

Fluxo Gênico: Análise do caso de Algodão no Brasil

Fotos e Ilustrações cedidas pelos autores

Eleusio Curvêlo Freire

Engenheiro-Agrônomo, Ph.D. Pesquisador da
Embrapa Algodão. eleusio@cnpa.embrapa.br

Paulo Augusto Vianna Barroso

Engenheiro-Agrônomo, Ph.D. Pesquisador da
Embrapa Algodão. barroso@cnpa.embrapa.br

Julio Cesar Viglioni. Penna

Engenheiro-Agrônomo, Ph.D. Professor da
Universidade Federal de Uberlândia.
penna@umuarara.ufu.br

Alúzio Borém

Engenheiro-Agrônomo, Ph.D. Professor da
Universidade Federal de Viçosa.
borem@ufv.br

A cotonicultura no Brasil consolidou sua recuperação, em termos de produção e até mesmo de inserção nos mercados internacionais nos últimos anos. Depois de chegar a ser um dos maiores importadores mundiais da fibra, o Brasil voltou em 2001 à autosuficiência.

Atualmente estão identificadas cinquenta espécies de algodão do gênero *Gossypium*, distribuídas nos continentes: Ásia, África, Austrália e América. O *Gossypium hirsutum* L., é uma das quatro espécies cultivadas no mundo, para a produção da fibra de algodão sendo explorada economicamente numa ampla faixa tropical e em algumas regiões subtropicais. Essa espécie contribui com 90% da produção mundial de algodão e seu cultivo apresenta grande importância social e econômica para o Brasil. O produto colhido é

denominado algodão em caroço e é composto pela pluma (fibra) e pelo caroço (sementes com “línter”). Sua utilização concentra-se na indústria de fiação e tecelagem e na indústria de alimentação animal (farelo) e humana (óleo), além de grande número de produtos secundários.

Em 2002 a área global plantada com variedades geneticamente modificadas (GM) foi de 58,7 milhões de ha, compreendendo mais de 13 países e 5 milhões de agricultores. O valor total da safra colhida nas variedades GM foi superior a US\$4 bilhões. Os recursos investidos em pesquisas e desenvolvimento de variedades GM pelo setor privado e público excedeu US\$4,5 bilhões. Algodão GM foi pela primeira vez plantado comercialmente em 1996. Em 2002 essas variedades foram plantadas em nove países, sete dos quais em desenvolvimento: China, Índia, Indonésia, Argentina, México, África do Sul e Colômbia, além de dois países desenvolvidos: EUA e Austrália, superando uma área de 10 milhões de ha. Essa é portanto a terceira cultura GM em área global plantada, logo após soja e milho, respectivamente. Embora as variedades GM de algodão possam eventualmente ser adotadas em muitos países, seis desses apresentam maior benefício potencial de uso do algodão Bt: China, Índia, USA e Austrália, os quais já vem plantando essas variedades e; Brasil e Paquistão, que hora estão avaliando a possibilidade de adoção dessa tecnologia (James, 2002). A segurança dessas variedades para meio ambiente tem sido um dos principais aspectos em estudos no caso do algodão Bt no Brasil, assunto desse trabalho. Nesse contexto, questionamentos sobre os riscos de fluxo gênico



do algodão no Brasil são alvo de freqüentes dúvidas.

Fluxo gênico é um processo migratório de alelos entre populações. O efeito da migração de alelos entre populações da mesma espécie depende da proporção de indivíduos migrante e da diferença nas freqüências do alelo nas duas populações. A seleção natural poderá atuar a favor de elevar freqüências de alelos introduzidos, caso eles confirmem alguma vantagem seletiva aos indivíduos portadores dos mesmos. O fluxo gênico pode ocorrer por meio da dispersão de semente ou de pólen, podendo ser vertical, quando envolve cultivares e/ou populações da mesma espécie, ou horizontal, quando envolve a hibridação entre espécies diferentes.

Considerando o conceito de espécie, como aquele em que existem barreiras naturais ao cruzamentos entre entidades, não é esperado que ocorram transferências horizontais, a menos que se considere escalas evolucionárias. Foi esse fenômeno que deu origem a um grande número de novas espécies, entre elas o trigo cultivado *Triticum aestivum* L., o algodão *Gossypium hirsutum* e várias outras. É importante salientar, que tais eventos ocorreram há milhares de anos e na realidade o fluxo gênico envolveu o genoma inteiro, e não apenas alelos ou genes.

Fatores que Afetam a Dispersão de Pólen

A espécie em questão. As espécies cultivadas diferem na taxa de fecundação cruzada. São portanto classificadas em autógamas – quando há predominância de autofecundação; alógamas, quando há predominância de fecundação cruzada e as intermediárias, que possuem taxas de alogamia também consideradas intermediárias ou com maiores variações. Como espécies autógamas típicas pode-se citar a soja, o trigo, o feijão e a alface, dentre outras, cujas freqüências de fecundação cruzada são sempre inferiores a 5%. Como alógamas tem-se o milho, o girassol, a cebola e o eucalipto, entre outras, com altas taxas de fecundação cruzada, normalmente acima de 90%. Já nas espécies intermediárias como o algodão, as taxas de autopolinização

são variáveis e superiores aos 5% das alógamas, mas inferiores aos 95% das autógamas.

Diferença entre cultivares da mesma espécie. Há diferença entre as cultivares com relação à cor e tamanho das flores, atraindo mais ou menos polinizadores, e a produção de pólen, os quais afetam a taxa de fecundação cruzada. A taxa de fecundação cruzada entre espécies ou entre cultivares da mesma espécie depende da produção e dispersão de pólen. Modelos matemáticos têm sido utilizados para simular os padrões de dispersão de pólen em algodão e outras espécies.

O Caso do Algodão

Origem

A origem dos algodoeiros cultivados é de difícil determinação. O conhecimento disponível sobre o gênero *Gossypium* gerou a opinião entre especialistas de que este é um gênero muito antigo, tendo os tetraplóides provavelmente se originado há aproximadamente 2,5 milhões de anos (Phillips, 1963; Fryxell, 1965). Referências arqueológicas sobre restos de produtos desta planta datam de muitos séculos antes do início da Era Cristã. No sítio de “Moheno-Daro”, no Paquistão, Gulatti e Turner, citados por, encontraram vestígios de tecidos e cordões de algodão de cerca de 2700 a.C., que provavelmente eram da espécie diplóide *G. arboreum*. Saunders (1961) relata que o centro de origem do gênero é a África Central. Nas Américas, os achados mais antigos são fibras de um tipo primitivo de *G. barbadense*, encontradas por Stephens e Moseley no sítio arqueológico de “Anchichillon” no Peru, datando de 2500 a 1750 a.C. Como planta cultivada em larga escala e utilizada em manufatura, acredita-se que a Índia seja o centro mais antigo, remontando ao oitavo século antes da Era Cristã.

É também consenso entre os estudiosos que os algodoeiros tetraplóides possuem constituição genômica AD (Beasley, 1940a, b). Eles originaram-se da hibridação de duas espécies, seguida por duplicação do número de cromossomos, produzindo um anfidiplóide (DD x AA = AD = AADD). Não há concordância, todavia, quanto à época

da ocorrência da poliploidização.

Segundo Hutchinson et al. (1947), os algodoeiros tetraplóides evoluíram sob domesticação após a introdução na América do Sul de uma espécie cultivada do Velho Mundo, provavelmente *G. arboreum*, portadora do genoma A, que se hibridizou com espécies relacionadas à diplóide *G. raimondii* (genoma D). Wendel (1989) e Wendel e Albert (1992), baseando-se em graus de divergência entre tetraplóides em relação a espécies diplóides, e ainda em taxas de velocidade de mudanças evolucionárias, estimam que a divergência entre os genomas A e D do ancestral comum ocorreu há cerca de 6 a 11 milhões de anos e que a poliploidização é mais recente, ocorrendo no Novo Mundo, há cerca de 1,1 a 1,9 milhão de anos. Logicamente, a migração marítima do ancestral portador do genoma A teria sido indispensável. Gerstel (1953) apresentou evidências citogenéticas, demonstrando que o ancestral portador do genoma A provavelmente é a espécie de distribuição africana *G. herbaceum* e que a hibridação entre os dois genomas, seguida de poliploidização, ocorreu no início do Terciário, há aproximadamente 65 milhões de anos.

A teoria de Skovsted (1934) e Saunders (1961) baseia-se no fato de a hibridação entre os dois genomas ter precedido a separação do supercontinente do sul, Gondwana, no período Cretáceo (entre 136 e 65 milhões de anos atrás), quando as espécies portadoras dos genomas A e D teriam tido distribuição simpátrica.

Endrizzi et al. (1984) resumem os eventos principais sobre a origem dos alotetraplóides à luz de novos estudos relacionados à análise de DNA: “i) as espécies de genoma A ocorreram por macroevolução de um genitor portador do genoma D; ii) a hibridação seguida de poliploidização ocorreu em um período geológico curto, logo após o aparecimento da espécie de genoma A; iii) o anfidiplóide provavelmente ocorreu durante o Cretáceo; e iv) a diploidização do sistema de regulação dos híbridos levou à formação de pelo menos cinco espécies anfidiplóides”.

Classificação Botânica

Espécies

Gossypium é um dos oito gêneros

que compõem a tribo Gossypieae, da família Malvaceae (Fryxell, 1979). Anteriormente, o gênero era colocado na tribo Hibisceae, porém esse autor demonstra evidências para sua classificação em Gossypieae (Fryxell, 1968). Os algodoeiros em cultivo no mundo pertencem a quatro espécies distintas deste gênero: duas alotetraplóides (*Gossypium hirsutum* L. e *G. barbadense* L.) e duas diplóides (*G. arboreum* L. e *G. herbaceum* L.).

A espécie *G. barbadense* L. tem importância na produção de fibras de alta qualidade, destacando-se o cultivo das cultivares “Pimas” no hemisfério norte. No Brasil, essa espécie possui uma variante botânica, a *brasiliense*, presente em aldeias indígenas e fundos de quintais; é conhecida como algodão “rim-de-boi”, por apresentar sementes nuas e coladas em forma de rim. As outras duas espécies, *G. arboreum* L., cultivada no Paquistão e Índia, e *G. herbaceum* L., cultivada na África, são exploradas em pequena escala. Outras espécies, ocorrem em regiões amplamente separadas do mundo, principalmente em zonas áridas dos trópicos e subtropicais. Estudos citogenéticos demonstraram a existência de grupos genômicos que reúnem espécies que apresentam alto grau de homologia no pareamento de cromossomos de híbridos entre si, mas baixo grau de pareamento entre espécies de grupos diferentes. Tais grupos foram definidos por letras de A a G por Beasley (1942), com números subscritos para genomas proximamente relacionados. As espécies diplóides ($2n = 2x = 26$) foram classificadas em três grupos geográficos por Fryxell (1979): australianas, com 11 espécies (genoma C); americanas, com 12 espécies (10 no México e duas no Peru e Ilhas Galápagos) (genoma D); e afro-arábicas, com oito espécies (genomas A, B, E e F). Neste último grupo, encontram-se as espécies cultivadas *G. arboreum* e *G. herbaceum*. As espécies alotetraplóides ($2n = 4x = 52$) são seis: duas são cultivadas (*G. hirsutum* e *G. barbadense*) e as demais são encontradas no Havaí, Brasil, Ilhas Galápagos e México (genoma AD). Fryxell (1992) revisou o gênero e descreveu 50 espécies, das quais cinco são tetraplóides, incorporando *G. lanceolatum* à espécie *G. hirsutum*. Não há, entre os

especialistas, pleno acordo quanto à classificação apresentada por Fryxell devido, principalmente, à complexidade de sua variabilidade.

Domesticação dos Algodoeiros

A domesticação das espécies cultivadas no Velho Mundo deve ter ocorrido na região da atual Arábia Saudita, segundo, a partir da forma perene *G. herbaceum*, raça *africanum*. Hutchinson et al. (1947) acreditam que o cultivo e a fiação do algodão se desenvolveram em sociedades que já possuíam tecnologia para fiação e tecelagem do linho e da lã.

No Novo Mundo, segundo Fryxell (1979), existem fortes evidências de que os acontecimentos que originaram os tetraplóides precederam o homem e foram independentes dele. Esta afirmação é evidenciada pelos seguintes argumentos: 1) a grande diversidade entre os tetraplóides é indicativa da sua origem anterior à existência da agricultura nas Américas; 2) o grande distanciamento geográfico entre as espécies - *G. tomentosum* no Havaí, *G. darwinii* nas Ilhas Galápagos, *G. mustelinum* no Nordeste do Brasil, *G. hirsutum* e *G. lanceolatum* na América Central e *G. barbadense* na América do Sul; 3) as características morfológicas das espécies e formas silvestres são realmente primitivas, não representando simples retorno de formas cultivadas para tipos silvestres; 4) os “habitats” dos tetraplóides silvestres são litorâneos, o que, juntamente com o fato de as sementes possuírem tegumentos impermeáveis, sugere sua dispersão via aquática. Assim, o homem teria encontrado as formas tetraplóides e partido, em seguida, para sua domesticação através da seleção. Ainda segundo esse autor, o efeito desta seleção foi enorme em todas as quatro espécies cultivadas, propiciando a base do desenvolvimento de uma empresa econômica de larga escala: o cultivo e a exploração da cultura algodoeira.

Dispersão

Dispersão Arcaica

A distribuição dos componentes da tribo Gossypieae é mundial, estando os gêneros e as espécies presentes nas regiões tropicais e subtropicais com

um padrão de distribuição que pode ser relacionado à dispersão por mar. Segundo Fryxell (1979), a distribuição da espécie *Gossypium hirsutum* pelo Oceano Pacífico (Ilhas Socorro, Marquesas, Samoa, Tahiti, “Wake Island” e norte da Austrália), mar do Caribe e golfo do México, sugere o transporte de sementes via correntes marítimas para longe da região de origem (América Central). Stephens (1966) entretanto, apresenta evidências contrárias ao transporte transoceânico da maioria dos tipos distribuídos pelo Pacífico-sul, devido à incapacidade das sementes de flutuarem por longos períodos ou por sua baixa resistência às condições salinas. O autor especula a possibilidade de dispersão humana por viajantes polinésios, pelo menos no caso dos algodoeiros presentes nas ilhas do sul do Pacífico. À exceção do gênero *Hemipea*, todos os gêneros da tribo apresentam sementes pilosas. Esta é uma adaptação extremamente antiga e se tornou muito importante para o aproveitamento comercial e industrial das espécies cultivadas de *Gossypium* (Fryxell, 1979). Este gênero é o único caso de poliploidia na tribo, e a origem da poliploidia está intimamente relacionada à invasão de novos nichos ecológicos. As espécies diplóides do gênero distribuem-se em ambientes interiores dos continentes, geralmente áridos, mesmo quando ocorrem em ilhas. Os representantes das espécies tetraplóides *G. hirsutum*, *G. barbadense*, *G. darwinii* e *G. tomentosum*, suspeitos de serem silvestres, são tipicamente de praias, ocorrendo diretamente nas vegetações litorâneas das praias ou em vegetações costeiras. *G. mustelinum*, entretanto, distribui-se nas regiões montanhosas do Nordeste do Brasil, especialmente na Bahia e Rio Grande do Norte (Freire et al., 1990). Tais anfidiplóides teriam invadido os ambientes litorâneos quando os leitos dos mares e as linhas costeiras estariam flutuando devido ao recuo e avanço alternado das glaciações. Regiões praianas seriam, portanto, férteis ambientes para mudanças evolutivas, também possibilitando o transporte de sementes via correntes oceânicas. Após o homem ter reconhecido a utilidade das fibras, deve ter havido nova dispersão numa “segunda onda de oportunismo evolucionário”. Ainda segundo

Fryxell (1979), as características que fizeram tal dispersão marítima possível foram: o tegumento impermeável das sementes, os embriões relativamente longevos e a pilosidade abundante das sementes, associadas à capacidade das plantas de crescer em ambientes relativamente salinos. Este conjunto de características (“imperativo tropical”) é utilizado como argumento para rejeitar a visão de Stebbins (1947 e 1959), na qual algodoeiros relacionados aos atuais *G. arboreum* e *G. herbaceum* teriam migrado do Velho para o Novo Mundo pela faixa de terra do estreito de Bhering entre 65 e 54 milhões de anos atrás. As temperaturas mínimas destas latitudes seriam extremas para tais espécies, mesmo nos climas amenos do Eoceno e os padrões reprodutivos característicos de *Gossypium* seriam inoperantes naquelas latitudes.

Dispersão Moderna

Alexandre da Macedônia foi quem, provavelmente, introduziu a planta e seus manufaturados no Ocidente. Os assírios já cultivavam o algodão por volta de 700 a.C. Os mouros introduziram o algodão na Espanha em 712 da Era Cristã e na Renascença, a cidade-estado de Veneza representou um importante ponto de dispersão dos manufaturados vindos da Índia para toda a Europa. Cristóvão Colombo encontrou os nativos do Novo Mundo já utilizando tecidos de algodão.

Espécies Silvestres Brasileiras

O desaparecimento de tipos silvestres das espécies cultivadas é um fenômeno documentado desde a aceleração na modernização da agricultura, especialmente evidente após a metade do século passado. A substituição das variedades crioulas por cultivares melhoradas também tem causado preocupação entre os curadores de germoplasma. É importante que tanto os tipos silvestres quanto as variedades crioulas sejam preservadas como reservatório de variabilidade. No século XVI a espécie silvestre *G. barbadense* L. foi amplamente cultivada no Maranhão e um dos principais produtos de exportação do Brasil. No início do século XX variedades dessa espécie e de *G. hirsutum* L. r. *Marie galante* Hutch. foram cultivadas no Nordeste

brasileiro, sendo denominadas geralmente como algodoeiros “arbóreos”, porém diferenciados pela sua área de dispersão e espécie como algodoeiro: a) “Mocó” – variedades de *G. hirsutum* L. r. *Marie galante* Hutch.- cultivadas nas terras baixas do semi-árido nordestino; b) Quebradinho - *G. barbadense* L. – cultivado nas regiões de altitude do Maranhão, Piauí, Bahia e Minas Gerais; c) Verdões – híbridos inter-específicos de *G. hirsutum*, *G. barbadense* e *G. mustelinum* produzidos naturalmente, nas regiões onde ocorriam em simpatria, que por apresentarem grande vigor heterótico, obtiveram a preferência pelos produtores nordestinos. Por outro lado o *G. mustelinum*, a única espécie selvagem genuinamente brasileira, nunca foi melhorada ou explorada comercialmente, apesar de haverem evidências de sua introgressão no genoma das variedades de algodoeiro “mocó” (Freire et al 1990).

Sistema Reprodutivo do Algodoeiro

Todas as espécies do gênero *Gossypium* possuem flores completas. A fecundação ocorre logo após a antese, podendo ocorrer autofecundação e/ou polização cruzada. O pólen do algodoeiro é relativamente grande, com 81 a 143 microns, viscoso - o que faz com que os grãos fiquem aderidos uns aos outros -, com formato esférico, recobertos por grande quantidade de espículas, não sendo, praticamente, transportado pelo vento (Kaziev, 1964 citado por McGregor, 1976; Oosterhuis e Jernstedt, 1999). No campo, sua viabilidade se estende até o final da tarde, mas pode durar até 24 horas se armazenado em temperaturas de 2 a 3°C (Calhoun e Bowman, 1999). Devido ao seu tamanho e à formação de grumos, o transporte de pólen pelo vento não tem sido reportado no gênero *Gossypium* (Stewart, s.d.). Portanto, para que haja fecundação cruzada é necessária a presença de insetos polinizadores, principalmente da família *Hymenopterae*, se destacando as mamangavas (*Bombus spp.*), as abelhas melíferas (*Aphis melifera*) e as abelhas silvestres pertencentes a diversos gêneros (Silva et al., 1973). Quando os polinizadores estão presentes, a taxa

de fecundação cruzada varia muito com o genótipo, o local, a presença de barreiras, a distância entre os campos, fatores ambientais, fatores bióticos e o manejo da cultura. Em sua ausência, a reprodução ocorre exclusivamente por autofecundação.

Entre os polinizadores de algodão mais citados na literatura estão *Apis mellifera*, *A. dorsata*, *A. florea*, *A. cerrana*, *Melissodes spp.*, *Halictus spp.*, *Bombus spp.*, *Anthophora confusa*, *Elis thoracica* e *Scolia spp.* A dispersão do pólen a longas distâncias está ligada a fatores relacionados ao hábito de forrageamento de seus polinizadores, sendo a capacidade de vôo um aspecto muito importante. Segundo Malone (2002), a maioria dos trabalhos relatam que a distância máxima de forrageamento de abelhas melíferas seja de 10 Km, com a maioria das abelhas sendo encontradas a 6 Km da colméia, com distância média de forrageamento de 0,5 a 1,5 Km. Ainda segundo Malone (2002), distâncias superiores a 13,7 Km já foram relatadas, mas este resultado foi obtido em um deserto sem nenhuma outra fonte de alimento. A distância de vôo para forrageamento das mamangavas também é elevada. Os vôos de forrageamento de 5 km podem ser efetivos caso a possibilidade de coleta seja maior do que em áreas mais próximas. Tem sido observado que *Bombus terrestris* e *B. lapidarius* podem realizar forrageamento em locais distantes até 4 Km. A distância para o forrageamento parece variar bastante com a espécie, havendo algumas que dificilmente buscam alimento em distâncias superiores a 500m do ninho, enquanto outras tendem a buscar alimentos em localidades mais afastadas. As abelhas sem ferrão têm uma menor capacidade de vôo se comparadas às abelhas melíferas e mamangavas. Há um certo nível de correlação entre o tamanho do corpo destas abelhas com a distância de vôo. Abelhas pequenas como as do subgênero *Plebeia* (3-4 mm) tem uma amplitude de vôo de cerca de 300 metros, as de tamanho médio, como *Torigona* (5 mm), tem alcance aproximado de 600 metros, as grandes (10 mm) atingiriam cerca de 800 metros e abelhas muito grandes (13-15 mm), como *Melipona fuliginosa*, alcançariam cerca de 2000 metros (Wille, 1983). Há espécies que

Quadro 1. Taxas de fecundação cruzada em diferentes localidades no Brasil

Autor	Tipo de algodão	Local	Taxa (%)
Cavaleri e Gridi-Papp (1963)	Herbáceo	São Paulo, SP	6 a 41
	Herbáceo	Campinas, SP	33
Mangueira (1971)	Mocó	Serra Talhada, PE	1 a 100
Silva et al. (1973)	Mocó	Ceará	55
Castro (1975)	Herbáceo	Sete Lagoas, MG	32
Penna et al. (1991)	Herbáceo	Uberaba, MG	25
Queiroga et al. (1993)	Mocó	Patos, PB	3 a 97
Resende e Fallieri (1995)	Herbáceo	Porteirinha, MG	10,11
Moresco (1999)	Herbáceo	Campo Verde, MT	6,54
	Herbáceo	Pedra Preta, MT	50,44
	Herbáceo	Pedra Preta, MT	68,83
	Herbáceo	Serra Petrovina, MT	46,85
	Herbáceo	Serra Petrovina, MT	44,98
	Herbáceo	Primavera do Leste, MT	29,26
Freire (2002)	Herbáceo	Capinópolis, MG*	0 a 100
	Herbáceo	Santa Helena, GO	20 a 60
	Herbáceo	Acreuna, GO	0 a 12
	Herbáceo	Porteirão, GO	0 a 29

realizam vôos extremamente longos, como *Euplusia surinamensis* (McGregor, 1976), mas que não estão entre as espécies descritas como polinizadoras do algodoeiro.

As flores de algodão são completas e grandes, características que facilitam a visitação por insetos. O pólen é disperso pelas anteras logo depois da flor abrir, permanecendo viável por aproximadamente 12 a 24 horas (Coble, 1956). As flores abrem no início da manhã e fecham ao entardecer do mesmo dia, não mais se abrindo. A viabilidade do pólen decresce gradualmente após as 9 horas, embora já tenha sido verificado que o pólen permanece hábil para fertilizar proporções acima de 80% após as 17 horas. Às 8 horas da manhã do dia seguinte, apenas uma pequena parte do pólen ainda é capaz de realizar a fecundação. A fertilização ocorre 30 horas depois da polinização (Free, 1993).

Diversos experimentos realizados para determinar a taxa de cruzamento foram desenvolvidos no Brasil. Conforme apresentado no Quadro 1, pode-se observar que o algodoeiro mocó tende a se cruzar em maior frequência e com maior amplitude de variação do que o algodoeiro herbáceo. Há uma grande variação entre as taxas verificadas em locais diferentes, o que deve estar associado a maior ou menor presença de insetos polinizadores.

A avaliação do grau de dispersão do pólen a partir de uma fonte tem sido medida com experimentos especificamente construídos para este fim. Os desenhos experimentais utilizados nestes trabalhos diferem bastante. Alguns autores utilizaram uma parcela central fonte de pólen rodeada por bordaduras receptoras (Umbeck et al., 1991). Em outros trabalhos a disposição das parcelas é invertida, ficando a fonte na periferia e a receptora ao centro (Queiroga et al., 1993; Xanthopoulos e Kechagia, 2000). Há, ainda, desenhos que são uma combinação dos dois tipos anteriores, com parcelas receptoras nos cantos e no centro de uma parcela fonte maior (Xanthopoulos e Kechagia, 2000). Não há evidências de que um desenho experimental tenha maior capacidade que outro em prever o que acontece dentro de uma lavoura comercial, cujo tamanho das áreas fonte e receptora de pólen são muito maiores do que os parcelas utilizadas nos estudos.

O único estudo conduzido para avaliar o fluxo gênico a partir de plantas de algodão transgênicas no Brasil foi realizado por Freire (2002a). Em todas as análises realizadas neste estudo se verificou que um número relativamente pequeno de fileiras de algodão convencional, como bordaduras, foram suficientes para conter o pólen do interior da parcela com plantas

transgênicas. As maiores taxas de cruzamentos foram verificadas em áreas mais próximas a locais próximos a matas de vegetação nativa, de onde devem partir os polinizadores. Segundo os dados obtidos, 10 linhas de algodoeiro convencional seriam suficientes para a contenção do pólen das áreas de experimentação com algodoeiros transgênicos, mesmo em locais em que as taxas de cruzamento nos primeiros metros da bordadura foram bastante elevadas.

Capacidade de hibridação e introgressão interespecífica

É possível realizar cruzamentos entre as raças e espécies de *Gossypium* presentes no Brasil e obter descendentes férteis, inclusive com a transmissão e expressão do transgene (Freire 2002a). Os híbridos inter-raciais são completamente viáveis, havendo exploração comercial de cultivares formadas pelo cruzamento entre raças de *G. hirsutum*, como a CNPA 7MH uma das mais cultivadas no semi-árido da região Nordeste.

A maioria dos híbridos entre *G. hirsutum* e *G. barbadense* também são férteis, porém, uma pequena percentagem apresenta a característica "corky". As plantas "corky" possuem entrenós curtos e caule suberificado. Elas florescem e o pólen é viável, mas a fertilidade feminina é severamente

reduzida (Brubaker et al., 1999). Esta forma de esterilidade parcial é controlada por um loco com três alelos codominantes: “O”, comum às duas espécies; “X” específico de *G. hirsutum*; e “Y” específico de *G. barbadense*. A combinação dos alelos X e Y gera plantas com fenótipo “corky”, as demais combinações produzem plantas normais. A frequência do alelo X, específico de *G. hirsutum*, é muito baixa. Já a frequência Y é elevada, estando presente na maioria das plantas de *G. barbadense*.

O único caso em que a maior intensidade de fluxo foi de *G. hirsutum* para *G. barbadense* foi relatado por Percy e Wendel (1990) em populações do oeste dos Andes, do Paraguai e da Argentina. Como *G. hirsutum* não ocorre naturalmente nestes locais e as plantas apresentavam nítidos sinais de melhoramento, o fato foi atribuído a introgressões recentes, fixadas por seleção para características agrônômicas. Este mesmo sentido predominante de introgressão também foi verificado em genótipos cultivadas destas espécies.

Um fato interessante verificado por Jiang et al. (2000) em indivíduos descendentes do cruzamento entre *G. hirsutum* e *G. barbadense* foi o favorecimento de combinações alélicas específicas, que resultou em regiões genômicas grandes e amplamente distribuídas em que a frequência de seqüências de *G. barbadense* foi muito menor do que o esperado e de algumas regiões em que a frequência de cromatina de *G. barbadense* era acima do esperado. Isto evidencia que a manutenção de introgressões entre as duas espécies não ocorre da mesma maneira em todo o genoma. Tal resultado implica que a importância do fluxo gênico para a alteração de frequências alélicas deve ser função, além dos efeitos tradicionalmente considerados (como o efeito do gene na população, a quantidade de imigrantes, a deriva, etc), da seleção endógena, independente do ambiente, que resultará na impossibilidade de fecundação de algumas combinações gaméticas e/ou na produção diferencial de gametas. A interação epistática afetando o sucesso do gameta ou da fecundação é consistente com a teoria da especiação, em que novos alelos em linhagens divergentes são a base do isolamento

reprodutivo.

Estudos isoenzimáticos realizados com *G. mustelinum* mostraram que apenas 6 dos 50 locos amostrados foram polimórficos, não sendo verificado nenhuma planta em heterozigose (Wendel et al., 1994). Isto indica que as populações são altamente monórficas e que a autofecundação deve ser muito mais importante do que a fecundação cruzada. Os autores comparam os dados obtidos com outras espécies alotetraplóides e verificaram que o nível de introgressão de *G. barbadense* e *G. hirsutum* em *G. mustelinum* é mínimo, se existente. Adicionalmente, a análise de diversidade genética com base em caracteres morfológicos realizada por Freire et al. (1998) permitiu separar de modo inequívoco o algodoeiro mocó do *G. mustelinum*. Estes resultados fornecem evidências de que o fluxo gênico do algodoeiro cultivado para *G. mustelinum* não é significativo. Embora parte das populações de *G. mustelinum* estejam em locais de difícil acesso e distantes muitos quilômetros de plantas de outra espécie de *Gossypium*, o isolamento geográfico não pode explicar, sozinho, o isolamento genético observado. Em uma das populações estudadas por Wendel et al. (1994), plantas de *G. mustelinum* cresciam ao lado de uma lavoura de mocó sem que sinais de introgressão fossem observados. Ao contrário do esperado pelos autores, a única evidência de fecundação cruzada foi observada em algumas plantas de mocó, que apresentavam fibra colorida devido a transferência desta característica por pólen de *G. mustelinum*.

Fluxo gênico no Algodão

O fluxo gênico pode ser uma importante força evolutiva (Slatkin, 1987). Quando os níveis de hibridização são elevados e a taxa de incorporação de alelos externos supera as taxas de mutação, o fluxo gênico torna-se a principal fonte de evolução da população (Ellstrand et al., 1999), cujos efeitos são dependentes da ação do novo alelo na população. Alelos que não conferem vantagem competitiva no ambiente em que estas populações se encontram, portanto neutros, não devem causar um grande impacto “*per se*”, visto que não haverá pressão sele-

tiva atuando no sentido de aumentar ou diminuir suas frequências. Neste caso, as alterações na estrutura das populações dependem da deriva genética, sendo importante, principalmente, em pequenas populações (Wright, 1969). No caso de alelos desfavoráveis, se a frequência de introdução for inferior ao coeficiente de seleção contra estes alelos, eles devem ser eliminados em algumas gerações. Mas, se a introdução for superior à seleção, a população terá seu vigor reduzido (Slatkin, 1987).

Se os alelos introgridos forem favoráveis, a seleção natural deverá atuar no sentido de aumentar suas frequências na população, sendo exemplos de genes favoráveis aqueles que conferem maior resistência a doenças e ao ataque de insetos, sejam eles provenientes de cultivares melhoradas por métodos clássicos ou de cultivares transgênicas. Este tipo de introgressão é relativamente comum entre plantas cultivadas e não cultivadas, sendo o aumento da capacidade de competição exemplo de sua consequência. Em ambientes agrícolas, este processo pode resultar em uma nova espécie invasora ou no aumento da importância econômica de uma planta que já era considerada daninha. Nas populações nativas, a maior aptidão à sobrevivência das plantas pode resultar em aumento da capacidade de resposta a situações desfavoráveis. O impacto econômico e ambiental dependerá de quanto será o aumento da habilidade competitiva (Ellstrand et al., 1999).

Em algodão, o fluxo gênico pode ocorrer de duas maneiras distintas: pela dispersão de pólen e de sementes. Dificilmente ocorre a partir de sementes diretamente do campo, visto serem grandes, cobertas com abundante quantidade de fibras e raramente transportadas por animais (Llewellyn e Fitt, 1996). Para germinar requerem grande quantidade de água e, quando o fazem em ambientes não agrícolas, as plantas formadas têm pouca chance de sobrevivência devido à sua pequena capacidade colonizadora (Wozniack, 2002). A dispersão de sementes de algodão no Brasil geralmente ocorre pelo uso indevido de caroços (sementes normalmente destinadas à alimentação animal ou na fabricação de óleo

comestível) como material propagativo e durante o transporte de algodão em pluma, de caroços e de sementes, além de misturas em algodoeiras do Nordeste, que normalmente descartam mais de uma cultivar ou espécie de algodoeiro. Imigrantes humanos também são uma fonte importante de fluxo gênico por sementes no Brasil, principalmente de *G. barbadense* do algodoeiro mocó.

O fluxo gênico via pólen é possível, porque as raças e espécies de *Gossypium* existentes no Brasil, são sexualmente compatíveis entre si e, também com os algodoeiros transgênicos (Freire 2002a). No ambiente, pode ocorrer a partir de lavouras e de plantas isoladas, sendo necessária a intermediação de insetos polinizadores. Há mecanismos teóricos que podem evitar o escape do transgene pelo pólen, todos tem problemas a serem resolvidos antes de tornarem-se aplicáveis. A macho-esterilidade, caso incorporada nas plantas transgênicas, não permitiria a produção de grãos de pólen viáveis, mas as taxas de fecundação obtidas com os sistemas atualmente disponíveis resultam em produtividades baixas, sendo economicamente inviável. A transformação de cloroplastos e mitocôndrias, faria com que os transgenes fossem herdados maternalmente, não sendo transmitidos à progênie via pólen. Porém, até o momento, não há tecnologia para realizar este tipo de transformação. Como estas, há outras abordagens visando resolver o problema (Bock, 2002 e Kwon et al., 2001), mas todas necessitam ainda de intensa experimentação para serem viabilizadas.

Medidas que visam evitar o escape de transgenes foram implantadas nos EUA e Austrália, países que cultivam grandes áreas de algodoeiro geneticamente modificado e, que possuem populações naturais do gênero *Gossypium*, à semelhança do Brasil.

Os Estados Unidos possuem em seu território quatro espécies de *Gossypium*, três alotetraplóides – *G. hirsutum*, *G. barbadense* e *G. tomentosum* – e uma diplóide – *G. thurberi*. O fluxo gênico entre os algodoeiros cultivados e *G. thurberi* não é possível devido a diferença de ploidia. *Gossypium tomentosum* é originário do Havaí e pode ser cruzado com *G. hirsutum* e *G. barbadense*. Para evitar

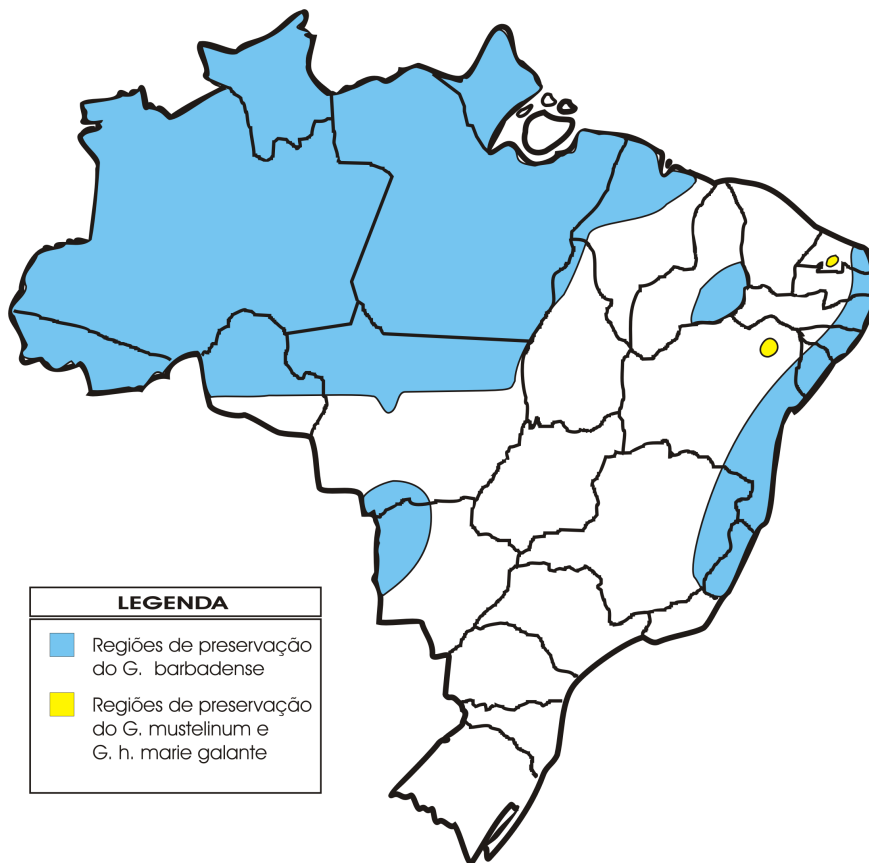


Figura 1 - Proposta de zoneamento para plantio de algodão no Brasil, visando a preservação de *G. barbadense*, *G. mustelinum* e algodoeiro mocó (*G. hirsutum* var *Marie galante*), segundo Freire 2000

a transferência do transgene para *G. tomentosum*, proibiu-se o cultivo comercial de algodoeiros transgênicos no Havaí. Parcelas experimentais e campos de avanço de gerações localizados no Havaí devem estar cercados por 12 linhas de algodão não transgênico se a parcela for menor que 40.000 m² ou por 24 linhas se for maior. As parcelas devem distar pelo menos ¼ de milha de plantas de *G. tomentosum*. Considera-se que a distância de 3 milhas (4,827 km) entre plantas de *G. tomentosum* e plantas transgênicas cercadas por 24 linhas de algodão convencional, é suficiente para impedir a fecundação cruzada. Populações selvagens de *G. hirsutum* podem ser encontradas no sudoeste da Flórida. A medida tomada para evitar o escape do transgene das variedades cultivadas para estas populações, foi proibir o cultivo ao sul da rodovia Route 60 (EPA, 2001).

A Austrália é o centro de origem de 17 espécies diplóides de *Gossypium*, todas encontradas exclusivamente

neste país (Gil, 1996). Destas, quatro ocorrem na mesma região em que o algodoeiro herbáceo é cultivado. Todas as espécies não são sexualmente compatíveis com as espécies tetraplóides cultivadas devido a diferença no número de cromossomos (Gene Technology Regulator, 2002). Duas medidas principais foram tomadas para evitar um improvável fluxo gênico: a proibição do cultivo de algodões transgênicos ao norte da latitude 22°S e a proibição do transporte e do uso na alimentação animal de algodoeiros transgênicos e suas partes nesta região (GMAC, 2001).

As medidas implementadas nos EUA e Austrália são complementares, tendo em comum a implantação de zonas de exclusão. A proibição do transporte e uso para a alimentação animal de caroços e partes vegetativa do algodoeiro geneticamente modificado devem reduzir substancialmente o fluxo gênico via sementes. A adoção de bordaduras não transgênicas nas lavouras reduz a

possibilidade de dispersão de pólen transgênico pelos insetos polinizadores. A combinação das estratégias de contenção dos dois países parece ser uma boa alternativa para países, como o Brasil, que possuem populações nativas e variedades crioulas de *Gossypium*.

A adoção de zonas de exclusão também foi proposta por Freire (2000) visando preservar as populações naturais e variedades locais de *Gossypium* presentes no Brasil. Este zoneamento seria válido para o algodão convencional e visa impedir a descaracterização genética dos materiais via fluxo gênico. As zonas em que o cultivo de algodão herbáceo seria proibido abrangem 18 estados e incluem toda a Amazônia Legal, a Mata Atlântica desde o Rio Grande do Norte até o Espírito Santo, o Pantanal Matogrossense, o sudeste do Piauí e os municípios de Caico e Acari, RN, e Macururé e Caraíba, BA, em que *G. mustelinum* e o algodoeiro mocó são encontrados (Figura 1). Esta zona de exclusão não é uma proposta definitiva, mas uma primeira aproximação, cujo objetivo principal é impedir que a variabilidade presente nas populações e variedades crioulas seja perdida. A medida em que os conhecimentos sobre o fluxo gênico do algodão cultivado para as outras raças e espécies de *Gossypium* forem aumentando, ajustes devem ser realizados para expandir a área em que o cultivo do algodoeiro seria permitido, sem que se corra o risco de perda de diversidade.

Os transgênicos atualmente disponíveis podem apresentar capacidade de sobrevivência modificada, conferindo tolerância aos herbicidas utilizados nas lavouras e maior eficiência reprodutiva às plantas em função do menor dano causado por insetos. O algodão é uma planta com baixa capacidade colonizadora, havendo apenas poucas espécies diplóides do gênero encontradas crescendo como invasoras em ambientes agrícolas. Os tetraplóides não apresentam características comumente associadas às plantas daninhas, como dormência das sementes, persistência no solo em bancos de sementes, germinação sob condições ambientais adversas, rápido crescimento vegetativo, ciclo curto, produção de grande quantidade de sementes, alta

capacidade de dispersão das sementes e a longas distâncias (Keeler, 1985; Keeler, 1989). Não há relatos sobre compatibilidade sexual entre espécies do gênero *Gossypium* com outras malváceas. Se esta ausência de relatos significar que não é possível obter descendentes entre cruzamentos inter-gêneros, o transgene presente em cultivares de algodão ficará confinado ao gênero. Neste quadro, os maiores cuidados relacionados ao fluxo gênico em ambientes agrícolas no Brasil deverão ser tomados durante a produção de sementes, visando garantir a pureza genética de cultivares transgênicos e convencionais, e na certificação de produtos não transgênicos, onde a presença de pequenas proporções de transgenes em produtos do algodoeiro, poderá ocasionar problemas na comercialização.

Medidas visando controlar a dispersão do pólen entre campos de algodoeiro têm sido adotadas em diversos países. Na Argentina, experimentos com plantas transgênicas de algodão são isolados de outros tipos de algodões por, no mínimo, 500 metros. Caso a cultivar transgênica seja susceptível à doença azul, o isolamento é aumentado para 800 metros. Um monitoramento pós-colheita por 3 anos é realizado (CONABIA, 2002). Em alguns Estados dos EUA, atenção especial tem sido dada à possível contaminação genética de algodoeiros de fibra branca, com genes que conferem coloração à fibra. A Califórnia adotou os procedimentos mais rigorosos, determinando que a distância mínima entre campos de produção de sementes de cultivares de fibra branca e colorida seja de cerca de 1,6 km, com uma bordadura de 100 linhas de algodoeiro de fibra branca entre eles. Caso a bordadura não seja implantada, a distância mínima a ser obedecida são 4,8 km (EPA, 2001). A eliminação do fluxo indesejado na Argentina e EUA têm em comum a separação física de campos de cultivares transgênicos.

No Brasil, a portaria 607 do Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento, publicada em 14/12/2001 no Diário Oficial da União, determina que um campo destinado a produção de sementes de algodão deve ficar 800 metros distante de outras espécies de *Gossypium*, 250 metros distante de

outras lavoura ou a 100 metros quando o campo de produção de sementes estiver separado de outra lavoura de algodão por uma barreira de plantas mais altas. Esta distância deve garantir a qualidade genética de sementes básicas, cuja tolerância de plantas fora do tipo é 0,1%. Não há indicativo neste documento de que os valores tenham sido definidos com base em experimentos em campos grandes o suficiente para observação direta da contaminação genética via pólen. Essa determinação deve ter sido estipulada, com base na análise de dados históricos e na extrapolação dos resultados obtidos em experimentos realizados em áreas de tamanho inferior às determinadas pela portaria. Se o nível de contaminação de sementes convencionais com o transgene for inferior a estes valores, distâncias maiores devem ser respeitadas, principalmente para o caso de plantas Bt, que devem propiciar uma ação mais efetiva dos agentes polinizadores no transporte de seu pólen por serem submetidos a menor quantidade de inseticidas.

A estratégia preconizada pela portaria se assemelha à utilizada na Califórnia, associando a separação física e o uso de barreiras, diferindo em um ponto básico: a espécie a ser utilizada como barreira. Os resultados da literatura evidenciam que barreiras com algodão são mais eficientes na redução da fecundação cruzada do que aquelas formadas com algumas culturas tradicionalmente empregadas, como o milho (Carvalho, 2001). Seguindo este princípio, barreiras de algodão devem garantir um isolamento mais eficiente minimizando a distância necessária.

Conclusões

O Brasil é o centro de origem de *G. mustelinum* e um importante centro de diversidade de *G. barbadense* e *G. hirsutum* r. *marie galante*. O fluxo gênico entre esses algodoeiros e as cultivares comerciais de *G. hirsutum* r. *latifolium*, com maior evidência às transgênicas, pode ocorrer nas condições brasileiras. Ações para evitar o fluxo gênico devem abranger tanto cultivares convencionais, quanto transgênicos. O zoneamento proposto por Freire (2000) foi a primeira proposta para resolver esse problema. O detalhamento das iniciativas para a preser-

vação das populações naturais e variedades crioulas poderá ser expandido com mais informações a respeito do fluxo gênico entre o algodoeiro cultivado e os demais algodoeiros no Brasil. Desta forma, devem ser incentivadas iniciativas de pesquisa que gerem conhecimentos sobre a compatibilidade sexual entre o algodoeiro cultivado e outras malváceas, o fluxo gênico existente entre populações nativas e o algodoeiro cultivado, as espécies de insetos visitantes florais nas regiões limítrofes do algodão silvestre e cultivado, o comportamento de forrageamento dos principais insetos polinizadores e as rotas de caroços para as regiões em que as populações naturais e as variedades locais estão presentes.

Para a preservação da variabilidade existente no Brasil as seguintes medidas preventivas podem ser tomadas:

i) A adoção de áreas de exclusão baseada na proposta de zoneamento para plantio do algodoeiro realizado por Freire (2000), ampliando as fronteiras dos locais não zoneados para o plantio de algodoeiro em mais 10 Km, com demarcação com GPS. Esta medida deve evitar que populações e variedades locais localizadas nas bordaduras recebam pólen proveniente de plantas transgênicas;

ii) A proibição do transporte de sementes e de outras partes vegetativas de algodoeiros transgênicos para o interior das zonas de exclusão.

Referências Bibliográficas

- Beasley, J.O. 1940a. The production of polyploids in *Gossypium*. *J. of Heredity* 31:39-48.
- Beasley, J.O. 1940b. The origin of American tetraploid *Gossypium* species. *American Naturalist*, 74:285-286.
- Beasley, J.O. 1942. Meiotic chromosome behavior in species, species hybrids, haploids and induced polyploids of *Gossypium*. *Genetics*, 27:25-54.
- Bird, L.S. 1982. Multi-adversity (Diseases, Insects and Stresses) resistance (MAR) in cotton. *Plant Disease* 66: 173-176.
- Bock, R. Means of preventing flow due to outcrossing. 7th International Symposium on The Biosafety of Genetically Modified Organisms, 2002. Disponível em <<http://www.worldbiosafety.net>>. Acesso em 12/11/2002
- Borém, A. 2001. Escape gênico e transgênicos. Visconde do Rio Branco: Editora Suprema. 206 p.
- Boulanger J. e PINHEIRO D., 1972. Consequências genéticas da evolução da cultura algodoeira do Nordeste do Brasil. *Pesquisas Agropecuárias no Nordeste*, v.4, n.1, p.05-52.
- Brubaker C. L.; Bourland F. M.; Wendel J. F. 1999. The origin and domestication of cotton. *In: Smith, C. W.; Cothen, J. T. Cotton: Origin, History, Technology and Production*. New York, John Wiley e Sons. p.3-32.
- Calhoun, D.S.; Bowman, D.T. 1999. Techniques for development of new cultivars. *In: SMITH, C.W.; COTHREN, J.T. Cotton: origin, history, technology and production*, p. 361-414. New York: John Wiley e Sons.
- Carvalho, L.P. 2001. Manutenção e multiplicação de cultivares e sementes genéticas de algodoeiro. *Campina Grande: Embrapa Algodão*, 29p.
- Cobley, L.S. 1956. An introduction to the botany of tropical crops. London: Longmans. 457 p.
- Conabia. Condiciones de aislamiento. Disponível em <http://www.sagpya.mecon.gov.ar/12/condiciones_aislamiento.htm>. Acesso em 14/11/2002.
- Ellstrand, N.C.; Prentice, H.C.; Hancock, J.F. 1999. Gene flow and introgression from domesticated plants into their wild relatives. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30, p.539-563.
- Endrizzi, J.E., Turcotte, E.L. and Kohel, R.J. 1984. Qualitative genetics, cytology, and cytogenetics. *In Kohel, R.J. and Lewis, C.F. (eds.) Cotton*. ASA, Inc., CSSA, Inc., Pub. Madison, p. 81-129.
- Epa. *Bacillus thuringiensis* Plant-incorporated protectants. biopesticides Registration Action Document. Washington, United States Environmental Protection. 2001 Disponível em <www.epa.gov/pesticides/biopesticides/reds/brad_bt_pip2.htm>. Acesso em 10/11/2002.
- Free, J.B. 1993. *Insect pollination of crops*. London, Academic Press. 684p.
- Freire, E. C.; Moreira, J. A. N.; Santos, J. W.; Andrade, F. P. 1998. Relações taxonômicas entre os algodoeiros mocó e *Gossypium mustelinum* do Nordeste brasileiro. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v.33, n.10, p.1555-1561.
- Freire, E. 2002. Fluxo gênico entre algodoeiros convencionais e transgênicos. *Revista Oleaginosas e Fibras*, v.6, n.1, p.471-482.
- Freire, E. 2002. Viabilidade de cruzamentos entre algodoeiros transgênicos e comerciais e silvestres do Brasil. *Revista Oleaginosas e Fibras*, v.6, n.1, p.465-470.
- Freire, E.C. 2000. Distribuição, coleta uso e preservação das espécies silvestres de algodão no Brasil. *Campina Grande: Embrapa*. 22p.
- Freire, E.C., Andrade, F.P. e Medeiros. L.C. 1986. Progressos obtidos com a utilização da seleção recorrente fenotípica no melhoramento do algodoeiro mocó. *In: Reunião Nacional do Algodão IV*. Belém. Resumos... *Campina Grande, EMBRAPA - CNPA*. p.38.
- Freire, E.C., Moreira, J.A.N., Miranda, A.R., Percival, A.E. e Stewart, J.M. 1990. Identificação de novos sítios de ocorrência de *Gossypium mustelinum* no Brasil. *Pesquisa em Andamento*, 10, 7p.
- Fryxell, P. A. 1965. Stages in the evolution of *Gossypium*. *Advanced Frontiers Plant Science* 10:31-56.
- Fryxell, P. A. 1979. The natural history of the cotton tribe (Malvaceae, Tribe Gossypieae). *Texas AeM University Press, College Station*. 245p.
- Fryxell, P. A. 1992. A revised taxonomic interpretation of *Gossypium* L. (Malvaceae). *Rheedea*, 2:108-165.
- Fryxell, P.A. 1968. A redefinition of the tribe Gossypieae. *Bot. Gaz.* 129: 296-308.
- Gerstel, D.U. 1953. Chromosomal translocations in interspecific hybrids of the genus *Gossypium*. *Evolution* 7: 234-244.
- Gil, A. P. Distribucion, colecta y uso de las especies silvestres de algodón en México. *Ciência México*, p. 359

- 369, 1996.
- GMAC. GMAC 2001. Advice to Proceed in Respect of a Dealing Involving an Intentional Release of a GMO into the Environment: Licence N°. GR-9. GMAC, 16p.
- Harland, S.C. 1939. The Genetics of cotton. London: Jonathan Cape. 193 p.
- Hutchinson, J.B., Sillow, R.A. and Stephens, S.G.. 1947. The evolution of *Gossypium* and the differentiation of the cultivated cottons. Oxford Univ. Press. 160p.
- James, C. 2002. Global review of commercialized transgenic crops: 2001 Feature- Bt Cotton. ISAAA Briefs # 26. 184p.
- James, C. 2001. Global review of commercialized transgenic crops: 2001. ISAAA Briefs No. 24: Preview. Disponível em <http://www.isaaa.org/publications/briefs/Brief_24.htm>. Acesso em 20/11/2002.
- Jiang, C.X.; Chee, P.W.; Draye, X.; Morrell, P.L.; Smith, C. W.; Paterson, Andrew H. 2000. Multilocus interactions restrict gene introgression in interspecific populations of polyploid *Gossypium* (cotton). *Evolution*, 54(3), pp. 798–814
- KeeleR, K. H. 1985, “Implications of weed genetics and ecology for the deliberate release of genetically engineered crop plants”, *Recombinant DNA Technical Bulletin*, vol. 8, pp. 165-172.
- Keeler, K. H. 1989, “Can genetically engineered crops become weeds”, *Biotechnology*, vol. 7, pp. 1134-1139.
- Kwon, Y.W.; Kim, D.S.; Yim, K.O. 2001. Herbicide-resistant genetically-modified crops: assessment and management of gene flow. *Weed biology and management*, v. 1, n.2, p.96-107.
- Llewellyn, D.; Fitt, G. 1996. Pollen dispersal from two field trials of transgenic cotton in the Namoi Valley, Australia. *Molecular Breeding*, v. 2, n.2, p.157-166.
- MALONE, L. Literature Review on Genetically Modified Plants and Bee Products. Disponível em <<http://www.maf.govt.nz/mafnet/rural-nz/research-and-development/biotechnology/index.htm>>. Acesso em 25/11/2002.
- Mcgregor, S. E. 1976. Insect pollination of cultivated crop plants. *Agriculture Handbook No. 496*. U.S. Government Printing Office. Washington, DC.
- Oosterhuis, D. M.; Jernstedt, J. 1999. Morphology and anatomy of the cotton plant. *In*: SMITH, C.W.; Cuthren, J. T., eds. *Cotton: origin, history, technology, and production*, p. 175-206. John Wiley and Sons, Inc.
- Penna, J.C.V. e J. Fallieri. 1990. Coleção de germoplasma de espécies do gênero *Gossypium* L. da EPAMIG. Informe Agropecuário. EPAMIG, Belo Horizonte, 166: 13-16.
- Penna, J.C.V., Miranda, A.R. e Santos. E.O. 1991. Controle artificial de polinização em algodoeiro. *Pes. Agrop. Bras.*, 26: 347-352.
- Percy, R.G.; Wendel, J.F. 1990. Allozyme evidence for the origin and diversification of *Gossypium barbadense* L. *Theoretical and Applied Genetics*, v.79, p.529-542.
- Phillips, L.L. 1963. The cytogenetics of *Gossypium* and the origin of New World cottons. *Evolution*, 17:460-469.
- Queiroga, V.P.; Menezes Neto, J.; Matos, V.P. 1993. Determinação da taxa de dispersão do pólen, em algodoeiro arbóreo, com o uso do azul de metileno. *Revista Ceres*, v.40, n.230, p.413-417.
- Saunders, J.H. 1961. The wild species of *Gossypium* and their evolutionary history. London: Oxford University Press.
- Silva, F.P.; Santos, J.M.R.; Moreira, J. de A.N. O1973. Observações sobre os possíveis agentes de polinização natural do algodão mocó (*Gossypium hirsutum* marie Galante Hutch.) no Estado do Ceará, Brasil. Fortaleza: UFCE. 39p. (Relatório Técnico,4)
- Skovsted, A. 1934. Cytological studies in cotton. II. Two interspecific hybrids between Asiatic and New World cottons. *Journal of Genetics*, 28: 407-424.
- Slatkin, M. 1987. Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, v.236, p.787-792, 1987.
- Stebbins, G. L. 1947. Evidence on rates of evolution from the distribution of existing and fossil plant species. *Ecol. Monogr.*, 17:149-158.
- Stebbins, G. L. 1959. The role of hybridization in evolution. *Proc. Amer. Philos. Soc.*, 103:231-251.
- Stephens, S.G. 1945. A genetic survey of leaf shape in New World cottons - a problem in critical identification of alleles. *Journal of Genetics*, 46: 313-330.
- Stephens, S.G. 1966. The potentiality for long range oceanic dispersal of cotton seeds. *The American Naturalist*, 100(912): 199-210.
- Umbeck, P.F.; Barton, K.A.; Nordheim, E.V.; Mccarty, J.C.; Parrott, W.L.; Jenkins, J.N. 1991. Degree of pollen dispersal by insects from a field test of genetically engineered cotton. *Journal of Economic Entomology*, v.84, n.6, p.1943-1950.
- Wendel, J. F. 1989. New World tetraploid cottons contain Old World cytoplasm. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 86, 4132-4136.
- Wendel, J. F.; Rowley, R.; Stewart, J. McD. 1994. Genetic diversity in and phylogenetic relationships of the Brazilian endemic cotton, *Gossypium mustelinum* (Malvaceae). *Plant Systematics and Evolution*, v.192, p.49-59.
- Wendel, J.F. and Albert, V.A. 1992. Phylogenetics of the cotton genus (*Gossypium*): Character-state weighted parsimony analysis of chloroplast-DNA restriction site data and its systematic and biogeographic implications. *Systematic Botany*, 17:115-143.
- Wille, A. 1983. Biology of the stingless bees. *Ann. Rev. Entomol.*, v. 28, p. 41-64.
- Wozniack, C.A. 2002. Gene flow assessment for plant-incorporated protectants by the Biopesticide and Pollution Prevention Division, U.S. EPA. Proceedings of the Gene Flow Workshop – The Ohio State University, p.153-168.
- Wright S. 1969. Evolution and the genetics of populations. Vol. 2. The theory of gene frequencies, Chicago: University Chicago Press.
- Xanthopoulos F. P.; and Kechagia U. E. 2000. Natural crossing in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) *Australian Journal of Agriculture Research*, v.51, p.979-983.