *Canadian Journal of Botany*, 44: 1697-1702.
- BOBAK, M. & HERICH, R. 1978. Cyto-mixis as a manifestation of pathological changes after application of trifluraline. *The nucleus*, 21: 22-26.
- BOLDRINI, K.R., BIONE, N.C.P. & PAGLIARINI, M.S. 2003. Chromosome transfer among pollen mother cells of garden crotons (*Codiaeum variegatum* Blume). *Cytologia*, 68(4): 341-344.
- BOLDRINI, K.R., PAGLIARINI, M.S. & VALE, C.B. 2006. Cell fusion and cyto-mixis during micro sporogenesis in *Brachiaria humidicola* (Poaceae). *South African Journal of Botany*, 72(3): 478-481.
- BOSCO, S.F.D. & MARIANI, A. 2005. Meiotic abnormalities in PMCs of different *Citrus* populations. *Proceedings of the XLIX Italian Society of Agricultural Genetics Annual Congress*, 50.
- BOTHA, C.E.J. & CROSS R.H.M. 2000. Toward reconciliation of structure with function in plasmodesmata- who is the gatekeeper? *Micron*, 31:713-721.
- CAETANO-PEREIRA, C.M. & PAGLIARINI, M.S. 1997. Cyto-mixis in maize microsporocytes. *Cytologia*, 62: 351-355.
- CRUZ, N.D., BOAVENTURA, Y.M.S. & SELLITO, Y.M. 1990. Cytological studies of some species of the genus *Clusia* L. (Glutiferae). *Revista Brasileira de Genética* 13(2): 335-345.
- DATTA, A.K., MUKHERJEE, M. & IQBAL, M. 2005. Persistent cyto-mixis in *Ocimum basilicum* L. (Lamiaceae) and *Withania somnifera* (L.) Dun. (Solanaceae). *Cytologia*, 70(3): 309-313.
- DE, M. & SHARMA, A.K. 1983. Cyto-mixis in pollen mother cells of an apomictic ornamental *Ervatamia divaricata* (Linn.) Alston. *Cytologia*, 48: 201-207.
- DWIVEDI, N.K., SIKDAR, A.K., JOLLY, M.S., SUSHEELAMA, B.N. & SURYANARAYANA, N. 1988. Induction of tetraploidy in colchicines- induced mutant of mulberry I: Morphological and cytological studies in cultivar Kanva-2. *Indian Journal of Genetics*, 48: 305-311.
- FALISTOCCO, E., TOSTI, N. & FALCINELLI, M. 1995. Cyto-mixis in pollen mother cells of diploid *Dactylis*, one of origins of $2n$ gametes. *Journal of Heredity*, 86: 448-453.
- FEIJÓ, J.A. & PAIS, S.S. 1989. Cyto-mixis in meiosis during the microsporogenesis of *Ophrys lutea*: an ultrastructural study. *Caryologia*, 42: 37-48.
- FERREIRA K., TORRES, G.A., CARVALHO I.V. & DAVIDE L.C. 2009. Abnormal meiotic behavior in three species of *Crotalaria*. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 44(12): 1641-1646.
- GATES, R.R. 1911. Pollen formation in *Oenothera gigas*. *Annals of Botany*, 30: 221-230.

- GAYEN, P. & SARKAR, K.R. 1996. Cytomixis in maize haploids. *The Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*, 56(1): 79-85.
- GHAFFARI, S.M. 2006. Occurrence of diploid and polyploid microspores in *Sorghum bicolor* (Poaceae) is the result of cytomixis. *African Journal of Biotechnology*, 5(16): 1450-1453.
- GHOSHROY, S., LARTEY, R., SHENG, J. & CITOVSKEY, V. 1997. Transport of proteins and nucleic acids through plasmodesmata. *Annual Review in Plant Molecular Biology*, 48: 27-50.
- GULFISHAN, M., KHAN, A.K. & BHAT, T.A. 2010. Studies on cytotoxicity induced by DES and SA in *Vicia faba* var. *major*. *Turkish Journal of Botany*, 34: 31-37.
- GUO, G.Q. & ZHENG, G.C. 2004. Hypotheses for the functions of intercellular bridges in male germ cell development and its cellular mechanisms. *Journal of Theoretical Biology*, 229: 139-146.
- GUZICKA, M. & WOZNY, A. 2005. Cytomixis in shoot apex of Norway spruce (*Picea abies*) L. Karst. *Trees*, 18: 722-724.
- HAROUN, S.A. 1995. Cytomixis in pollen mother cells of *Polygonum tomentosum* Schrank. *Cytologia*, 60: 257-260.
- HAROUN, S.A., AL SHEHRI, A.M. & AL WADIE, H.M. 2004. Cytomixis in the microsporogenesis of *Vicia faba* L. (Fabaceae). *Cytologia*, 69: 7-11.
- HENG-CHANG, W., LI, J.Q. & HE, A.C. 2007. Irregular meiotic behavior in *Isoetes sinensis* (Isoetaceae), a rare and endangered fern in China. *Caryologia*, 60(4): 358-363.
- HESLOP-HARRISON, J. 1966. Cytoplasmic connexions between angiosperm meiocytes. *Annals of Botany*, 30: 221-230.
- IMERI-BUIZA, J. 2007. Inestabilidad cariológica durante la formación de células madres del polen em *Aloe vera* (Aloaceae). *International Journal of Tropical Biology*, 55 (3-4): 805-813.
- JACOB, K.T. 1941. Certain abnormalities in the root tips of cotton. *Current Science*, 10: 174.
- KONDO, K., SEGAWA, M. & PARKS, C.R. 1978. Unusual cytological patterns in pollen mother cells of *Camellia* in cultivated populations. *Japanese Journal of Breeding* 28(1): 33-48.
- KOUL, K.K. 1990. Cytomixis in pollen mother cells of *Alopecurus arundinaceus* Poir. *Cytologia*, 55: 169-173.
- KUMAR, P. SINGHAL, V.K. & KAUR, D. 2008. Meiotic Studies in Species from the Cold Deserts of Lahaul-Spiti and Adjoining Areas (Northwest Himalaya). *Cytologia*, 73(4): 463-470.
- KUMAR, P. & TRIPATHI, R. 2008. Induced cytotoxic variations through abiotic stresses in grasspea (*Lathyrus sativus* L.). *Indian Journal of Genetics & Plant Breeding*, 68(1): 58-64.
- KUMAR, P., SINGHAL, V.K., KAUR, D. & KAUR, S. 2010. Cytomixis and associated meiotic abnormalities affecting pollen fertility in *Clematis orientalis*. *Biologia Plantarum*, 54(1): 181-184.
- KWIATKOWSKA, M., POPLORISKA, K. & WOJTJCZAC, A. 2003. *Chara tomentosa* antheridial plasmodesmata at various stages of spermatogenesis. *Biologia Plantarum*, 46: 233-238.
- LALITHA, R. & PREMACHANDRAN, M.N. 2007. Meiotic abnormalities in intergeneric hybrids between *Saccharum spontaneum* and *Erianthus arundinaceus* (Gramineae). *Cytologia*, 72(3): 337-343.
- LATTOO, S.K., KHAN, S., BAMOTRA, S. & DHAR, A.K. 2006. Cytomixis impairs meiosis and influences reproductive success in *Chlorophytum comosum*- an additional strategy and possible implications. *Journal of Biosciences*, 31: 629-637.
- LI, X.F., SONG, Z.Q., FENG, D.S. & WANG, H.G. 2009. Cytomixis in *Thinopyrum intermedium*, *Thinopyrum ponticum* and its Hybrids with Wheat. *Cereal Research Communications*, 37(3): 353-361.
- LIU, H., GUO, G.Q., HE, Y.K., LU, Y.P. & ZHENG, G.C. 2003. Nuclear migration: Endless efforts toward unraveling its molecular apparatus. *Chinese Science Bulletin*, 48(7): 615-619.
- LIU, H., GUO, G.Q., HE, Y.K., LU, Y.P. & ZHENG, G.C. 2007. Visualization on intercellular movement of chromatin in intact living anthers of transgenic tobacco expressing histone 2B-CFP fusion protein. *Caryologia*, 60(1-2): 1-20.
- MALALLAH, G.A. & ATTIA, T.A. 2003. Cytomixis its possible evolutionary role in a Kuwaiti population of *Diplotaxis harra* (Brassicaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 143: 169-175.
- MORIKAWA, T. & LEGGETT, J.M. 1996. Cytological and morphological variations in wild populations of *Avena canariensis* from the Canary Islands. *Genes & Genetic Systems* 71: 15-21.
- MORISSET, P. 1978. Cytomixis in pollen mother cells of *Ononis* (Leguminosae). *Canadian Journal of Genetics and Cytologia*, 20: 383-388.
- MURSALIMOV, S.R., BAIBORODIM, S.I., SIDORCHUK, Y.V., SHUMNY, V.K. & DEINEKO, E.V. 2010. Characteristics of the cytotoxic channel formation in *Nicotiana tabacum* L. pollen mother cells. *Cytology and Genetics*, 44(1): 14-18.
- NARAIN, P. 1979. Cytomixis in the pollen mother cells of *Hemerocallis* Linn. *Current Science*, 48: 996-998.
- NARAIN, P. 1980. Chromosome mosaicism in microsporocytes of *Gloriosa*. *Cytologia*, 45: 271-279.
- NEGRÓN-ORTIZ, V. 2007. Chromosome numbers, nuclear DNA content and polyploidy in *Consolea* (Cactaceae), an endemic cactus of the Caribbean Islands. *American Journal of Botany*, 94(8): 1360-1370.
- NIRMALA, C. & KAUL, M.L.H. 1994. Male sterility in pea VI: Gene action duplicity. *Cytologia*, 59: 195-201.
- OMARA, MK. 1976. Cytomixis in *Lilium perene*. *Chromosoma*, 55: 257-271.
- ORDONEZ, A., TORRES, L.E. & OJEDA, M. 2002. Meiotic behavior and chromosome number of four natural populations of peperina (*Mint-hostachys mollis* (Kunth) Griseb.). *Cytologia*, 67(3): 229-233.
- PIEROZZI, N.I., BARONI, R.M. & BENATTI, R. 2008. Cytological investigations of the microsporogenesis in male-sterile ramie (*Boehmeria nivea* Gaud.) and its offspring. *Cytologia*, 73(1): 21-31.
- RISSO-PASCOTTO, C., PAGLIARINI, M.S. & VALLE, C.B. 2009. Chromosome number and microsporogenesis of two accessions of *Brachiaria dura* Stapf (Poaceae). *Biota Neotropica*, 9(2): 257-262.
- RISUEÑO, M.C., GIMÉNEZ-MARTIN, G., LÓPEZ- SÁEZ, J.F. & R-GARCIA, M.I. 1969. Connexions between meiocytes in plants. *Cytologia*, 34: 262-272.
- SARVELLA, P. 1958. Cytomixis and loss chromosomes in meiotic and somatic cells of *Gossypium*. *Cytologia*, 23: 14-24.
- SHEIDAI, M. & ATTAEI, S. 2005. Meiotic studies of some *Stipa* (Poaceae) species and populations in Iran. *Cytologia*, 70(1): 23-31.
- SHEIDAI, M. & BAGHERI-SHABESTAREI, E.S. 2007. Cytomixis and unreduced pollen formation in some *Festuca* L. species of Iran. *Caryologia*, 60 (4): 364-371.
- SHEIDAI, M. & DEZFOLIAN, M. 2008. Cytogenetic and morpho-agronomic study of some gamma irradiated cotton (*Gossypium hirsutum* L.) cultivars. *Cytologia*, 73(1): 33-39.
- SHEIDAI, M. & FADAEI, F. 2005. Cytogenetic studies in some species of *Bromus* L., section *Genea* Dun. *Journal of Genetics*, 84(2): 189-194.
- SHEIDAI, M., KALHOR-HOME, N. & POORNEYDANEI, A. 2007a. Cytogenetic study of some populations of *Foeniculum vulgare* (Umbelliferae) in Iran. *Caryologia*, 60(3): 257-261.
- SHEIDAI, M., NOORMOHAMADI, Z. & SOTODEH, M. 2009a. Cytogenetic variability in several canola (*Brassica napus*) cultivars. *Caryologia*, 59(3): 267-276.
- SHEIDAI, M., PARSIAN, H., VAEZI-JOSE, S. & NOORMOHAMMADI, Z. 2008. Chromosome pairing and chiasma formation in some olive (*Olea europaea* L.) cultivars of Iran. *Cytologia*, 73(3): 269-274.
- SHEIDAI, M., SAEED, A.M. & ZEHZAD, B. 1999. Meiotic studies of some *Aegilops* (Poaceae) species and populations in Iran. *Edinburgh Journal of Botany*, 56(3): 405-419.
- SHEIDAI, M., SODABEH, J., TALEBAN, P. & KESHAVARZI, M. 2009b. Cytomixis and unreduced pollen grain formation in *Alopecurus* L. and *Catbrosa* Beauv (Poaceae). *Cytologia*, 74(1): 31-41.

- SHEIDAI, M., SOTTODEH, M. & AKBAREI, B. 2007b. Cytogenetic variability in several oil seed rape cultivars. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 10(4): 553-560.
- SHEIDAI, M., SOTTODEH, M., NOORMOHAMADI, Z. & KESHA-VARZI, M. 2009c. Cytomixis and unreduced pollen grain formation in *Alopecurus* L. and *Catbroa* Beauv. (Poaceae). *Cytologia*, 74(1): 31-41.
- SIDORCHUK, Y.V., DEINEKO, E.V. & SHUMNY, V.K. 2004. Cytomixis in pollen mother cells of transgenic tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) plants. *Doklady Biological Science*, 394: 47-50.
- SIDORCHUK, Y.V., DEINEKO, E.V. & SHUMNY, V.K. 2007a. Peculiarities of cytomixis in pollen mother cells of transgenic tobacco plants (*Nicotiana tabacum* L.) with mutant phenotype. *Cell and Tissue Biology*, 1(6): 570-576.
- SIDORCHUK, Y.V., DEINEKO, E.V. & SHUMNY, V.K. 2007b. Role of microtubular cytoskeleton and callose walls in the manifestation of cytomixis in pollen mother cells of tobacco *Nicotiana tabacum* L. *Cell and Tissue Biology*, 1(6): 577-581.
- SINGHAL, V.K. & KUMAR, P. 2008. Impact of cytomixis on meiosis, pollen viability and pollen size in wild populations of Himalayan poppy (*Meconopsis aculeate* Royle). *Journal of Biosciences*, 33: 371-380.
- SINGHAL, V.K., KAUR, D. & KUMAR, P. 2008. Effect of cytomixis on the pollen size in 'Seabuckthorn' (*Hippophae rhamnoides* L., Elaeagnaceae). *Cytologia* 73(2): 167-172.
- SOUZA, A.M. & PAGLIARINI, M.S. 1997. Cytomixis in *Brassica napus* var. *oleifera* and *Brassica campestris* var. *oleifera* (Brassicaceae). *Cytologia*, 62: 25-29.
- SONG, Z.Q. & LI, X.F. 2009. Cytomixis in pollen mother cells of *Salvia miltiorrhiza*. *Caryologia*, 62(3): 213-219.
- SOUZA, V.F., PAGLIARINI, M.S., SCAPIM, C.A., RODOVALHO, M. & FARIA, M.V. 2010. Meiotic behavior as a selection tool in silage corn breeding. *Genetics and Molecular Research*, 9(4): 2096-2103.
- SUAKI, R.M., PAGLIARINI, M.S. & CECATTO, U. 2003. Microsporogenesis in Brazilian varieties of *Avena sativa* and *Avena strigosa* under agronomic forage selection. *Cytologia*, 68(3): 295-302.
- TAKATS, S.T. 1959. Chromatin extrusion and DNA transfer during microsporogenesis. *Chromosoma*, 10: 430-453.
- TARKOWSKA, J. 1973. The nature of cytomixis. *Caryologia*, (Suppl.) 25: 151-157.
- TYAGI, B.R. 2003. Cytomixis in pollen mother cells of spearmint (*Mentha spicata* L.). *Cytologia*, 68(1): 67-73.
- UTSUNOMIYA, K.S., BIONE, N.C.P. & PAGLIARINI, M.S. 2002. How many different kinds of meiotic abnormalities could be found in a unique endogamous maize plant. *Cytologia*, 67(2): 169-176.
- UTSUNOMIYA, K.S., PAGLIARINI, M.S. & VALLE, C.B. 2004. Chromosome transfer among meiocytes in *Brachiaria nigropedata* (Ficalho & Hiern) Stapf (Gramineae). *Cytologia*, 69(4): 395-398.
- WANG, X.Y., GUO, G.Q., NIE, X.W. & ZHENG, G.C. 1998. Cytochemical localization of cellulose activity in pollen mother cells of david lily during meiotic prophase I and its relation to secondary formation of plasmodesmata. *Protoplasma*, 204: 128-138.
- WANG, X.Y., NIE, X.W. & CHENG, K.C. 1984. Effect of cytochalasin B on the intercellular chromatin migration in pollen mother cells of *Lilium davidii*. *Chinese Bulletins of Botany*, 2: 39-41.
- WANG, X.Y., NIE, X.W., GUO, G.Q., PAN, Y.F. & ZHENG, G.C. 2002. Ultrastructural characterization of the cytoplasmic channel formation between pollen mother cells of david lily. *Caryologia*, 55(2): 161-169.
- WANG, X.Y., YU, C.H., LI, X., WANG, C.Y. & ZHENG, G.C. 2004. Ultrastructural aspects and possible origin of cytoplasmic channels providing intercellular connection in vegetative tissues of anthers. *Russian Journal of Plant Physiology*, 51(1): 97-106.
- YANDOVKA, L.F. 2004. Cytomixis in meiosis during microsporogenesis in *Cerasus vulgaris* (Rosaceae) as related to water regime. *Botanicheskii Zhurnal*, 89(7): 1142-1146.
- YU, C.H., GUO, G.Q., NIE, X.W. & ZHENG, G.C. 2004. Cytochemical localization of pectinase activity in pollen mother cells of tobacco during meiotic prophase I and its relation to the formation of secondary plasmodesmata and cytoplasmic channels. *Acta Botanica Sinica*, 46(12): 1443-1453.
- ZHANG, W.C. 2002. Progress in research on intercellular movement of protoplasm in higher plants. *Acta Botanica Sinica*, 44(9): 1068-1074.
- ZHANG, W.C., YAN, W.M. & LOU, C.H. 1988. The structural change during degeneration process of antipodal complex and its function to endosperm formation in wheat caryopsis. *Acta Botanica Sinica*, 30: 457-462.
- ZHOU, Y.H., WU, B.H., YAN, J., YANG, R.W., DING, C.B. & ZHANG, L. 2003. Cytogenetic study on the interspecific hybrid between *Iris japonica* and *Iris confusa* (Iridaceae). *Acta Botanica Yunnanica*, 25(4): 497-502.