



REVISÃO

Translocações cromossômicas entre trigo e espécies relacionadas e seu potencial uso no melhoramento genético

Alice Casassola^{1*} e Sandra Patussi Brammer²

Recebido: 13 de setembro de 2011 Recebido após revisão: 15 de dezembro de 2011 Aceito: 10 de abril de 2012
Disponível on-line em <http://www.ufrgs.br/seerbio/ojs/index.php/rbb/article/view/2029>

RESUMO: (Translocações cromossômicas entre trigo e espécies relacionadas e seu potencial uso no melhoramento genético). Translocações interespecíficas são eventos que envolvem a troca de segmentos de DNA entre cromossomos de diferentes espécies. Eventualmente, essas trocas permitem a transferência de genes de interesse agrônomo da espécie doadora para a espécie cultivada. Várias espécies afins, relacionadas geneticamente ao trigo, possuem genes que podem ser utilizados nos programas de melhoramento dessa cultura. Portanto, o objetivo deste trabalho foi revisar as principais características agrônomicas, bem como os principais genes de resistência que podem ser transferidos de espécies afins para o trigo, a partir de translocações cromossômicas. As informações destacadas nesta revisão mostram que as espécies relacionadas ao trigo podem e são utilizadas como fonte de genes de resistência, principalmente, a estresses bióticos e que o uso de cruzamentos interespecíficos e, consequentemente das translocações, são estratégias extensivamente aplicadas para este fim.

Palavras chaves: *Triticum aestivum*, estresses bióticos, rearranjo cromossômico, transferência de genes.

ABSTRACT: (Chromosomal translocations involving wheat and related species and their potential use in genetic breeding). Interspecific translocations are events that involve DNA segments exchanges between chromosomal by different species. Eventually these exchanges allow the transference of interested agronomic gens from de donor to the cultivated specie. Several wheat genetic related species have important resistance gens that could be used in breeding programs. Thus, the aim of this paper was to review the main agronomic traits as the main resistance gens that could be transferred from related species to wheat using chromosomal translocations. The informations in this paper demonstrate that related wheat species could and are used like source of resistance gens, principally, to biotic stresses, and also confirm that the interspecific crosses and, consequently translocations, are strategies extensively used with this finality.

Key words: *Triticum aestivum*, biotic stress, chromosomal rearrangement, gene transfer.

INTRODUÇÃO

Translocações são rearranjos cromossômicos nos quais ocorre uma troca de segmentos de DNA entre cromossomos. Essas trocas são classificadas como simples, recíprocas ou Robertsonianas, podendo envolver cromossomos homólogos e não-homólogos (Sumner 2003). São eventos que ocorrem naturalmente entre as plantas, mas podem, inclusive, ser induzidas em laboratório visando o melhoramento varietal (Molnár-Lang *et al.* 2005). Devido à imensa variabilidade de genes potencialmente úteis nas espécies afins ao trigo, tais como de resistência a estresses bióticos e abióticos, desenvolveram-se muitas estratégias que possibilitaram o uso de métodos para transferência desses genes como cruzamentos, translocações, transgenia e outros (Gardner & Sutherland 2004).

Dentro da família Poaceae, o trigo (*Triticum aestivum* L.) pertence à tribo Triticeae, subtribo Triticinae, na qual encontramos os gêneros *Triticum*, *Aegilops*, *Agropyron*, *Secale* e *Haynaldia*. O genoma do trigo he-

xaploide, $2n = 6x = 42$, é alopoliploide (AABBDD) cuja origem se deu pela combinação de distintas espécies (*T. monococum*, *Aegilops squarrosa* e, possivelmente, *Ae. speltoides*). Essa poliploidia confere características que facilitam a incorporação de genes de espécies relacionadas (Moraes-Fernandes *et al.* 2000). A detecção de cromossomos, segmentos cromossômicos ou de DNA por marcadores moleculares e técnicas como hibridização fluorescente *in situ*, constituem importantes ferramentas para a prospecção de genes de interesse agrônomo e posterior uso no melhoramento do trigo.

Este artigo, portanto, apresenta uma revisão das principais características agrônomicas, bem como dos principais genes de resistência que podem ser transferidos pelas translocações cromossômicas entre o trigo e espécies relacionadas (Tab. 1). Considerando que a hibridização entre esses gêneros é uma estratégia que permite a introgressão gênica, este trabalho tem por objetivo elucidar estratégias que podem ser utilizadas nos programas de melhoramento genético dessa cultura.

1. Programa de Pós-Graduação em Agronomia, Universidade de Passo Fundo. Rua Padre Valentim 461, CEP 99072-100, Passo Fundo, RS, Brasil.

2. Embrapa Trigo. Rodovia BR285, Km294, CEP 99001-970, Passo Fundo, RS, Brasil.

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

Tabela 1. Principais características transferidas das espécies afins para o trigo.

Espécie	Genoma	Doenças que as espécies possuem resistência	Características agrônômicas transferidas	
			Vantagens	Desvantagens
<i>Th. ponticum</i>	JsJsJJJ	“Eyespot”, fusariose, giberela, mancha amarela, mancha marrom.	Genes de resistência a estresses.	Distorção na segregação.
<i>Th. intermedium</i>	SJJ ^s	Nanismo amarelo da cevada (Barley yellow dwarf virus - BYDV)	Genes de resistência a estresses, melhora no desempenho e rendimento de grãos.	Coloração amarela da farinha.
<i>H. villosa L.</i>	VV	Oídio, ferrugem do colmo, ferrugem da folha, ferrugem amarela, ferrugem listrada, mal-do-pé, vírus do mosaico amarelo, vírus do mosaico do colmo e ácaro.	Genes de resistência a estresses, tolerância a seca e alto conteúdo protéico, aumento na altura da planta, peso de grãos e grãos “soft”.	Não relatada.
<i>Ae. ventricosa</i>	D	Ferrugem da folha, ferrugem do colmo, nematóides.	Genes de resistência a estresses.	Não relatada.
<i>Ae. variabilis</i>	U	Nematóides.	Genes de resistência a estresses.	Não relatada.
<i>H. vulgare L.</i>	HH	Não relatado.	Genes que conferem precocidade, tolerância a seca e a salinidade, gene de armazenamento de proteínas e da α -amilase.	Anormalidades meióticas (esterilidade).
<i>L. racemosus</i>	NsXm	Giberela.	Genes de resistência a estresses, aumento na capacidade de inibição biológica da nitrificação.	Não relatada.

DESENVOLVIMENTO

Thinopyrum

Diversas translocações envolvendo cultivares de *Thinopyrum* e trigo já foram relatadas. Estas translocações transferem, principalmente, genes de resistência a doenças causadas por microorganismos patogênicos (Sepsi *et al.* 2009, Zhang *et al.* 2009b, Ayala-Navarrete *et al.* 2010, Chang *et al.* 2010, Qi *et al.* 2010, Wang *et al.* 2010b). As principais translocações envolvendo estas espécies estão descritas na Tabela 2.

Thinopyrum ponticum

Thinopyrum ponticum (Podp.) Barkworth & D. R. Dewey, também denominado *Agropyron elongatum* auct. non (Host) P. Beauv., ou *Lophopyrum ponticum* (Podp.) Á. Löve, ($2n = 10x = 70$), é portador dos genomas JsJsJJJ, como proposto por Chen *et al.* (1998), e possui vários genes que servem de fonte de resistência a doenças em trigo como ferrugens, ácaro, mosaico (wheat streak mosaic virus - WSMV), nanismo amarelo da cevada (barley yellow dwarf virus - BYDV) e, também, a estresses abióticos (Friebe *et al.* 1996, Chen *et al.* 1998, Jauhar & Chibbar 1999).

Recentemente, *Th. ponticum* e *Th. intermedium* foram identificados como fonte de genes de resistência a “eyespot”, doença causada por *Oculimacula yallundae* ou *O. acuformis*, também conhecida como *Tapesia yallundae* ou *T. acuformis* (Li *et al.* 2004, 2005), e fusariose, causada por *Fusarium graminearum* (Oliver *et al.* 2005). Cultivares anfigípticas obtidas a partir de trigo e *Th. ponticum* que apresentaram resistência à giberela, mancha amarela e à mancha marrom também já foram descritas por Oliver *et al.* (2006). Estes autores sugerem que essas linhagens podem ser utilizadas na transferência desses genes para o trigo, bem como atribuem essa resistência à presença do genoma do *Th. ponticum* nesses híbridos.

Apesar disso, esses híbridos podem transferir genes que causam uma distorção na segregação em trigo (Zhang & Dvorak 1990, Prins *et al.* 1997, Sibikeeva *et al.* 2004). Heslop-Harrison & Schwarzacher (1993) relatam, inclusive, que há influência do genótipo parental na substituição cromossômica em híbridos por retrocruzamento e que a eliminação diferencial parece ser dependente do arranjo espacial dos cromossomos durante o ciclo celular.

Vários estudos revelaram a existência de translocações e substituições existentes entre *T. aestivum* e *Th. ponticum* (Chen *et al.* 1998, Fedak *et al.* 2000, Fedak & Han 2005, Jauhar & Peterson 2006). Por exemplo, a descrita por Sepsi *et al.* (2009) como translocação 7A.7D, detectada a partir do uso de marcadores moleculares SSR (simple sequence repeats) conhecidos como Xbarc53, Xgwm428, Xwgm37 e Xcfd69.

Thinopyrum intermedium

Thinopyrum intermedium (Host) Barkworth & D.R. Dewey (= *Agropyron intermedium* (Host) Beauv. ou *Ag. glaucum* (Desf. ex DC.) Roem. & Schult.), genoma SJJ^s (Chen *et al.* 1998), é portador de genes de resistência a viroses, tal como ao nanismo amarelo da cevada, gene *Bdv2*, e genes de resistência a determinados fungos (Chen *et al.* 2003, Li *et al.* 2008a, Ayala-Navarrete *et al.* 2009, Jahier *et al.* 2009, Kong *et al.* 2009, Li & Wang 2009, Chang *et al.* 2010). Algumas cultivares de trigo que possuem o gene *Bdv2*, proveniente do cruzamento com *Th. intermedium*, são as cultivares de inverno Mackellare e Glover. Estudos recentes demonstram que estas translocações/substituições transferem, inclusive, genes que melhoram o desempenho e o rendimento em grãos do trigo (Singh *et al.* 1998, Monneveux *et al.* 2003, Zhang *et al.* 2009a).

Contudo, estes híbridos podem carrear genes que conferem uma coloração amarelada à farinha, reduzindo a qualidade deste produto. Translocações envolvendo fragmentos menores têm sido alvo de alguns

Tabela 2. Genes transferidos de *Th. ponticum* e *Th. intermedium* para o trigo.

Gene	Fonte	Cromossomo Receptor	Cultivar ou linhagem	Referência
<i>Lr19</i>	<i>Th. ponticum</i>	7DL.7Ae#1L	Agatha	Knott (1968)
		7D.7Ag no.1	Sear transfer	Sears (1973, 1977)
<i>Lr24</i>	<i>Th. ponticum</i>	3DL.3Ae#1L	Agent	Smith <i>et al.</i> (1968)
		3D.3Ag#1	Sears transfer	Sears (1973, 1977)
		T1BL.1BS.3Ae#1L	Amigo	Jiang <i>et al.</i> (1994)
<i>Lr29</i>	<i>Th. ponticum</i>	CS 7D/Ag#11	Sear transfer 7Ag#11	Sears (1973, 1977)
		7DL.7Ae#1L.7Ae#1S	RL6080	Feiebe <i>et al.</i> (1996)
<i>Lr38</i>	<i>Th. intermedium</i>	T1DS.1DL.7Ai#2L	T25	Friebe <i>et al.</i> (1993)
		T2AS.2AL.7Ai#2L	W49 (= T33)	Friebe <i>et al.</i> (1993)
		T3DL.3DS.7Ai#2L	T4	Friebe <i>et al.</i> (1993)
		T5AL.5AS.7Ai#2L	T24	Friebe <i>et al.</i> (1993)
		T6DS.6DL.7Ai#2L	RL6097	Dyck & Friebe (1993)
<i>Sr24</i>	<i>Th. ponticum</i>	3DL.3Ae#1L	Agent	Smith <i>et al.</i> (1968)
		3D.3Ag#1	Sears transfer	Sears (1973, 1977)
		T1BL.1BS.3Ae#1L	Amigo	Jiang <i>et al.</i> (1994)
<i>Sr25</i>	<i>Th. ponticum</i>	7DL.7Ae#1L	Agatha	Knott (1968)
		7D.7Ag No.1	Sear transfer	Sears (1973, 1977)
		7A/7Ae#1L No. 12	Sears transfer	Sears (1973, 1977)
		T7DS.7DL.7Ae#1L		Friebe <i>et al.</i> (1994)
<i>Sr26</i>	<i>Th. ponticum</i>	T6AS.6AL.6Ae#1L		Friebe <i>et al.</i> (1994)
		6A.6Ae#1L		Knott (1961)
<i>Sr43</i>	<i>Th. intermedium</i>	7DL.7Ae#2L.7Ae#2S		Kim <i>et al.</i> (1993)
		7DS.7DL.7Ae#2L		
		7DS.7Ae#2L		
<i>Sr44</i>	<i>Th. intermedium</i>	T7DS.7Ai#1L.7Ai#1S		Khan <i>et al.</i> (2000)
<i>Pm40</i>	<i>Th. intermedium</i>	7BS	GRY19	Luo <i>et al.</i> (2009)
<i>Pm43</i>	<i>Th. intermedium</i>	2DL	CH5025	He <i>et al.</i> (2009)
<i>Bdv2</i>	<i>Th. intermedium</i>	T7DS.7DL.7Ai#1L	TC14	Hohmann <i>et al.</i> (1996)
		7DS.7Ai#1S.7Ai#1L	TC5, TC6, TC8, TC9, TC7	Banks <i>et al.</i> (1995)
		T1BS.7Ai#1S.7Ai#1L		Hohmann <i>et al.</i> (1996)
<i>Bdv3</i>	<i>Th. intermedium</i>	7DS.7DL.7EL	P961341 (PI 635118)	Ohm <i>et al.</i> (2005)
<i>Wsm1</i>	<i>Th. intermedium</i>	T4DL.4Ai#2S	CI 17884	Wells <i>et al.</i> (1982)
		T4DL.4Ai#2S	KS93WGRC27	Gill <i>et al.</i> (1995)
		T4AL.4Ai#2S	CI 17766	Friebe <i>et al.</i> (1991)
		A29.1.13.2		
<i>Cmc2</i>	<i>Th. ponticum</i>	T6DL.6Ae#2S		Whelan & Hart (1989)
		T5BL.6Ae#2S		Whelan & Hart (1989)
		T6AL.6Ae#2S		Whelan & Lukow (1990)

Adaptado de Li & Wang (2009)

estudos, pois linhagens com fragmentos pequenos apresentaram menor concentração de pigmentos amarelos (Groenewald *et al.* 2005).

Haynaldia villosa L.

Haynaldia villosa (L.) Schur., $2n = 14$ (genoma VV), é uma espécie selvagem da tribo Triticeae, nativa da região do Mediterrâneo e Sudoeste da Ásia. Esta espécie possui resistência ao oídio (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*), ferrugem do colmo (*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*), ferrugem da folha (*P. tritici* Erikss), ferrugem amarela (*P. striiformis* West. f. sp. *tritici*), mal-do-pé (*Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* J. Walker), vírus do mosaico amarelo (*Bymovirus*), tolerância à seca e alto conteúdo protéico. Muitas translocações envolvendo trigo e os cromossomos 2V, 4V, e 6V de *H. villosa* já foram relatadas (Chen *et al.* 1995, 1997, 2002, Zhang

et al. 2005, Chen *et al.* 2007, Li *et al.* 2007, Cao *et al.* 2009).

Os genes de resistência nesta espécie estão localizados, principalmente, nos cromossomos 4V e 6V, tais como o de resistência ao vírus do mosaico do colmo (wheat spindle streak mosaic vírus - WSSMV) no 4VS (Zhang *et al.* 2005), o de resistência ao oídio (*Pm21*) no 6VS, e ao ácaro (wheat curl mite) no 6V (Chen *et al.* 1996, Qi *et al.* 1996, Xie *et al.* 2011). O gene de resistência ao oídio, *Pm21*, por exemplo, se mostrou efetivo para 84 raças de oídio isoladas na China (Qi *et al.* 1995, Chen *et al.* 1997). A linhagem translocada 6VS.6AL, identificada por Chen *et al.* (1995) e Liu *et al.* (1996), possui resistência às raças *Cyr31* e *Cyr32* de ferrugem amarela (Gao 1999, Chen *et al.* 2001). Xie *et al.* (2011), por sua vez, desenvolveram e validaram vários marcadores moleculares SSR para identificar a presença do

gene *Pm21* nestas linhagens translocadas, tais como o Xgwm459 e o Xgwm334, e afirmam que este gene é introgridido com sucesso em trigo a partir da translocação 6VS.6AL.

Genes para gluteninas e gliadinas também já foram descritos, por exemplo, para as gluteninas de alto peso molecular que estão localizados no cromossomo 1VL, e gluteninas e gliadinas de baixo peso molecular no 1VS e 6VS (Blanco *et al.* 1991, de Pace *et al.* 2001).

Em relação às características agrônômicas, Li *et al.* (2007) observaram que a translocação 6VS.6AL não alterou significativamente a relação espiguetas/espiga, grãos/espiga, peso do grão/espiga, rendimento de grãos, rendimento de farinha, coloração ou brilho da farinha e conteúdo protéico, contudo apresentou aumento significativo na altura da planta e no peso dos grãos. A partir destes resultados os autores sugerem que essa translocação pode ser utilizada para transferir genes de resistência ao oídio sem alterar as características agrônômicas.

Outra translocação descrita como T5VS.5DL também foi identificada. A dureza do grão é controlada por um loco (*Ha*) presente no braço curto do cromossomo 5D. Este loco contém genes relacionados com a produção das puroindolinas a (*Pina*) e b (*Pinb*), as quais conferem a característica “soft” ao endosperma quando ambas estão em seu estado selvagem, *Pina-D1a/Pinb-D1a* (Morris 2002). Esses genes estão presentes em todos os ancestrais do trigo comum, possuidores dos genomas AA, SS, DD, MM, CC e UU e nas espécies de trigo tetraploide *Triticum timopheevii* (AAGG). Porém estão ausentes no trigo duro (*T. durum*) (Gautier *et al.* 2000, Chen *et al.* 2005, Li *et al.* 2008b) e nos cromossomos 5A e 5B do trigo hexaploide, indicando que os locos desses genes foram deletados durante a poliploidização (Chantret *et al.* 2005, Li *et al.* 2008b). Zhang *et al.* (2010) detectaram a presença de genes semelhantes ao gene *Pin* na espécie diploide *Haynaldia villosa*, os quais estão localizados no braço curto do cromossomo 5V, mostrando que a linhagem translocada T5VS.5DL pode ser utilizada no melhoramento da textura dos grãos em trigo. Estes autores relatam, inclusive, que a perda do cromossomo 5DS é completamente compensada pela adição do 5VS, e que a seleção de genótipos com melhor dureza de grãos pode ser feita a partir da identificação da translocação T5VS.5DL.

O cromossomo 2V de *Haynaldia villosa* carrega genes que condicionam resistência à “eyespot”, à ferrugem listrada (Chen *et al.* 2001) e genes que codificam aristas em tufo e lipases (*Est-V7*) (Chen *et al.* 1996). Diversas linhagens de trigo translocadas envolvendo o cromossomo 2V já foram desenvolvidas (Chen *et al.* 1995a, 1995b). Chen *et al.* (2008), por exemplo, obtiveram estas linhagens com diversos tipos de alterações dentre elas quatro translocações, uma com um segmento curto T6BS.6BL-2VS, duas envolvendo braços inteiros (preliminarmente designadas T3DS.2VL e T2VS.7DL), e uma intercalada T2VS.2VL-W-2VL; uma deleção Del. 2VS.2VL-; um monotelossômico Mt2VS; e um isocro-

mossomo 2VS.2VS. Zhang *et al.* (2006) também obtiveram linhagens com substituição trigo 2D e *H. villosa* 2V, as quais demonstraram alta resistência ao mosaico do trigo. A presença do cromossomo 2V pode ser detectada a partir de um marcador molecular SSR designado Xwmc25-120 (Zhang *et al.* 2006).

Aegilops

Muitas espécies de *Aegilops* são consideradas como fontes de genes de resistência à ferrugem da folha, ferrugem do colmo, oídio e fonte de genes que favorecem a adaptabilidade a certas condições climáticas, especialmente a seca, tais como as espécies *Ae. biuncialis* ($2n = 4x = 28$, U^bU^bM^bM^b), *Ae. geniculata* ($2n = 4x = 28$, U^sU^sM^sM^s), *Ae. ventricosa* ($2n = 4x = 28$, D^vD^vN^vN^v) e *Ae. variabilis* ($2n = 4x = 28$, UUSvSv) (Molnár *et al.* 2004, Badaeva *et al.* 2008, Schneider *et al.* 2008). As duas principais espécies de *Aegilops* utilizadas em programas de melhoramento serão discutidas a seguir.

Aegilops ventricosa

A espécie selvagem do trigo *Aegilops ventricosa* Tausch (= *Triticum ventricosum* Ces.) é um alotetraploide, derivado de hibridização do genoma D de *Ae. tauschii* e N de *T. uniariatum* (Vis.) Richter (Kimer & Zhao 1983). Esta espécie é fonte de diversos genes de resistência que possuem importância agrônômica e foram introgrididos no trigo com sucesso (Badaeva *et al.* 2008). Dentre esses genes, podemos citar o *Lr37*, o qual confere resistência à ferrugem da folha e está localizado na translocação 2NS.2AL (Bariana & McIntosh 1993, Robert *et al.* 1999, Mesterházy *et al.* 2000, Seah *et al.* 2000, Stepień *et al.* 2003, Bulos *et al.* 2006). Como o braço longo (L) do cromossomo de *Ae. ventricosa* não recombina com os cromossomos do trigo, os demais genes, como *Sr38*, *Yr17* e *Cre1*, os quais conferem resistência à ferrugem da folha, ferrugem do colmo e a alguns nematóides, respectivamente, são transferidos juntos nessa translocação (Jahier *et al.* 1996, Robert *et al.* 1999, Seah *et al.* 2000, Helguera *et al.* 2003).

Diversas cultivares com essa translocação são extensivamente utilizadas na França, Europa, Polônia e outros países (Winzeler *et al.* 2000, Blaszczyk *et al.* 2004). Alguns exemplos de cultivares que apresentam esta translocação são Baguette 10, Baguette 12, Baguette 5 Sur e Baguette 11 Premium, todas registradas pela empresa Nidera S.A.

Aegilops variabilis

Aegilops variabilis Eig é uma espécie alotetraploide, obtida a partir do cruzamento entre *Ae. umbellata* Zhuk (genoma U) e *Ae. longissima* Schweinf. & Muschl. (genoma S1). Essa planta é originária do sul do Mediterrâneo e é compatível com *T. aestivum* como parental masculino. O genoma Sv de *Ae. variabilis* possui genes que conferem resistência aos nematóides-da-galha (root-knot nematodes - RKN) do gênero *Meloido-*

gyne, gene *Rkn2*, e aos nematóides causadores de cistos (cereal cyst nematodes - CCN) do gênero *Heterodera*, genes *CreX* e *CreY*. Dez genes de resistência a CNN foram identificadas em trigo e espécies relacionadas como os genes *Cre1* e *Cre8* no trigo (Williams *et al.* 1994), *Cre3* e *Cre4*, em *Ae. tauschii* (Eastwood *et al.* 1991, 1994), *Cre2*, *Cre5*, e *Cre6*, em *Ae. ventricosa* (Delibes *et al.* 1993, Jahier *et al.* 2001, Ogonnaya *et al.* 2001), *Cre7*, em *Ae. triuncialis* (Romero *et al.* 1998), e dois novos genes, *CreX* e *CreY*, em *Ae. variabilis* (Barloy *et al.* 2007).

Alguns híbridos de trigo e *Ae. variabilis*, com resistência a CCN e RKN (linhagem X35- *CreY* e *Rkn2*), já foram identificados. Coriton *et al.* (2009) relatam que a resistência dessas linhagens decorre em virtude da transferência, a partir da translocação, de um segmento de *Ae. variabilis*, que possui ambos os genes (*Rkn2* e *CreY*), para o cromossomo 3BL do trigo ou, também, conforme Jahier *et al.* (1998), a partir de uma introgressão portadora do gene (*CreX*), introduzida dentro de uma região desconhecida do trigo. Yu *et al.* (1995), por exemplo, localizaram os genes *Rkn2* e *CreY* no braço do cromossomo 3BL em linhagens translocadas, utilizando análises monossômicas e mapeamento telocêntrico. Eles demonstraram, inclusive, que o braço 3BL carrega o gene *Est5*, um gene específico do grupo dos cromossomos 3 que codifica esterase em sementes.

Coriton *et al.* (2009) reafirmam os resultados obtidos por Yu *et al.* (1995), a partir de marcadores moleculares SSR (Xgwm299, Xgwm247, Xgwm181, e Xgwm340). Contudo, tais autores relataram ter obtido a introgressão do gene *CreX*, localizado na porção 2Sv, na porção distal do cromossomo 1B, o que não corrobora com hipóteses anteriores, as quais dizem que esta introgressão poderia estar localizada no 2AS e 2DS em trigo (Barloy *et al.* 2007).

Hordeum vulgare L.

A hibridação entre trigo e cevada ($2n = 2x = 14$, genoma HH) também pode ser útil na transferência de vários genes como precocidade, tolerância à seca, à salinidade do solo e vários outros correlacionados com parâmetros de qualidade. O braço longo do cromossomo 1H da cevada carrega vários genes interessantes agronomicamente, como o gene de armazenamento de proteínas *Hor3* (Kreis & Shewry 1992).

A adição do braço 1H no trigo é de grande importância. Contudo, essa translocação tem causado problemas de esterilidade no trigo em virtude de anormalidades meióticas, principalmente por erros de pareamento (Molnár-Lang *et al.* 1991, 2000, 2005). Alguns autores sugerem que esse fenômeno é devido a interações dos genes presentes neste fragmento com o núcleo e/ou citoplasma do trigo (Islam & Shepherd 1990, Taketa & Takeda 1997, 2001). Diferentes fontes de cevada já foram estudadas, mas nenhuma alterou essa condição, sugerindo que essa esterilidade é um fenômeno de híbridos entre trigo e cevada (Islam & Shepherd 1990, Taketa &

Takeda 1997). Contudo, plantas com adição monossômica dupla do 1H e do 6H recuperaram parcialmente a fertilidade feminina (Islam *et al.* 1981) e plantas com adição monossômica do 1H e dissômica do 6H restauraram parcialmente a auto-fertilidade (Islam & Shepherd 2000), resultados que favorecem esta translocação.

Taketa *et al.* (2002) revelaram que o braço longo do cromossomo 6H carrega genes que restauram parcialmente a esterilidade induzida pelo 1H, sendo que os mesmos obtiveram em seus estudos linhagens estéreis e não estéreis, concluindo que a esterilidade proveniente desta translocação é controlada por um único gene dominante, o qual foi denominado como *Shw* (*sterility in hybrids with wheat*). Os autores relataram também que este gene está localizado no segmento 1HL, próximo ao ponto de quebra das linhagens translocadas, ocupando uma localização similar ao gene de compatibilidade núcleo-citoplasma (*Ncc*), onde três locos desse gene foram mapeados no grupamento dos cromossomos 1 das Triticaceae. Os genes *Ncc* são essenciais para o crescimento e fertilidade normais em trigo e a ausência deles mostrou esterilidade, fraqueza e desenvolvimento anormal do endosperma (Francki & Langridge 1994, Anderson & Mann 1995, Asakura *et al.* 2000).

Apesar dos relatos de esterilidade, Molnár-Lang *et al.* (1991, 2000) demonstraram ser possível obter recombinantes a partir dos híbridos *T. aestivum* e *H. vulgare* no decorrer da cultura de tecidos. Molnár-Lang *et al.* (2005) relatam, inclusive, que alguns cromossomos da cevada podem ser encontrados na maioria das células destes híbridos, mesmo após o terceiro ciclo da cultura *in vitro*. Isto indica que os híbridos podem ser mantidos por um longo período em cultura de tecidos e os autores destacam que as progênies destes híbridos podem servir como material para começar a transferência de genes úteis para o melhoramento de trigo.

Outras substituições envolvendo estas espécies já foram relatadas, porém são menos comuns, tais como as que envolvem os cromossomos 2, em virtude da presença do gene inibidor da α -amilase no cromossomo 2H da cevada (*Hordeum vulgare*), o qual determina a atividade da α -amilase nos grãos (Molnár-Lang *et al.*, 1991, 2000, 2005, Qi *et al.* 2006, Sakata *et al.* 2010).

Alguns autores sugerem, inclusive, como alternativa para transferência de genes do gênero *Hordeum* para o trigo a utilização de *H. chilense*, da qual foram obtidos anfiplóides férteis produzidos a partir do cruzamento desta com o trigo (Martín *et al.* 2000, Rubiales *et al.* 2001).

Leymus racemosus

Leymus racemosus (Lam.) Tzvelev ($2n = 4x = 28$, genoma NsXm), é um parental silvestre do trigo comum, que cresce vigorosamente em solos pobres de nutrientes. Os cromossomos Lr2, Lr7 e Lr14 desta espécie carregam genes e reguladores de genes de resistência à giberela, bem como possui genes que aumentam a eficiência de absorção de nutrientes (Kishii *et al.* 2004).

Várias linhagens de *T. aestivum* e *L. racemosus* já foram desenvolvidas (Chen *et al.* 1995, Jianhua *et al.* 2003, Yuan *et al.* 2003). Wang *et al.* (2009), por exemplo, identificaram três translocações nesses híbridos sendo que uma delas (T3AS.Lr7S) apresentou alta resistência à giberela.

Kishii *et al.* (2008), por sua vez, obtiveram linhagens de adição (*Lr#n*) entre trigo e *L. racemosus* as quais apresentaram aumento na capacidade de inibição biológica da nitrificação (biological nitrification inhibition - BNI), a qual, por sua vez, apresentou redução na emissão do gás óxido nítrico (N₂O), gás este que favorece o aquecimento global. Estes autores sugerem, inclusive, que a característica BNI pode ser transferida para o trigo por retrocruzamento, tendo em vista que esta característica não é encontrada em espécies cultivadas como o trigo, o arroz e o milho (Subbarao *et al.* 2007).

Recentemente Wang *et al.* (2010a), obtiveram duas linhagens translocadas conhecidas como T7DS.5LrL e T7DS.5Lr, sendo que esta última apresentou alta resistência a fusariose (fusarium head blight). Estes autores sugerem, inclusive, que esta espécie pode ser utilizada como fonte de genes úteis para a resistência de trigo a esta doença, corroborando com os resultados anteriores obtidos por Wang *et al.* (2009), os quais obtiveram três linhagens translocadas T3AS-Lr7S, T6BS-Lr7S, e T5DS-Lr7L das quais a T3AS-Lr7S também apresentou alta resistência à fusariose.

CONCLUSÕES E PERSPECTIVAS

Estratégias que auxiliem o melhoramento varietal das espécies cultivadas têm sido o foco de muitos estudos, incluindo a transferência de genes de resistência entre espécie relacionadas. Essa transferência pode ser feita por meio das mais diversas técnicas desde as mais simples como no cruzamento induzido até técnicas mais avançadas como a transgenia. As translocações, por serem rearranjos cromossômicos que podem ocorrer naturalmente ou que podem ser induzidos, são uma importante ferramenta para a transferência de segmentos cromossômicos, inclusive genes de resistência, e tem sido amplamente empregada nos programas de melhoramento do trigo.

Os fragmentos de DNA transferidos a partir das translocações normalmente contêm genes de interesse, porém podem também conter genes indesejáveis, que causam, por exemplo, decréscimo na produtividade ou qualidade do produto final. Análises citogenéticas e de biologia molecular são ferramentas que auxiliam o melhoramento varietal, pois possibilitam a detecção e estudo das translocações, a partir do uso de técnicas como hibridização genômica *in situ* associada a marcadores moleculares.

A detecção de translocações é essencial nas diferentes etapas de um programa de melhoramento genético, como na escolha de parentais estáveis, eliminando-se genótipos indesejáveis já no início do processo de cru-

zamentos. Além disso, podem ser úteis quando se objetiva a introgressão gênica entre espécies relacionadas, uma vez que estas espécies possuem uma ampla gama de genes de interesse, não presentes em trigo, além da proximidade genética normalmente facilitar a introgressão. Portanto, a utilização de translocações torna-se cada vez mais importante e eficaz, pois o surgimento de novos patógenos e a especialização dos já existentes, bem como o aumento populacional, impulsiona a busca por novos genes, potencialmente úteis ao melhoramento genético do trigo.

Deste modo, a presente revisão, destaca algumas das translocações envolvendo espécies relacionadas ao trigo e seu potencial uso, principalmente, visando a introgressão de genes de resistência a estresses bióticos. Estudos citogenéticos e de biologia molecular têm sido amplamente utilizados na identificação de translocações, no mapeamento cromossômico e no acompanhamento da transferência desses genes entre as espécies da tribo Triticeae, constituindo uma excelente ferramenta aos programas de melhoramento genético dessas espécies.

REFERÊNCIAS

- ANDERSON, J.A. & MANN, S.S. 1995. Interspecific nuclear - cytoplasmic compatibility controlled by genes on group 1 chromosomes in durum wheat. *Genome*, 38: 803-808.
- ASAKURA, N., NAKAMURA, C. & OHTSUKA, I. 2000. Homoeoallelic gene *Ncc-tmp* of *Triticum timophevii* conferring compatibility with the cytoplasm of *Aegilops squarrosa* in the tetraploid wheat nuclear background. *Genome*, 43: 503-511.
- AYALA-NAVARRETE, L., TOURTON, E., MECHANICOS, A.A. & LARKIN, P.J. 2009. Comparison of *Thinopyrum intermedium* derivatives carrying barley yellow dwarf virus resistance in wheat. *Genome*, 52: 537-546. <<http://dx.doi.org/10.1139/G09-028>>.
- AYALA-NAVARRETE, L., THOMPSON, N., OHM, H. & ANDERSON, J. 2010. Molecular markers show a complex mosaic pattern of wheat-*Thinopyrum intermedium* translocations carrying resistance to YDV. *Theoretical and Applied Genetics*, 121: 961-970. <<http://dx.doi.org/10.1007/s00122-010-1365-y>>.
- BADAEVA, E.D., DEDKOVA, O.S., KOENIG, J., BERNARD, S. & BERNARD, M. 2008. Analysis of introgression of *Aegilops ventricosa* Tausch. Genetic material in a common wheat background using C-banding. *Theoretical and Applied Genetics*, 117: 803-811. <<http://dx.doi.org/10.1007/s00122-008-0821-4>>.
- BARIANA, H.S. & MCINTOSH, R.A. 1993. Cytogenetic studies in wheat XIV. Location of rust resistance genes in VP1 and their genetic linkage with other disease resistance genes in chromosome 2A. *Genome*, 36(3): 476-482.
- BARLOY, D., LEMOINE, J., ABELARD, P., TANGUY, A.M., RIVOAL, R. & JAHIER, J. 2007. Marker-assisted pyramiding of two nematode resistance genes from *Aegilops variabilis* in wheat. *Molecular Breeding*, 20: 31-40.
- BLANCO, A., RESTA, P., SIMEONE, R., PARMAR, S., SHEWRY, P.R., SABELLI, P. & LAFIANDRA, D. 1991. Chromosomal location of seed storage protein genes in the genome of *Dasyphyrum villosum* (L.) Candargy. *Theoretical and Applied Genetics*, 82: 358-362.
- BLASZCZYK, L., CHELKOWSKI, J., KORZUN, V., KRAIC, J., ORDON, F., OVESNA, J., PURNHAUSER, L., TAR, M. & VIDA, G. 2004. Verification of STS markers for leaf rust resistance genes of wheat by seven European laboratories. *Cellular and Molecular Biology Letters*, 9(4b): 805-817.
- BULOS, M., ECHARTE, M. & SALA, C. 2006. Occurrence of the rust resistance gene *Lr37* from *Aegilops ventricosa* in Argentine culti-

- vars of wheat. *Electronic Journal of Biotechnology*, 9(5). <<http://dx.doi.org/10.2225/vol9-issue5-fulltext-14>>.
- CAO, Y., BIE, T., WANG, X. & CHEN, P. 2009. Induction and transmission of wheat-Haynaldia villosa chromosomal translocations. *Journal of Genetics and Genomics*, 36: 313-320. <[http://dx.doi.org/10.1016/S1673-8527\(08\)60120-4](http://dx.doi.org/10.1016/S1673-8527(08)60120-4)>.
- CHANG, Z.-J., ZHANG, X.-J., YANG, Z.-J., ZHAN, H.-X., LI, X., LIU, C. & ZHANG, C.-Z. 2010. Characterization of a partial wheat-Thinopyrum intermedium amphiploid and its reaction to fungal diseases of wheat. *Hereditas*, 147: 304-312.
- CHANTRET, N., SALSE, J., SABOT, F., RAHMAN, S., BELLEC, A., LAUBIN, B., DUBOIS, I., DOSSAT, C., SOURDILLE, P., JOUDRIER, P., GAUTIER, M.F., CATTOLICO, L., BECKERT, M., AUBOURG, S., WEISSENBAACH, J., CABOCHE, M., BERNARD, M., LEROY, P. & CHALHOUB, B. 2005. Molecular basis of evolutionary events that shaped the hardness locus in diploid and polyploid wheat species (*Triticum* and *Aegilops*). *Plant Cell*, 17: 1033-1045. <<http://dx.doi.org/10.1105/tpc.104.029181>>.
- CHEN, P.D., ZHOU, B., QI, L.L. & LIU, D.J. 1995a. Identification of wheat-Haynaldia villosa amphiploid, addition, substitution and translocation lines by *in situ* hybridization using biotinlabelled genomic DNA as a probe. *Acta Genetica Sinica*, 22: 380-386.
- CHEN, P.D., QI, L.L., ZHOU, B., ZHANG, S.Z. & LIU, D.J. 1995b. Development and molecular cytogenetic analysis of wheat-Haynaldia 6VS.6AL translocation lines specifying resistance to powdery mildew. *Theoretical and Applied Genetics*, 91: 1125-1128. <<http://dx.doi.org/10.1007/BF00223930>>.
- CHEN, X., XU, H.J., DU, L.P., SHANG, L.M., HAN, B., SHI, A.N. & XIAO, S.H. 1996. Transfer of gene resistant to powdery mildew from *H. villosa* to common wheat by tissue culture. *Scientia Agricultura Sinica*, 113: 1-8.
- CHEN, X., SHI, A.N., SHANG, L.M., LEATH, S. & MURPHY, J.P. 1997. The resistance reaction of *Haynaldia villosa* to powdery mildew isolates and its expression in wheat background. *Acta Phytopathologica Sinica*, 27: 17-22.
- CHEN, Q., CONNER, R.L., LOROCHE, A. & THOMAS, J.B. 1998. Genome analysis of *Thinopyrum intermedium* and *Thinopyrum ponticum* using genomic *in situ* hybridization. *Genome*, 41(4): 580-586. <<http://dx.doi.org/10.1139/gen-41-4-580>>.
- CHEN, P.D., LIU, D.J., QI, L.L., ZHOU, B., ZHANG, S.Z., SHENG, B.Q., DUAN, X.Y., WANG, B.T., JIN, X.Z., LIU, Z.D., HUANG, G.M. & JIANG, B. 2001. A new resistance resource of wheat yellow rust and its spectrum preliminary test for resistance. *Acta Phytopathologica Sinica*, 31(1): 31-36.
- CHEN, Q.Z., QI, Z.J., FENG, Y.G., WANG, S.L. & CHEN, P.D. 2002. Structural changes of 4V chromosome of *Haynaldia villosa* induced by gametocidal chromosome 3C of *Aegilops triuncialis*. *Acta Genetica Sinica*, 29: 355-358.
- CHEN, Q., CONNER, R.L., LI, H. J., SUN, S.C., AHMAD, F., LAROCHE, A. & GRAF, R.J. 2003. Molecular cytogenetic discrimination and reaction to wheat streak mosaic virus and the wheat curl mite in Zhong series of wheat-Thinopyrum intermedium partial amphiploids. *Genome*, 46: 135-145.
- CHEN, M., WILKINSON, M., TOSI, P., HE, G.Y. & SHEWRY, P. 2005. Novel puroindoline and grain softness protein alleles in *Aegilops* species with the C, D, S, M and U genomes. *Theoretical and Applied Genetics*, 111: 1159-1166. <<http://dx.doi.org/10.1007/s00122-005-0047-7>>.
- CHEN, Q.Z., WANG, G.F., CHEN, H.F. & CHEN, P.D. 2007. Development and characterization of *Triticum aestivum*-*Haynaldia villosa* translocation line T4VS.4VL-4AL. *Acta Agronomica Sinica*, 33: 871-877.
- CHEN, Q.Z., CAO, A.Z., QI, Z.J., ZHANG, W. & CHEN, P.D. 2008. Structural changes of 2V chromosome of *Haynaldia villosa* induced by gametocidal chromosome 3C of *Aegilops triuncialis*. *Agricultural Sciences in China*, 7(7): 804-811.
- CORITON, O., BARLOY, D., HUTEAU, V., LEMOINE, J., TANGUY, A.-M. & JAHIER, J. 2009. Assignment of *Aegilops variabilis* Eig chromosomes and translocations carrying resistance to nematodes in wheat. *Genome*, 52: 338-346. <<http://dx.doi.org/10.1139/G09-011>>.
- DE PACE, C., SNIDARO, D., CIAFFI, M., VITTORI, D., CIOFO, A., CENCI, A., TANZARELLA, O.A., QUALSET, C.O. & SCARASCIA-MUGNOZZA, G.T. 2001. Introgression of *Dasypyrum villosum* chromatin into common wheat improves grain protein quality. *Euphytica*, 117: 67-75. <<http://dx.doi.org/10.1023/A:1004095705460>>.
- DELIBES, A., ROMERO, D., AGUADEDE, S., DUCE, A., MENA, M. & LOPEZ-BRANA, I. 1993. Resistance to the cereal cyst nematode (*Heterodera avenae* Woll.) transferred from the wild grass *Aegilops ventricosa* to hexaploid wheat by a stepping-stone procedure. *Theoretical and Applied Genetics*, 87: 402-408. <<http://dx.doi.org/10.1007/BF01184930>>.
- EASTWOOD, R.F., LAGUDAH, E.S., APPELS, R., HANNAH, M. & KOLLMORGEN, J.F. 1991. *Triticum tauschii*, a novel source of resistance to cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*). *Australian Journal of Agriculture Research*, 42: 69-77. <<http://dx.doi.org/10.1071/AR9910069>>.
- EASTWOOD, R.F., LAGUDAH, E.S. & APPELS, R. 1994. A directed search of DNA sequence tightly linked to cereal cyst nematode (CCN) resistance in *Triticum tauschii*. *Genome*, 37: 311-319. <<http://dx.doi.org/10.1139/g94-043>>.
- FEDAK, G., CHEN, Q., CONNER, R.L., LAROCHE, A., PETROSKI, R. & ARMSTRONG, K.W. 2000. Characterization of wheat-Thinopyrum partial amphiploids by meiotic analysis and genomic *in situ* hybridization. *Genome*, 43: 712-719. <<http://dx.doi.org/10.1139/gen-43-4-712>>.
- FEDAK, G. & HAN, F. 2005. Characterization of derivatives from wheat-Thinopyrum wide cross. *Genome Research*, 109(1-3): 360-367. <<http://dx.doi.org/10.1159/000082420>>.
- FRANCKI, M.G. & LANGRIDGE, P. 1994. The molecular identification of the midgut chromosome from the rye genome. *Genome*, 37: 1056-1061. <<http://dx.doi.org/10.1139/g94-150>>.
- FRIEBE, G., JIANG, J., RAUPP, W.J., MCINTOSH, R.A. & GILL, B.S. 1996. Characterization of wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests: current status. *Euphytica*, 91(1): 59-87. <<http://dx.doi.org/10.1007/BF00035277>>.
- GAO, S.G. 1999. Identification and analysis of resistance of NAU 92R wheat lines. *Acta Agronomica Sinica*, 25(3): 389-391.
- GAUTIER, M.F., COSSON, P., GUIRAO, A., ALARY, R. & JOUDRIER, P. 2000. Puroindoline genes are highly conserved in diploid ancestor wheats and related species but absent in tetraploid *Triticum* species. *Plant Science*, 153: 81-91. <[http://dx.doi.org/10.1016/S0168-9452\(99\)00258-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0168-9452(99)00258-7)>.
- GARDNER, R.J.M. & SUTHERLAND, G. *Chromosome abnormalities and genetic counselling*. 3rd ed. Oxford University Press. New York. Medline Plus [online]. 2004. Disponível em: <<http://www.medlineplus.gov>>. Acesso em: 20 out. 2010.
- GROENEWALD, J.Z., FOURIE, M., MARAIS, A.S. & MARAIS, G.F. 2005. Extension and use of physical map of the *Thinopyrum*-derived *Lr19* translocation. *Theoretical and Applied Genetics*, 112: 131-138. <<http://dx.doi.org/10.1007/s00122-005-0113-1>>.
- HELGUERA, M., KHAN, I.A., KOLMER, J., LIJAVETZKY, D., ZHONG-QI, L. & DUBCOVSKY, J. 2003. PCR assays for the *Lr37-Yr17-Sr38* cluster of rust resistance genes and their use to develop isogenic hard red spring wheat lines. *Crop Science*, 43(5): 1839-1847. <<http://dx.doi.org/10.2135/cropsci2003.1839>>.
- HESLOP-HARRISON, J.S. & SCHWARZACHER, T. 1993. Molecular cytogenetics-biology and applications in plant breeding. In: SUMMER, A.T. & CHANDLEY, A.C. (Ed.) *Chromosomes Today*. London: Chapman & Hall. p.191-198.
- ISLAM, A.K.M.R., SHEPHERD, K.W. & SPARROW, D.H.B. 1981. Isolation and characterization of euplasmic wheat-barley chromosome addition lines. *Heredity*, 46: 161-174.
- ISLAM, A.K.M.R. & SHEPHERD, K.W. 1990. Incorporation of barley chromosomes into wheat. In: BAJAJ, Y.P.S. (Ed.) *Biotechnology in agriculture and forestry*. Berlin: Springer-Verlag. p. 128-151.
- ISLAM, A.K.M.R. & SHEPHERD, K.W. 2000. Isolation of a fertile wheat-barley addition line carrying the entire barley chromosome 1H. *Euphytica*, 111: 145-149. <<http://dx.doi.org/10.1023/A:1003822719317>>.
- JAHIER, J., TANGUY, A.M., ABÉLARD, P. & RIVOAL, R. 1996. Utilization of deletions to localize a gene for resistance to the cereal cyst nematode, *Heterodera avenae*, on an *Aegilops ventricosa* chromosome. *Plant Breeding*, 115(4): 282-284. <<http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0523.1996.tb00919.x>>.

- JAHIER, J., RIVOAL, R., YU, M.Q., ABELARD, P., TANGUY, A.M. & BARLOY, D. 1998. Transfer of genes for resistance to cereal cyst nematode from *Aegilops variabilis* Eig to wheat. *Journal of Genetics and Breeding*, 52: 253-257.
- JAHIER, J., ABELARD, P., TANGUY, A.M., DEDRYVER, F., RIVOAL, R., KHATKAR, S. & BARIANA, H.S. 2001. The *Aegilops ventricosa* segment on chromosome 2AS of the wheat cultivar 'VPM1' carries the cereal cyst nematode gene *Cre5*. *Plant Breeding*, 120: 125-128. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1439-0523.2001.00585.x>.
- JAHIER, J., CHAIN, D., BARLOY, A., TANGUY, J., LEMOINE, G., RIAULT, E., MARGAL, C., TROTTET, M. & JACQUOT, E. 2009. Effect of combining two genes for partial resistance to Barley yellow dwarf virus-PAV (BYDV-PAV) derived from *Thinopyrum intermedium* in wheat. *Plant Pathology*, 58: 807-814. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3059.2009.02084.x>.
- JAUHAR, P.P. & CHIBBAR, R.N. 1999. Chromosome-mediated and direct gene transfers in wheat. *Genome*, 42(4): 570-583. <http://dx.doi.org/10.1139/gen-42-4-570>.
- JAUHAR, P.P. & PETERSON, T.S. 2006. Cytological analyses of hybrids and derivatives of hybrids between durum wheat and *Thinopyrum bessarabicum*, using multicolour fluorescent GISH. *Plant Breeding*, 125: 19-26. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0523.2006.01176.x>.
- JIANHUA, Y., PEIDU, C. & DAJUN, L. 2003. Development of *Triticum aestivum*-*Leymus racemosus* translocation lines using gametocidal chromosome. *Science in China*, 46: 522-530. <http://dx.doi.org/10.1360/01yc0298>.
- KIMER, G. & ZHAO, Y.H. 1983. The D genome of Triticeae. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 25: 581-589.
- KISHII, M., YAMADA, T., SASAKUMA, T. & TSUJIMOTO, H. 2004. Production of *Leymus racemosus* chromosome addition lines of wheat and evaluation of their homoeology and characters. *Theoretical and Applied Genetics*, 109: 255-260.
- KISHII, M., BAN, T., SUBBARAO, G.V. & ORTIZ-MONASTERIO, I. 2008. Transferring of the biological nitrification inhibition (BNI) character from *Leymus racemosus* to wheat. In: APPELS, R., EASTWOOD, R., LAGUDAH, E., LANGRIDGE, P. & LYNNE, M.M. (Eds.). The 11th International Wheat Genetics Symposium proceedings. Sydney University Press. Document on-line. Disponivel em: <http://ses.library.usyd.edu.au/bitstream/2123/3426/1/P017.pdf> Acesso em: 29 jul. 2011.
- KONG, L., ANDERSON, J.M. & OHM, H.W. 2009. Segregation distortion in common wheat of a segment of *Thinopyrum intermedium* chromosome 7E carrying *Bdv3* and development of a *Bdv3* marker. *Plant Breeding*, 128: 591-597. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0523.2009.01641.x>.
- KREIS, M. & SHEWRY, P.R. 1992. The control of protein synthesis in developing barley seeds. In: SHEWRY, P.R. (Ed.) *Barley: Genetics, biochemistry, molecular biology and biotechnology*. U.K.: CAB International. p. 319-333.
- LI, H.J., ARTERBURN, M., JONES, S.S. & MURRAY, T.D. 2004. A new source of resistance to *Tapesia yellundae* associated with a homoeologous group 4 chromosome in *Thinopyrum ponticum*. *Phytopathology*, 94: 932-932. <http://dx.doi.org/10.1094/PHYTO.2004.94.9.932>.
- LI, H.J., ARTERBURN, M., JONES, S.S. & MURRAY, T.D. 2005. Resistance to eyespot of wheat, caused by *Tapesia yellundae*, derived from *Thinopyrum intermedium* homoeologous group 4 chromosomes. *Theoretical and Applied Genetics*, 111: 932-940. <http://dx.doi.org/10.1007/s00122-005-0025-0>.
- LI, G., CHEN, P., ZHANG, S., WANG, X., HE, Z., ZHANG, Y., ZHAO, H., HUANG, H. & ZHOU, X. 2007. Effects of the 6VS.6AL translocation on agronomic traits and dough properties of wheat. *Euphytica*, 155: 305-313. <http://dx.doi.org/10.1007/s10681-006-9332-z>.
- LI, H.J., CONNER, R.L. & MURRAY, T.D. 2008a. Resistance to soil-borne diseases of wheat: contributions from the wheatgrasses *Thinopyrum intermedium* and *Th. ponticum*. *Canadian Journal of Plant Science*, 88: 195-205.
- LI, W.L., LI, H. & GILL, B.S. 2008b. Recurrent deletions of Puroindoline genes at the grain hardness locus in four independent lineages of polyploid wheat. *Plant Physiology*, 146: 200-212. <http://dx.doi.org/10.1104/pp.107.108852>.
- LI, H. & WANG, X. 2009. *Thinopyrum ponticum* and *Th. intermedium*: the promising source of resistance to fungal and viral diseases of wheat. *Journal of Genetics and Genomics*, 36: 557-565. <http://dx.doi.org/10.1016/S1673-8527(08)60147-2>.
- LIU, D.J., QI, L.L., CHEN, P.D., ZHOU, B. & ZHANG, S.Z. 1996. Precise identification of alien chromosomes segment introduced in wheat and the stability of its resistance gene. *Acta Genetica Sinica*, 23: 18-23.
- MARTÍN, A., CABRERA, A., HERNÁNDEZ, P., RAMÍREZ, M.C. & RUBIALES, D. 2000. Prospects for the use of *Hordeum chilense* inducible wheat breeding. *Options Méditerranéennes*, 40: 111-115.
- MESTERHÁZY, A., BARTOS, P., GOYEAU, H., NIKS, R.E., CSOSZ, M., ANDERSEN, O., CASULLI, F., ITTU, M., JONES, E., MANISTERSKI, J., MANNINGER, K., PASQUINI, M., RUBIALES, D., SCHACHERMAYR, G., STRZEMBICKA, A., SZUNICS, L., TODOROVA, M., UNGER, O., VANCO, B., VIDA, G. & WALTHER, U. 2000. European virulence survey for leaf rust in wheat. *Agronomie*, 20(7): 793-804. <http://dx.doi.org/10.1051/agro:2000104>.
- MOLNÁR, I., GÁSPÁR, L., SÁRVÁRI, É., DULAI, S., HOFFMANN, B., MOLNÁR-LÁNG, M. & GALIBA, G. 2004. Physiological and morphological responses to water stress in *Aegilops biuncialis* and *Triticum aestivum* genotypes with differing tolerance to drought. *Functional Plant Biology*, 31: 1149-1159. <http://dx.doi.org/10.1071/FP03143>.
- MOLNAR-LANG, M., GALIBA, G., KOVACS, G. & SUTKA, J. 1991. Changes in the fertility and meiotic behaviour of barley (*Hordeum vulgare*) x wheat (*Triticum aestivum*) hybrids regenerated from tissue cultures. *Genome*, 34: 261-266. <http://dx.doi.org/10.1139/g91-041>.
- MOLNAR-LANG, M., LINC, G., LOGOJAN, A. & SUTKA, J. 2000. Production and meiotic pairing behaviour of new hybrids of winter wheat (*Triticum aestivum*) x winter barley (*Hordeum vulgare*). *Genome*, 43(6): 1045-1054. <http://dx.doi.org/10.1139/gen-43-6-1045>.
- MOLNAR-LANG, M., NOVOTNY, C., LINC, G. & NAGY, E.D. 2005. Changes in the meiotic pairing behavior of a winter wheat-winter barley hybrid maintained for a long term in tissue culture, and tracing the barley chromatin in the progeny using GISH and SSR markers. *Plant Breeding*, 124: 247-252. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0523.2005.01097.x>.
- MONNEVEUX, P., REYNOLDS, M.P., GONZÁLEZ AGUILAR, J. & SINGH, R.P. 2003. Effects of the 7DL.7Ag translocation from *Lophopyrum elongatum* on wheat yield and related morphophysiological traits under different environments. *Plant Breeding*, 122: 379-384. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1439-0523.2003.00856.x>.
- MORAES-FERNANDES, M. I. B. de, ZANATTA, A.C.A., PRESTES, A.M., CAETANO, V.R., BARCELLOS, A.L., ANGRA, D.C. & PANDOLFI, V. 2000. Cytogenetics and immature embryo culture at Embrapa Trigo breeding program: transfer of disease resistance from related species by artificial resynthesis of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell). *Genetics and Molecular Biology*, 23: 1051-1062.
- MORRIS, C.F. 2002. Puroindolines: the molecular genetic basis of wheat grain hardness. *Plant Molecular Biology*, 48: 633-647. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1014837431178>.
- OGBONNAYA, F.C., SEAH, S., DELIBES, A., JAHIER, J., LOPEZ-BRANA, I., EASTWOOD, R.F. & LAGUDAH, E.S. 2001. Molecular-genetic characterisation of a new nematode resistance gene in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 102: 623-629. <http://dx.doi.org/10.1007/s001220051689>.
- OLIVER, R.E., CAI, X., XU, S.S., CHEN, X. & STACK, R.W. 2005. Wheat-alien species derivatives: A novel source of resistance to Fusarium head blight in wheat. *Crop Science*, 45: 1353-1360. <http://dx.doi.org/10.2135/cropsci2004.0503>.
- OLIVER, R.E., XU, S.S., STACK, R.W., FRIESEN, T.L., JIN, Y. & CAI, X. 2006. Molecular cytogenetic characterization of four partial wheat-*Thinopyrum ponticum* amphiploids and their reactions to *Fusarium* head blight, tan spot, and *Stagonospora nodorum* blotch. *Theoretical and Applied Genetics*, 112: 1473-1479. <http://dx.doi.org/10.1007/s00122-006-0250-1>.
- PRINS, R., MARAIS, G.F., PRETORIUS, Z.A., JANSE, B.J.H. & MARAIS, A.S. 1997. A study of modified forms of the *Lr19* translocation of common wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 95: 424-430. <http://dx.doi.org/10.1007/s001220050579>.
- QI, L.L., CHEN, P.D., LIU, D.J., ZHOU, B., ZHANG, S.Z., SHENG, B.Q., DUAN, X.Y. & ZHOU, Y.M. 1995. The gene Pm21-a new source for resistance to powdery mildew. *Acta Genetica Sinica*, 21: 257-262.

- QI, L.L., CAO, M.S., CHEN, P.D., LI, E.L. & LIU, D.J. 1996. Identification, mapping and application of polymorphic DNA associated with resistance gene *Pm21* of wheat. *Genome*, 39: 191-197. <http://dx.doi.org/10.1139/g96-025>.
- QI, L., FRIEBE, B. & GILL, B.S. 2006. Complex genome rearrangements reveal evolutionary dynamics of pericentromeric regions in the Triticaceae. *Genome*, 49: 1628-1639. <http://dx.doi.org/10.1139/G06-123>.
- QI, Z., DU, P., QIAN, B., ZHUANG, L., CHEN, H., CHEN, T., SHEN, J., GUO, J., FENG, Y. & PEI, Z. 2010. Characterization of a wheat-*Thinopyrum bessarabicum* (T2JS-2BS-2BL) translocation line. *Theoretical and Applied Genetics*, 121: 589-597. <http://dx.doi.org/10.1007/s00122-010-1332-7>.
- ROBERT, O., ABELARD, C. & DEDRYVER, F. 1999. Identification of molecular markers for detection of yellow rust resistance genes *Yr17* in wheat. *Molecular Breeding*, 5(2): 167-175. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1009672021411>.
- ROMERO, M.D., MONTES, M.J., SIN, E., LOPEZ-BRANA, I., DUCE, A. & MARTIN-SANCHEZ, J.A. 1998. A cereal cyst nematode (*Heterodera avenae* Woll.) resistance gene transferred from *Aegilops triuncialis* to hexaploid wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 96: 1135-1140. <http://dx.doi.org/10.1007/s001220050849>.
- RUBIALES, D., NIKS, R.E., CARVER, T.L.W., BALLESTEROS, J. & MARTÍN, A. 2001. Prospects for exploitation of disease resistance from *Hordeum chilense* in cultivated cereals. *Hereditas*, 135: 161-169.
- SAKATA A., NASUDA S. & ENDO T.R. 2010. Dissection of barley chromosome 4H in common wheat by gametocidal system and cytological mapping of chromosome 4H with EST markers. *Genes & Genetics System*, 85: 19-29.
- SCHNEIDER, A., MOLNÁR, I. & MOLNÁR-LÁNG, M. 2008. Utilization of *Aegilops* (goatgrass) species to widen the genetic diversity of cultivated wheat. *Euphytica*, 163: 1-19. <http://dx.doi.org/10.1007/s10681-007-9624-y>.
- SEAH, S., SPIELMEYER, W., JAHIER, J., SIVASITHAMPARAM, K. & LAGUDAH, E.S. 2000. Resistance gene analogs within an introgressed chromosomal segment derived from *Triticum ventricosum* that confers resistance to nematode and rust pathogens in wheat. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 13(3): 334-341. <http://dx.doi.org/10.1094/MPMI.2000.13.3.334>.
- SEPSI, A., MOLNÁR, I. & MONÁR-LÁNG, M. 2009. Physical mapping of a 7A.7D translocation in the wheat-*Thinopyrum ponticum* partial amphiploid BE-1 using multicolour genomic *in situ* hybridization and microsatellite marker analysis. *Genome*, 52: 748-754. <http://dx.doi.org/10.1139/G09-047>.
- SIBIKEEVA, Y.E., SIBIKEEV, S.N. & KRUPNOV, V.A. 2004. The effect of *Lr19*-translocation on *in vitro* androgenesis and inheritance of leaf-rust resistance in DH3 lines and F2 hybrids of common wheat. *Russian Journal of Genetics*, 40: 1003-1006. <http://dx.doi.org/10.1023/B:RUGE.0000041379.30508.39>.
- SINGH, R.P., HUERTA-ESPINO, J., RAJARAM, S. & CROSSA, J. 1998. Agronomic effects from chromosome translocations 7DL.7Ag and 1BL.1RS in spring wheat. *Crop Science*, 38: 27-33. <http://dx.doi.org/10.2135/cropsci1998.0011183X003800010005x>.
- STEPIEN, L., GOLKA, L. & CHELKOWSKI, J. 2003. Leaf rust resistance genes of wheat: identification in cultivars and resistance sources. *Journal of Applied Genetics*, 44(2): 139-149.
- SUBBARAO, G.V., BAN, T., KISHII, M., ITO, O., SAMEJIMA, H., WANG, H.Y., PEARSE, S.J., GOPALAKRISHNAN, S., NAKAHARA, K., TSUJIMOTO, H. & BERRY, W. 2007. Can biological nitrification inhibition (BNI) genes from perennial *Leymus racemosus* (Triticaceae) combat nitrification in wheat farming? *Plant and Soil*, 299: 55-64.
- SUMNER, A.T. 2003. *Chromosome organization and function*. Berlin: Blackwell Publishing Company. 287 p.
- TAKETA, S. & TAKEDA, K. 1997. Expression of dominant marker genes of barley in wheat-barley hybrids. *Genes & Genetics System*, 72: 101-106. <http://dx.doi.org/10.1266/ggs.72.101>.
- TAKETA, S. & TAKEDA, K. 2001. Production and characterization of a complete set of wheat - wild barley (*Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*) chromosome addition lines. *Breeding Science*, 51: 199-206. <http://dx.doi.org/10.1270/jsbbs.51.199>.
- TAKETA, S., CHODA, M., OHASHI, R., ICHII, M. & TAKEDA, K. 2002. Molecular and physical mapping of a barley gene on chromosome arm 1HL that causes sterility in hybrids with wheat. *Genome*, 45: 617-625. <http://dx.doi.org/10.1139/g02-024>.
- WANG, L., YUAN, J., BIE, T., ZHOU, B. & CHEN, P. 2009. Cytogenetic and molecular identification of three *Triticum aestivum*-*Leymus racemosus* translocation addition lines. *Journal of Genetics and Genomics*, 36: 379-385. <http://dx.doi.org/10.1016/S1673-8527(08)60127-7>.
- WANG, L., CHEN, P. & WANG, X. 2010a. Molecular cytogenetic analysis of novel wheat-grass recombinants. *Theoretical and Applied Genetics*, 121: 1369-1380. <http://dx.doi.org/10.1007/s00122-010-1394-6>.
- WILLIAMS, K.J., FISHER, J.M. & LANGRIDGE, P. 1994. Identification of RFLP markers linked to the cereal cyst nematode resistance gene (*Cre*) in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 89: 927-930. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00224519>.
- WINZELER, M., MESTERHAZY, A., PARK, R.F., BARTOS, P., CSO-SZ, M., GOYEAU, H., ITTU, M., JONES, E., LOSCHENBERGER, F., MANNINGER, K., PASQUINI, M., RICHTER, K., RUBIALES, D., SCHACHERMAYR, G., STRZEMBICKA, A., TROTTET, M., UNGER, O., VIDA, G. & WALTHER, U. 2000. Resistance of European winter wheat germplasm to leaf rust. *Agronomie*, 20(7): 783-792. <http://dx.doi.org/10.1051/agro:2000175>.
- XIE, W., BEN-DAVID, R., ZENG, B., DINOOR, A., XIE, C., SUN, Q., RÖDER, M.S., FAHOUM, A. & FAHIMA, T. 2011. Suppressed recombination rate in 6VS/6AL translocation region carrying the *Pm21* locus introgressed from *Haynaldia villosa* into hexaploid wheat. *Molecular Breeding*, online. Disponível em: <http://www.springerlink.com/content/b173763802648072/fulltext.pdf>. Acesso em: 29/06/2011. <http://dx.doi.org/10.1007/s11032-011-9557-y>.
- YU, M.Q., JAHIER, J. & PERSON-DEDRYVER, F. 1995. Chromosomal location of a gene (*Rkn-mn1*) for resistance to the root-knot nematode transferred into wheat from *Aegilops variabilis*. *Plant Breeding*, 114: 358-360. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0523.1995.tb01250.x>.
- YUAN, J.H., CHEN, P.D. & LIU, D.J. 2003. Development of *Triticum aestivum*-*Leymus racemosus* translocation lines using gametocidal chromosomes. *Science in China Series C: Life Sciences*, 46: 522-531. <http://dx.doi.org/10.1360/01yc0298>.
- ZHANG, H.B. & DVORAK, J. 1990. Isolation of repeated DNA-sequences from *Lophopyrum-elongatum* for detection of *Lophopyrum* chromatin in wheat genomes. *Genome*, 33: 283-293. <http://dx.doi.org/10.1139/g90-044>.
- ZHANG, Q., LI, Q., WANG, X., WANG, H., LANG, S., WANG, Y., WANG, S., CHEN, P. & LIU, D. 2005. Development and characterization of a *Triticum aestivum*-*Haynaldia villosa* translocation line T4VS-4DL conferring resistance to wheat spindle streak mosaic virus. *Euphytica*, 145: 317-320. <http://dx.doi.org/10.1007/s10681-005-1743-8>.
- ZHANG, W., GAO, A.L., ZHOU, B. & CHEN, P.D. 2006. Screening and applying wheat microsatellite markers to trace individual *Haynaldia villosa* chromosomes. *Acta Genetica Sinica*, 33: 236-243. <http://dx.doi.org/10.1016/S0379-4172(06)60046-2>.
- ZHANG, Y., LIN, Z.S., CAO, B.J., GUO, Y.Q., WANG, M.J., YE, X.G., XIN, Z.Y., XU, Q.F. & GUO, S.H. 2009a. Genetic Behavior of 2Ai-2 Chromosome in *Thinopyrum intermedium*-Wheat Substitution Lines. *Acta Agronomica Sinica*, 35(3): 424-431. <http://dx.doi.org/10.1016/S1875-2780(08)60067-X>.
- ZHANG, Z., LIN, Z. & XIN, Z. 2009b. Research progress in BYDV resistance genes derived from wheat and its wild relatives. *Journal of Genetics and Genomics*, 36: 567-573. <http://dx.doi.org/10.1016/S1673-8527(08)60148-4>.
- ZHANG, R., CAO, Y., WANG, X., FENG, Y. & CHEN, P. 2010. Development and characterization of a *Triticum aestivum*-H. villosa T5VS.5DL translocation line with soft grain texture. *Journal of Cereal Science*, 51: 220-225. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jcs.2009.12.001>.