

ARTIGOS

# IMPORTÂNCIA DA ESTIMATIVA DO FLUXO GÊNICO EM GRAMÍNEAS DE CLIMA TROPICAL PARA O MELHORAMENTO GENÉTICO DE PLANTAS

Paniago BC\*, Valle CB\*\*

## Resumo

O fluxo gênico, ou escape gênico, é definido como a troca de alelos entre indivíduos, isto é, a transferência de alelos de uma variedade/espécie para outra. Os fatores climáticos, como velocidade e direção do vento, temperatura e umidade relativa podem interferir no fluxo gênico por afetar a distância, a duração e a quantidade de pólen liberado. A utilização da engenharia genética nos programas de melhoramento genético de forrageiras tropicais e a falta de informação sobre o fluxo gênico nessas gramíneas gerou a necessidade de se conhecer o fluxo de genes em espécies de valor econômico, principalmente do gênero *Brachiaria* e *Panicum* por serem as mais utilizadas na dieta de ruminantes no Brasil. Os objetivos desta revisão foi esclarecer o que é o fluxo gênico e como pode ocorrer na natureza; além disso, mostrar os modelos experimentais de investigação usados no melhoramento genético de plantas forrageiras e gerar conhecimento para futuras aplicações em sistemas agrícolas transgênicos com espécies dos gêneros *Brachiaria* e *Panicum* em regiões tropicais. O fluxo gênico é um evento natural entre diferentes espécies de plantas e pode ser controlado por barreiras físicas, temporais ou modo de reprodução. O delineamento mais utilizado para a investigação de fluxo gênico em gramíneas é o concêntrico, e análises moleculares são excelentes ferramentas para auxiliar na investigação de fluxo gênico em plantas. Conhecer o fluxo gênico em plantas é indispensável para garantir a liberação e regularização de eventos geneticamente modificados.

Palavras-chave: Escape gênico. Forrageiras. *Brachiaria*. *Panicum*. Pólen.

\* Mestre em Biotecnologia: aplicada a agropecuária pela Universidade Católica Dom Bosco; Especialista em Produção e Processamento de cana-de-açúcar pela Universidade Anhanguera; Discente do Programa de Doutorado em Biotecnologia Vegetal na Universidade Federal de Lavras; Caixa Postal 337, 37200-000, Lavras, Minas Gerais, Brasil; [costapaniago@gmail.com](mailto:costapaniago@gmail.com)

\*\* Doutora em Melhoramento de Plantas pela University of Illinois (Estados Unidos); Mestre em Agronomia — Fisiologia de Pastagens pela Iowa State University of Science and Technology (Estados Unidos); Rua Radio Maia, 830, Zona Rural, 79106-550, Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil; [cacilda.valle@embrapa.br](mailto:cacilda.valle@embrapa.br)

## ***Importance of Estimate of the Gene Flow in Tropical Climate Grasses for Breeding Plants***

### *Abstract*

*Gene flow, or gene escape, is defined as the exchange of alleles between individuals, that is, the transfer of alleles of a variety/species to another. Climatic factors as wind speed and direction, temperature and relative humidity can affect the gene flow by interfering on the distance, duration and quantity of pollen released. The use of genetic engineering in breeding programs of tropical forage and the lack of information about the gene flow in these grasses have generated the need of knowledge about the flow of genes in species of economic value, especially of the genus *Brachiaria* and *Panicum*, which are the most used for ruminants in Brazil. The objective in this review was to clarify what gene is flow and how it occurs in nature; besides, experimental research models used in breeding forage plants are presented and knowledge is generated to be applied in the future on transgenic agricultural systems involving species of *Brachiaria* and *Panicum* genera in tropical regions. Gene flow in a natural event in different plant species and can be controlled by physical or time barriers, or mode of reproduction. The most used design for the investigation of gene flow in grasses is the concentric one, and molecular analyses are excellent tools to assist the investigation of gene flow in plants. Knowing of gene flow in plants is essential to ensure the release and regularization of genetically modified events.*

*Keywords: Gene escape Forages. *Brachiaria*. *Panicum*. Pollen.*

## **1 INTRODUÇÃO**

Na engenharia genética, técnicas moleculares são utilizadas para a introdução e a integração de pequenos fragmentos de DNA isolados e clonados de outros organismos no genoma da espécie receptora. Apesar dos benefícios evidentes dos cultivares geneticamente modificados, a possibilidade de que estes possam apresentar algum efeito adverso ao meio ambiente durante a liberação de pólen deve ser examinada, e por isso tem sido alvo de estudos por pesquisadores em diversas instituições.<sup>1</sup>

Entende-se que o fluxo gênico em populações de plantas ocorre durante a geração gametofítica e a esporofítica, portanto, por meio da dispersão do pólen e da semente.<sup>2</sup> O fluxo gênico ou escape gênico é definido como a troca de alelos entre indivíduos, isto é, a transferência de alelos de uma variedade/espécie para outra.<sup>3</sup>

Um estudo realizado por Chèvre et al.<sup>4</sup> define as várias condições necessárias para que o fluxo gênico ocorra em condições de campo: existência de indivíduos sexualmente compatíveis.<sup>2</sup> coincidência temporal e espacial dos indivíduos, polinização cruzada, grande longevidade do pólen, híbridos viáveis, transmissão gênica nas gerações seguintes, recombinação gênica entre os genomas e não exclusão do gene do genoma receptor. Entretanto, fatores climáticos como velocidade e direção do vento, temperatura e umidade relativa<sup>5</sup> podem interferir na viabilidade do fluxo gênico por afetar a distância, a duração e a quantidade de pólen liberado.<sup>6</sup>

A utilização da engenharia genética nos programas de melhoramento genético de forrageiras tropicais e a falta de informação sobre o fluxo gênico nessas gramíneas gerou a necessidade de se conhecer o fluxo de genes em espécies de valor econômico, principalmente do gênero *Brachiaria* e *Panicum*, por serem as mais utilizadas na dieta de ruminantes no Brasil. Os objetivos da elaboração dessa revisão são esclarecer o que é o fluxo gênico e como ele pode ocorrer na natureza, e mostrar os modelos experimentais de investigação usados no melhoramento genético de plantas forrageiras, isso tudo com a finalidade de gerar conhecimento para futuras aplicações em sistemas agrícolas transgênicos com espécies dos gêneros *Brachiaria* e *Panicum* em regiões tropicais.

## 2 REVISÃO

### 2.1 FLUXO GÊNICO VIA PÓLEN

O conhecimento da dispersão gênica decorrente do movimento de pólen entre indivíduos ou populações é de especial interesse para agrônomos, geneticistas e ambientalistas. A contaminação de campos de produção de sementes por pólen de outras variedades ou outras espécies sexualmente compatíveis desencadeou uma série de estudos, com o objetivo de estabelecer distâncias requeridas para a manutenção da pureza genética. Assim, diversos autores<sup>7</sup> analisaram a descendência do cruzamento entre milho e seu ancestral teosinto para determinar o número de genes responsáveis pela natureza invasora desse ancestral silvestre. Em outro estudo<sup>8</sup>, o fluxo gênico foi avaliado utilizando-se genótipos tetraploides de *Lolium perenne*. Outros autores<sup>9</sup> investigaram a frequência de cruzamento e distribuição de colza transgênica (*Brassica napus* L.). Os pesquisadores têm, também, desenvolvido outros mecanismos para assegurar o isolamento genético: barreiras vegetais, uso de bordadura, controle de polinizadores e assincronia de época de florescimento, entre outros.

A distância na qual o fluxo gênico via pólen pode ocorrer é variável. Em geral, o fluxo gênico por meio do pólen ocorrerá a distâncias relativamente curtas, porque o pólen é viável por um curto período de tempo, geralmente apenas algumas horas ou dias. Este está sujeito à dessecação, e a viabilidade é reduzida por altas temperaturas e baixa umidade relativa do ar. O fluxo gênico pode acontecer por meio da dispersão de pólen e sementes. A intensidade da dispersão gênica será maior quando existirem familiares altamente compatíveis, muitas espécies de parentes compatíveis, sincronismo de florescimento, uma grande fonte de pólen e ventos fortes.<sup>10</sup>

O fluxo gênico via pólen requer coexistência de plantas doadoras e receptoras de pólen, sobreposição de floração e sucesso na polinização e fertilização. A dispersão do pólen e a fertilização das plantas receptoras são favorecidas por populações selvagens e cultivadas, presença de um elevado número de parentes altamente compatíveis, grande quantidade de pólen produzido, pólen leve, ventos fortes (polinização pelo vento), grandes populações de insetos (polinização por insetos), longa viabilidade do pólen, baixa temperatura e alta umidade relativa. O fluxo gênico via pólen é reduzido pelo isolamento espacial, isolamento temporal, linhas de fronteira e controle voluntário.<sup>10</sup>

## 2.2 FLUXO GÊNICO VIA SEMENTES

As sementes são movidas por mecanismos de dispersão naturais, como água, vento, animais ou ações humanas. Em geral, a dispersão natural de sementes ocorre em distâncias relativamente curtas, na ordem de metros, a partir de campos de produção. No entanto, a movimentação de sementes é difícil de evitar ou prever. As características da semente que influenciam no fluxo de genes são o tamanho, a longevidade de dormência e a queda de sementes antes ou durante a colheita.

Algumas culturas como a canola e as braquiárias são propensas à queda de sementes – de grana natural,<sup>11</sup> contribuindo para o elevado número de sementes para o banco de sementes. A dormência mantém armazenada no solo as sementes dispersas, permitindo a manutenção de genes de ano para ano.

Para ocorrer o fluxo gênico via sementes é necessário que a dispersão ocorra por meio de agentes como vento, água, animais ou seres humanos. A dispersão das sementes é favorecida por populações selvagens e cultivadas, sementes pequenas e leves, alta produção de sementes, longevidade e dormência de sementes, transporte por máquinas incorretamente limpas e alta produção de sementes. O uso de sementes certificadas, a limpeza de máquinas entre os campos e o controle voluntário são alguns fatores que reduzem a ocorrência do fluxo gênico por sementes.<sup>10</sup>

## 2.3 FLUXO GÊNICO VERTICAL

O fluxo gênico é considerado vertical quando ocorre entre populações da mesma espécie por meio da passagem de alelos ou quando há existência de organismos geneticamente modificados (OGMs). Os fatores de variação da frequência do fluxo gênico vertical são as características reprodutivas da espécie e as condições ambientais. As espécies podem ser classificadas quanto à frequência de autofecundação natural em: espécies autógamas, cuja frequência é, em média, superior a 95%, como soja, feijão, arroz, trigo, aveia, pessegueiro, entre outras; e espécies alógamas, em que a frequência é inferior a 5%, como milho, cebola, cenoura, eucalipto, alfafa e várias espécies de braquiárias, entre outras. Nas espécies intermediárias estão incluídas aquelas que se situam entre esses dois extremos.<sup>12</sup> Espécies importantes que se enquadram nesse grupo são: algodão, café, cacau e melão.

## 2.4 FLUXO GÊNICO HORIZONTAL

O fluxo gênico horizontal acontece quando há migração dos alelos ou genes entre indivíduos de espécies diferentes. As possibilidades do fluxo gênico horizontal são dependentes das espécies e do local de origem. Bartsch e Schuphan<sup>13</sup> listaram as espécies cultivadas mais importantes que podem hibridizar com espécies silvestres na natureza: trigo, arroz, milho, soja, cevada, algodão, sorgo, milheto,

feijão e canola. No caso da soja, o gênero *Glycine* tem várias outras espécies, que ocorrem na Austrália, China, Taiwan, Filipinas, Índia, Quênia, Angola, Congo, Etiópia e Tanzânia.

## 2.5 FLUXO GÊNICO EFETIVO E INTROGRESSÃO GÊNICA

A introgressão gênica pode ser definida como a incorporação perene de genes de uma população diferenciada (espécie ou subespécie) em outra. Já a hibridação ou fluxo gênico equivale ao simples cruzamento entre plantas de duas populações.<sup>14</sup> O principal risco ambiental que tem sido apontado como consequência da introgressão de transgenes é o surgimento de plantas daninhas mais agressivas e de difícil eliminação, também chamadas superervas daninhas.<sup>15</sup> As ervas daninhas somente se tornarão mais invasivas se o transgene introgridido conferir maior adaptabilidade ao novo hospedeiro.<sup>16</sup>

Como mencionado, genes com potencial de aumentar a adaptabilidade de novos hospedeiros podem ser introgrididos se quebrarem todas as barreiras naturais anteriormente descritas e, em determinadas condições, aumentarem a adaptabilidade de plantas silvestres. Portanto, os casos de fluxo gênico que envolvem genes que apresentam potencial para o aumento de adaptabilidade devem ser criteriosamente estudados.<sup>17,18,19</sup>

A possibilidade de ocorrência de introgressão, assim como os potenciais riscos advindos desse fenômeno, devem ser avaliados caso a caso, considerando-se não apenas a característica conferida pelo transgene, mas também a cultura em questão.<sup>14</sup>

No Brasil, por exemplo, Comissão Técnica Nacional de Biotecnologia (a CTNBio) liberou a soja resistente a glifosato e, nesse caso, não há problemas de fluxo gênico, já que não existem parentes silvestres sexualmente compatíveis com a soja no País, excluindo qualquer possibilidade de problemas ambientais decorrentes do fluxo gênico.<sup>20</sup>

No caso do algodão Bollgard, que confere resistência a insetos, a decisão da CTNBio foi diferente. No Brasil, além de o algodão ser cultivado em larga escala, existem mais de duas espécies do gênero *Gossypium* que são sexualmente compatíveis. Essas espécies podem ocorrer na forma selvagem, raças locais ou em cultivos de “fundo de quintal”.<sup>21</sup> Com o objetivo de evitar o fluxo gênico entre algodão transgênico e esses genótipos, foi proposto um zoneamento para o plantio do algodão transgênico.<sup>20</sup> Isso significa que foram delimitadas áreas onde o algodão geneticamente modificado pode ser cultivado e zonas de exclusão, que correspondem às áreas onde é proibido esse cultivo.

Em arroz, uma pesquisa foi conduzida<sup>22</sup> no campo experimental da Embrapa Arroz e Feijão, no Município de Alegrete, RS. O ensaio foi instalado em delineamento concêntrico, e no centro do experimento foi transplantada uma planta de arroz vermelho (acesso Gen009) com 10 panículas. Isso garantiu a quantidade suficiente de pólen para manter a homogeneidade do padrão molecular do estudo. Outras 120 plantas da cultivar BR-Irga 409 foram distribuídas nas interseções entre 10 círculos concêntricos (distanciados 5,0 metros entre si) e 12 raios distanciados em 30°. Nessa avaliação entre

o arroz vermelho e o arroz cultivado foi detectado fluxo gênico a 10 metros de distância, ajudando a explicar o alto potencial de contaminação dessa invasora em áreas de cultivo comercial.

No caso do milho, a taxa de fecundação cruzada entre espécies ou entre cultivares da mesma espécie depende da produção e dispersão de pólen.<sup>23</sup> Modelos matemáticos têm sido utilizados para simular os padrões de dispersão de pólen em milho e outras espécies. A duração da antese varia entre as cultivares, porém, de um modo geral, ela ocorre de cinco a oito dias.<sup>24</sup>

A longevidade do pólen é variável com as condições ambientais, dependendo especialmente da temperatura e umidade relativa do ar. Há relatos de viabilidade após 24 horas até alguns dias.<sup>25</sup> O grão de pólen de milho é relativamente muito grande e pesado, em média de 90 a 125 µm (micrômetros), e o principal veículo de polinização é o vento.

Estudos teóricos apontam que pelo vento ele pode ser levado por até alguns quilômetros. Contudo, há inúmeros relatos que apontam que a dispersão do pólen se concentra a poucos metros da fonte.

Em estudos para a avaliação de fluxo gênico em genótipos tetraploides de *Lolium perenne* L., a assíntota horizontal medida foi de até 36 metros em todos os sentidos. Em festuca (*Festuca pratensis* Huds.), o fluxo de genes mínimo foi medido a 75 metros da planta doadora de pólen,<sup>26</sup> e as taxas de fluxo gênico medido com gramas transgênicas (*Agrostis* spp.) atingiu uma assíntota de mais de 100 metros da fonte de pólen.<sup>27</sup>

Essas observações são apoiadas por pesquisas anteriores sobre o fluxo de pólen de azevém perene em que foram alcançadas assíntotas de 30 a 50 metros.<sup>5,28</sup>

### 3 DISCUSSÃO

#### 3.1 MEIO AMBIENTE E ORGANISMO GENETICAMENTE MODIFICADO (OGM)

No caso dos transgênicos, pela Lei de Biossegurança Lei n. 11.105, de 24 de março de 2005), uma das principais questões para a análise de pedidos de liberação, de OGMs, no meio ambiente, com a finalidade de pesquisa e de solicitações de liberações comerciais, é a definição dos órgãos responsáveis.

De acordo com essa Lei, todas as questões que envolvem pesquisa com OGMs são reguladas exclusivamente pela Comissão Técnica Nacional de Biossegurança (CTNBio). As liberações comerciais são submetidas a duas etapas de avaliação: técnica e política. Primeiramente, a CTNBio fornece um parecer técnico conclusivo sobre a biossegurança do produto em questão. Caso ele seja considerado seguro, do ponto de vista alimentar e ambiental, um conselho de ministros de Estado, o Conselho Nacional de Biossegurança (CNBS), concederá ou não autorização para a comercialização no País, julgando quanto aos aspectos da conveniência e oportunidade socioeconômicas e do interesse nacional do uso comercial do OGM.

Visando identificar e medir os riscos potenciais do uso de variedades transgênicas, muitos projetos de pesquisa foram conduzidos em laboratórios, casa de vegetação e no campo,<sup>29</sup> os quais, em

sua maioria, eram direcionados para o entendimento do modo de reprodução das plantas, especialmente os sistemas de incompatibilidade e mecanismos de dispersão do pólen; da hibridação e introgressão gênicas; da colonização; da especiação e da evolução, todos associados ao uso comercial das variedades transgênicas.

Os possíveis riscos de introgressão advindos do fluxo gênico de plantas transgênicas para espécies de plantas silvestres relacionadas<sup>30</sup> podem ocorrer quando houver compatibilidade sexual e sobreposição de florescimento. Além disso, os híbridos devem ser férteis, de forma que seja possível ocorrer retrocruzamentos, já que, normalmente, são estéreis ou possuem baixa adaptabilidade. Na maior parte dos casos, para que ocorra introgressão, é necessário que o transgene confira vantagem seletiva superior às desvantagens conferidas pelos alelos que estão geneticamente ligados a ele e, ainda, uma série de retrocruzamentos deve ocorrer de forma que este seja incorporado ao genoma de uma planta silvestre.<sup>14</sup>

Em uma revisão científica publicada recentemente no *Russian Journal of Plant Physiology*, os pesquisadores<sup>31</sup> relatam que existe uma dificuldade inicial de ampla propagação das plantas geneticamente modificadas, em culturas forrageiras especialmente, assim como nas culturas agronomicamente mais importantes do mundo, o que requer uma profunda compreensão desse processo com base no desenvolvimento de critérios de riscos potenciais com base nas regularidades biológicas gerais, integração com outras áreas do conhecimento e, finalmente, definição das possibilidades ótimas para a disseminação do produto final. Ainda nesse estudo, os pesquisadores afirmam que a engenharia genética tornou-se o mais poderoso perturbador da paz da comunidade mundial no início do século XXI. Isso está relacionado ao fato de que a engenharia genética pode ter consequências não somente positivas, mas também negativas. A principal dificuldade reside no fato de que não somos capazes de prever com precisão todas as consequências da sua utilização em longo prazo.

### 3.2 DELINEAMENTOS USADOS PARA ESTIMAR FLUXO GÊNICO EM PLANTAS CULTIVADAS

Segundo um estudo pesquisado,<sup>1</sup> a ocorrência de fluxo gênico tem sido investigada em várias espécies, utilizando-se diferentes delineamentos de plantio. A escolha de determinado delineamento deve considerar o modo de reprodução da espécie, o veículo de dispersão do pólen, além de aspectos referentes às condições ambientais.

Os experimentos de campo realizados em *Brassica napus* L.<sup>9</sup> foram conduzidos em delineamento concêntrico contendo uma parcela de plantas transgênicas, doadoras de grão de pólen, cercada por oito parcelas de plantas receptoras não transgênicas; cada parcela com tamanho de 6 m x 6 m, com 50 plantas/m<sup>2</sup>. A distância entre a parcela doadora e parcelas receptoras foi de 1,5 m (Figura 1). Nesse estudo, a média de taxa de cruzamentos dentro de uma distância de 3 a 11 metros de 100% da parcela transgênica foi consistente.

Autores<sup>22</sup> avaliaram o fluxo gênico em *Oryza sativa*. Nesse experimento foi transplantada no centro do experimento uma planta de arroz vermelho (acesso Gen009). Outras 120 plantas da cultivar BR-Irga 409 foram distribuídas nas interseções entre 10 círculos concêntricos (distanciados 5,0 me-

tros entre si) e 12 raios distanciados em 30° (Figura 2). A distância máxima encontrada entre a planta de arroz vermelho doadora de pólen e uma planta de arroz cultivado que produziu sementes híbridas foi de 10 metros.

Outro estudo<sup>8</sup> utilizou delineamento concêntrico em ensaios de fluxo gênico com *Lolium perenne* L. O plano experimental usado pelos autores foi baseado em um projeto de roda de carruagem, com um bloco central de plantas doadoras de pólen. As plantas receptoras foram dispostas nos raios cardeais em grupos de três, posicionadas a 0,3 metros entre si, com distâncias que variam a partir de 1 metro a 144 metros a partir da borda da parcela doadora (Figura 3). A distância estimada de fluxo gênico nesse ensaio foi de até 36 metros em todas as direções medidas.

Da mesma forma, outros autores<sup>32</sup> também avaliaram o fluxo gênico em *Festuca arundinacea* Schreb por meio de um delineamento concêntrico composto por uma parcela central com plantas transgênicas e nos raios de plantas não transgênicas em oito direções, chegando a 200 metros de distância da parcela central (Figura 4). Os transgenes foram detectados nas progênies das plantas receptoras em diferentes direções até 150 metros de distância do centro.

Ainda, em outra pesquisa,<sup>33</sup> utilizou-se o mesmo delineamento em estudos de dispersão gênica em *Paspalum notatum* Fluggé. No centro do experimento foram plantadas 24 plantas transgênicas resistentes a herbicidas como doadoras de pólen, enquanto as receptoras não transgênicas foram plantadas em um círculo de 2 metros de diâmetro em torno das plantas doadoras de pólen (Figura 5). A frequência de hibridação entre tetraploides apomíticas transgênicas e não transgênicas diploides sexuais foi 0,00 em 0,5 metros e 0,05% em 3,5 metros de distância.

As Figuras a seguir apresentam delineamentos concêntricos utilizados em estudos sobre fluxo gênico em plantas.



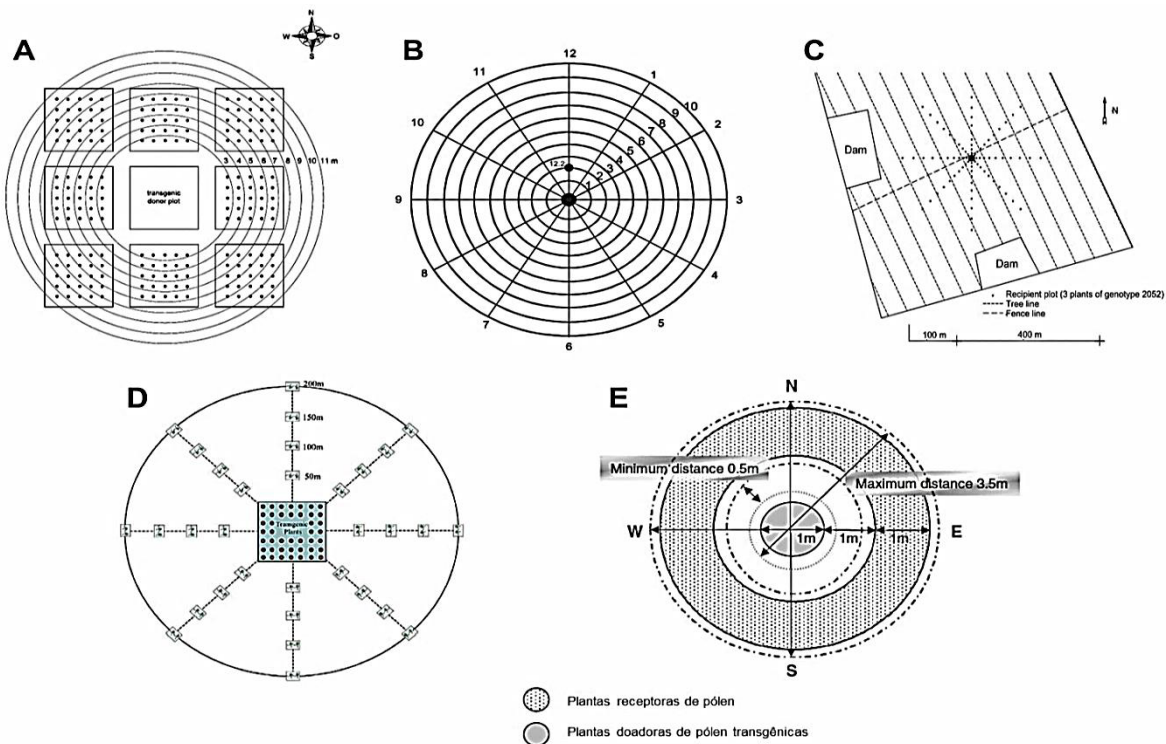


Figura 1 – Representação esquemática do desenho experimental<sup>†</sup>

Figura 2 – Croquis do experimento de identificação de fluxo gênico entre arroz vermelho e arroz cultivado<sup>‡</sup>

Figura 3 – Campo experimental fluxo gênico<sup>§</sup>

Figura 4 – *Design* do campo experimental de dispersão de pólen<sup>||</sup>

Figura 5 – Plano experimental para o fluxo gênico<sup>¶</sup>

## 4 CONCLUSÃO

O fluxo gênico é um evento natural entre diferentes espécies de plantas e pode ser controlado por barreiras físicas, temporais ou pelo modo de reprodução.

O delineamento mais utilizado para a investigação de fluxo gênico em gramíneas é o concêntrico.

Conhecer o fluxo gênico em plantas é indispensável para garantir a liberação e regularização de eventos geneticamente modificados.

Atualmente, análises moleculares são ferramentas indispensáveis à investigação de fluxo gênico em plantas.

<sup>†</sup> Uma parcela transgênica doadora é cercada por oito parcelas receptoras não transgênicas. Tamanho da parcela é de 6 m × 6 m, distância entre as parcelas é de 1,5 m.<sup>9</sup>

<sup>‡</sup> No centro, a planta de arroz vermelho; nos pontos de intersecção entre os raios (1 a 12) e os círculos (1 a 10) estão as plantas de arroz cultivado, cv. BR-Irga 409. Em destaque, a localização da planta 12.2, na qual foram detectadas sementes híbridas resultantes de fluxo gênico.<sup>22</sup>

<sup>§</sup> As plantas receptoras estão localizadas em três grupos, em intervalos de distâncias variando a partir de 1 m a 144 m da borda das plantas doadoras.<sup>8</sup>

<sup>||</sup> As plantas transgênicas do centro do ensaio foram cercadas por plantas receptoras não transgênicas.<sup>32</sup>

<sup>¶</sup> Projeto gráfico campo circular composto de plantas transgênicas tetraploides (fonte de pólen), no centro cercado por um tipo de gramínea selvagem não transgênica (receptores de pólen).<sup>33</sup>

## REFERÊNCIAS

1. Borém A. Considerações sobre o fluxo gênico. *Biotecnologia Ciência e Desenvolvimento*. 2005 jan./jun. [acesso em 2015 jan 20]; (34):86-90. Disponível em: [http://www.biotecnologia.com.br/revista/bio34/fluxo\\_34.pdf](http://www.biotecnologia.com.br/revista/bio34/fluxo_34.pdf)
2. Levin DA, Kester HW. Gene flow in seed plants. *Evolutionary Biology*. 1974 [acesso em 2015 jan 02]; 7:139-220. Disponível em: [http://link.springer.com/chapter/10.1007%2F978-1-4615-6944-2\\_5#page-1](http://link.springer.com/chapter/10.1007%2F978-1-4615-6944-2_5#page-1)
3. Borém A. Escape gênico. *Biotecnologia Ciência e Desenvolvimento*. 1999 [acesso em 2015 jan 02]; 10:101-7. Disponível em: <http://www.biotecnologia.com.br/revista/bio10/escape.pdf>
4. Chèvre MA, Eber F, Baranger A, Hureau G, Barret P, Picault H, *et al.* Characterization of backcross generations obtained under field conditions from oilseed rape-wild radish F1 interspecific hybrids: an assessment of transgene dispersal. *Theoretical and Applied Genetics*. 1998 [acesso em 2015 fev 22]; 97:90-8. Disponível em: <http://link.springer.com/article/10.1007%2Fs001220050870#page-1>
5. Giddings GD, Hamilton NRS, Hayward MD. The release of genetically modified grasses. Part 1: Pollen dispersal to traps in *Lolium perenne*. *Theoretical and Applied Genetics*. 1997 [acesso em 2014 dez 12]; 94:1000-6. Disponível em: <http://link.springer.com/article/10.1007%2Fs001220050507#page-1>
6. Okubo A, Levin S. A Theoretical Framework for Data Analysis of Wind Dispersal of Seeds and Pollen. *Ecology*. 1989 [acesso em 2015 jan 4]; 70(2):329-38. doi: 10.2307/1937537
7. Doebley J, Stec A, Wendel J, Edwards, M. Genetic and morphological analysis of a maize-teosinte F2 population: implications for the origin of maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1990 [acesso em 2015 jan 17]; 87(24):9888-92. Disponível em: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC55279>
8. Cunliffe KV, Vecchies AC, Jones ES, Kearney GA, Forster JW, Spangenberg GC, *et al.* Assessment of gene flow using tetraploid genotypes of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Australian Journal of Agricultural Research*. 2004 [acesso em 2015 fev 12]; 55(4):389-96. Disponível em: <http://www.publish.csiro.au/paper/AR03156.htm>
9. Funk T, Wenzel G, Schwarz G. Outcrossing frequencies and distribution of transgenic oilseed rape (*Brassica napus* L.) in the nearest neighbourhood. *European Journal of Agronomy*. 2006 [acesso em 2014 dez 21]; 24(1):26-34. Disponível em: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1161030105000420>
10. Smith CM, Zapiola M. Review gene flow from glyphosate-resistant crops. *Pest Management Science*. 2008 Apr. [acesso em 2015 mar 13]; 64(4):428-40. Disponível em: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18181145>

11. Fuller DQ, Allarby R. Seed dispersal and crop domestication: shattering, germination and seasonality in evolution under cultivation. In: Ostergaard L, editor. Annual plant reviews volume 38: Fruit development and seed dispersal. Oxford: Wiley-Blackwell; 2009. [acesso em 2015 mar 14]. doi: 10.1002/9781444314557.ch7
12. Allard RW. Principles of plant breeding. 2.ed. Nova York: J. Wiley; 1999.
13. Bartsch D, Schuphan I. Lessons we can learn from ecological biosafety research. *Journal of Biotechnology*. 2002 Nov 9; 98(1):71-7. [acesso em 2015 fev 10]. doi: 10.1016/S0168-1656(02)00087-1
14. Stewart CN, Halfhill MD, Warwick SI. Transgene introgression from genetically modified crops to their wild relatives. *Nature Reviews Genetics*. 2003 Oct [acesso em 2015 mar 5]; 4(10):806-17. doi: dx.doi.org/10.1038/nrg1179
15. Ellstrand NC. When Transgenes Wander, Should We Worry? *Plant Physiology*. 2001 [acesso em 2015 mar 18]; 125(4):1543-5. Disponível em: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1539377>
16. Rieseberg LH, Burke JM. The biological reality of species: gene flow, selection, and collective evolution. *Taxon*. 2001 Feb [acesso em 2015 fev 21]; 50:47-67. doi: 10.2307/1224511
17. Stewart CN, All JN, Raymer PL, Ramachandran, S. Increased fitness of transgenic insecticidal rapeseed under insect selection pressure. *Molecular Ecology*. 1997 [acesso em 2015 jan 20]; 6:773-9. doi: 10.1046/j.1365-294X.1997.00239.x
18. Ramachandran S, Buntin DG, All JN, Raymer PL, Stewart CN. Intraespecific competition of an insect resistance transgenic canola in seed mixtures. *Agronomy Journal*. 2000 [acesso em 2015 jan 10]; 92:368-74. doi: 10.2134/agronj2000.922368x
19. Dale PJ, Clarke B, Fontes E. Potential for the environmental impact of transgenic crops. *Nature Biotechnology*. 2000 [acesso em 2015 mar 03]; 20(8):567-74. doi: 10.1038/nbt0602-567
20. Borém A, Romano E, Sá MFG. Fluxo Gênico e transgênicos. 2.ed. Viçosa: UFV; 2007.
21. Borém A, Freire EC, Penna JCV, Barroso PAV. Considerations about cotton gene escape in Brazil: a review. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*. 2003 Dec; 3(4):315-32.
22. Brunet TO, Rangel PHN, Brondani RPV, Neto FM, Neves PCF, Brondani C. Fluxo gênico entre arroz vermelho e arroz cultivado estimado por meio de marcadores microssatélites. *Pesquisa Agropecuária Tropical*. 2007 jun [acesso em 2015 mar 15]; 37(2):86-92. Disponível em: <https://revistas.ufg.emnuvens.com.br/pat/article/viewFile/1832/1743>
23. Raybould AF, Gray AJ. The impact of genetically modified crops on wild species in United Kingdom. In: Le Louverain Symposium: „Gene Transfer: Are Wild Species, in Danger“, 1993; Berne. Berne: Federal Office of Environment, Forests and Landscape; nov. 1994. [acesso em 2015 jan 12]. p. 19-23. Disponível em: <http://www.ask-force.org/web/Louverain/Louverain-Gene-transfer-Are-wild-species-in-danger-1994.pdf#page=19>

24. Borém A. Escape Gênico e Transgênicos. Rio Branco: Suprema; 2001.
25. Emberlin J, Adams-Groom BE, Tidmarsh J. A report on the dispersal of maize pollen. Bristol: Soil Association; 1999. [acesso em 2015 mar 27]. Disponível em: <http://www.mindfully.org/GE/Dispersal-Maize-Pollen-UK.htm>
26. Rognli OA, Nilsson N-O, Nurminiemi M. Effects of distance and pollen competition on gene flow in the wind-pollinated grass *Festuca pratensis* Huds. *Heredity*. 2000 Dec [acesso em 2015 mar 15]; 85(6):550-60. doi: 10.1046/j.1365-2540.2000.00789.x
27. Warnke S. Creeping bentgrass (*Agrostis stolonifera* L.). In: Casler MD, Duncan RR. Turfgrass Biology, Genetics and Breeding. Hoboken: John Wiley e Sons; 2001. [acesso em 2015 jan 10]. p. 175-82. Disponível em: [https://books.google.com.br/books?hl=pt-BR&lr=&id=L7kn1-aoXLIC&oi=fnd&pg=PA175&dq=Gene+flow+from+transgenic+creeping+bentgrass+\(Agrostis+stolonifera+L.\)+in+the+Willamette+Valley,+Oregon&ots=jcXss17aZ\\_&sig=2LLWvb6SzTm3EwaXcz49ItqeK60#v=snippet&q=scott&f=false](https://books.google.com.br/books?hl=pt-BR&lr=&id=L7kn1-aoXLIC&oi=fnd&pg=PA175&dq=Gene+flow+from+transgenic+creeping+bentgrass+(Agrostis+stolonifera+L.)+in+the+Willamette+Valley,+Oregon&ots=jcXss17aZ_&sig=2LLWvb6SzTm3EwaXcz49ItqeK60#v=snippet&q=scott&f=false)
28. Griffiths DJ. The liability of seed crops of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) to contamination by wind-borne pollen. *Journal of Agricultural Science*. 1950 [acesso em 2015 fev 16]; 40:19-38. 1950. doi: 10.1017/S0021859600045469
29. Wohrmann K, Tomiuk J, Pollex C, Grimm A. Evoluções biológicas e riscos de escape gênico em organismos geneticamente modificados na natureza. In: Borém A. Avaliação dos riscos de escape gênico. Biotecnologia Ciência e Desenvolvimento. 2001 [acesso em 2015 Feb 14]; 18:54-59. Disponível em: [http://www.biotecnologia.com.br/revista/bio18/18\\_mat\\_10.pdf](http://www.biotecnologia.com.br/revista/bio18/18_mat_10.pdf)
30. Lee D, Natesan E. Evaluating genetic containment strategies for transgenic plants. *Trends in Biotechnology*. 2006 [acesso em 2015 mar 08]; 24(3):109-14. doi: dx.doi.org/10.1016/j.tibtech.2006.01.006
31. Kosolapov VM, Chesnokov YV. Possible environmental risks at commercial growing transgenic forage crops. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2015 [acesso em 2015 mar 03]; 62(2):143-52. doi: 10.1134/S1021443715020089
32. Wang ZY, Lawrence R, Hopkins A, Bell J, Scott M. Pollen-mediated transgene flow in the wind-pollinated grass species tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.). *Molecular Breeding*. 2004 [acesso em 2015 jan 16]; 14:47-60. doi: 10.1023/B:MOLB.0000037994.26287.17
33. Sandhu S, Blount AR, Quesenberry KH, Altpeter F. Apomixis and ploidy barrier suppress pollen-mediated gene flow in field grown transgenic turf and forage grass (*Paspalum notatum* Flüggé). *Theoretical and Applied Genetics*. 2010 [acesso em 2015 jan 14]; 121(5):919-29. doi: 10.1007/s00122-010-1360-3