



Processos Evolutivos e

a Origem das Plantas

Cultivadas I

(Hibridação - Migração)

a) **Aumento da diversidade:** mutação, hibridação (recombinação, introgressão) e migração.

b) **Redução da diversidade:** seleção (pelo homem), favorecendo caracteres mais adaptados ao cultivo; deriva genética.

c) **Manutenção da diversidade:** agricultores tradicionais cultivando diversos "tipos" da mesma cultura (etno-variedades) na mesma área ou em diferentes lotes; variação geográfica.

## Hibridação

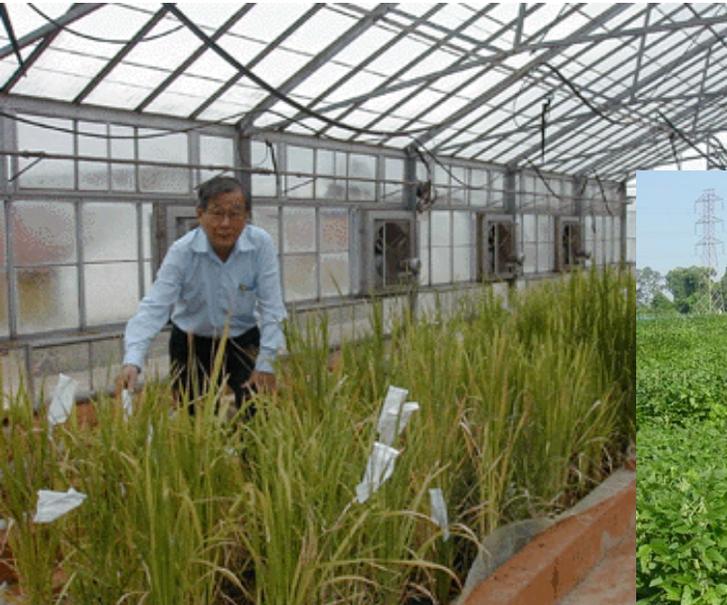
- ❖ Hibridação entre e dentro de populações de uma cultura;
- ❖ Hibridação entre a cultura e seu progenitor selvagem;
- ❖ Hibridação entre a cultura e outras culturas relacionadas mais distantes, selvagens ou cultivadas

=> Em cada caso, o significado da hibridação em aumentar a variação genética depende do sistema reprodutivo da cultura

## Espécies autógamas:

- => Podem possuir pequena taxa de cruzamentos naturais
- => São predominantemente homozigóticas, e a diversidade genética é mantida e manifestada por meio da mistura de linhas puras
- => Diversidade gerada por mutações ou cruzamentos raros

# Exemplos de espécies autógamas:



arroz



soja



trigo

amendoim



feijão



beringela



## Espécies alógamas:

- => Podem ser predominantemente alógamas (alguma taxa de auto-fertilização) ou obrigatoriamente alógamas (auto-incompatíveis; plantas dióicas)
- => São altamente heterozigóticas; a cada geração combinações genéticas são desfeitas por crossing-over e distribuição ao acaso dos cromossomos na meiose (recombinação)

# Exemplos de espécies alógamas



mamão



aspargo



melancia



milho



girassol



abóbora



## A) Hibridação dentro da cultura

- => *Alogamia obrigatória* -> altos níveis de heterozigosidade
  - => A cada geração ligações gênicas são quebradas e novas combinações gênicas são criadas
  - => Sob cultivo, algumas combinações podem ser mantidas por seleção humana => seleção do tipo desejado para o próximo plantio
  - => *Plantas autógamias* -> Cruzamentos naturais exercem pequeno papel, mas não em grandes plantios comerciais.
- Ex: 1% cruzamento => 1 hectare, 2-3 milhões de plantas, 20.000 a 30.000 de híbridos naturais



=> O grande papel da hibridação na evolução de plantas cultivadas teve início com os primeiros cruzamentos artificiais

Ex: Tamareira => planta dióica polinizada pelo vento. Sob polinização artificial, o pólen produzido por uma planta masculina poliniza até 100 plantas femininas, mas em condições naturais apenas 10 plantas são polinizadas



=> Há registros de **polinização artificial** na **tamareira** na Mesopotâmia, já há **2300 AC** (Oudejans, 1969)

## B) Hibridação entre a planta cultivada e seus progenitores selvagens

=> Cruzamentos espontâneos na natureza => denominado de *Hibridação Introgressiva* ou *Introgressão* (Anderson, 1949)

=> As conseqüências dependem da direção do cruzamento:

B1) O progenitor selvagem como parental feminino (produz as sementes)

B2) A planta domesticada como parental feminino

## B1) O progenitor selvagem como parental feminino (produz as sementes)

- É aparentemente a direção mais comum. Ocorre em locais onde o progenitor selvagem cresce em área adjacente ao campo de cultivo. A densidade da cultura e, conseqüentemente, a produção de pólen é muito maior.



- Porém, sementes híbridas irão nascer no habitat selvagem e terão reduzida adaptabilidade e serão eliminados se tiverem caracteres da planta cultivada → rápida germinação, ausência de mecanismos de dispersão, etc...
  - Mas outras características, como cor da flor, podem ser estabelecidas na população selvagem...



Fluxo gênico a partir da planta cultivada para a selvagem pode ser detectada quando ocorrem características que estão ausentes nas populações de plantas selvagens

Ex: Cevada cultivada (seis fileiras)  
Cevada selvagem (duas fileiras)

Foram observados tipos com 6 fileiras de sementes que se desarticulavam entre as populações selvagens, mesmo em áreas onde já não se plantava a cevada cultivada há 25 anos.

-> Restritas a beiras de estrada





Fluxo gênico da cultura para as plantas selvagens  
pode ser observado quando esta imita a cultura.

Ex: arroz vermelho

Ex: Populações selvagens que imitam a cultura.

→ Arroz selvagem => séria praga para o arroz cultivado.

→ Na Índia, foi introduzida uma cultivar de arroz de folhas roxas, para o fazendeiro diferenciar a cultura da planta daninha.

→ Porém, em 20 anos, o gene da folha roxa havia sido introduzido no arroz selvagem.

**PI**

Purple leaf



Mutant image kindly provided by  
Dr. T. Kinoshita, Hokkaido University, Japan

**PI**

Purple leaf



Mutant image kindly provided by  
Dr. T. Kinoshita, Hokkaido University, Japan

# Indicativas do fluxo gênico da planta cultivada para seus progenitores selvagens

---

Cultura

Característica transferida

---

Alfafa

Cor da flor

Cevada

Espiguetas laterais férteis

Milho

Crescimento luxuriante

Folhas largas

Arroz

Folha roxa

Girassol

Disco da inflorescência amarelo

---

## ORIGINAL ARTICLE

# Hybrids between cultivated and wild carrots in natural populations in Denmark

LS Magnussen<sup>1</sup> and TP Hauser<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Plant Research Department, Risø National Laboratory, Roskilde, Denmark and <sup>2</sup>Faculty of Life Sciences, Department of Ecology, University of Copenhagen, Frederiksberg, Denmark





# INTRODUÇÃO



X



- Em campos de sementes dinamarqueses encontram-se plantas daninhas oriundas de híbridos;
- Transferência de genes da selvagem para a cultivada através de polinização por insetos;
- Não se sabe se os híbridos podem sobreviver e reproduzir no habitat natural das selvagens. Cruzamento indesejável (bolters!!).



# OBJETIVOS

Verificar se há híbridos formados entre cenouras cultivadas e selvagens, em populações naturais de cenoura próximas aos campos de cenoura cultivada na Dinamarca.

Se os híbridos encontrados são puros ou oriundos de “bolters” (cultivar x selvagem), que são encontrados em campos de plantios comerciais.

E se plantas selvagens próximas aos campos de produção de sementes são geneticamente mais similares às cultivadas do que as distantes.



# MATERIAL E MÉTODOS

**Table 1** Samples of cultivars, bolters and wild carrots close to and far from fields used in the study

<i>Carrot type</i>	<i>Variety/ population</i>	<i>Characteristics</i>	<i>Distance from carrot fields (km)</i>	<i>Sample size</i>
<i>Cultivars</i>				
	Fancy	Open-pollinated older cultivar	—	13
	Bolero	F <sub>1</sub> modern cultivar	—	15
	Carlo	F <sub>1</sub> , recent	—	15
	Maestro	F <sub>1</sub> , recent	—	15
<i>Bolters</i>				
	Bolt1	Bolters pooled from three relatively clean Bolero fields ca. 2km apart	Within	17
	Bolt2	From field with very many bolters	Within	30
	Bolt3	From field with very many bolters close to Pop1	Within	24
<i>Wild close to fields</i>				
	Pop1	Road side neighbouring Bolt3	0.05	24
	Pop2	Abandoned field close to one of the three populations pooled into Bolt1	0.35	24
	Pop3	Roadside	0.50	24
<i>Wild far from fields</i>				
	Bjerge	Roadside	14	20
	Præstø	Roadside	80	20
	Stigsnæs	Along the coast	63	20
	Svinø	At a small harbor	71	20



## Análise de AFLP e Distância genética entre populações



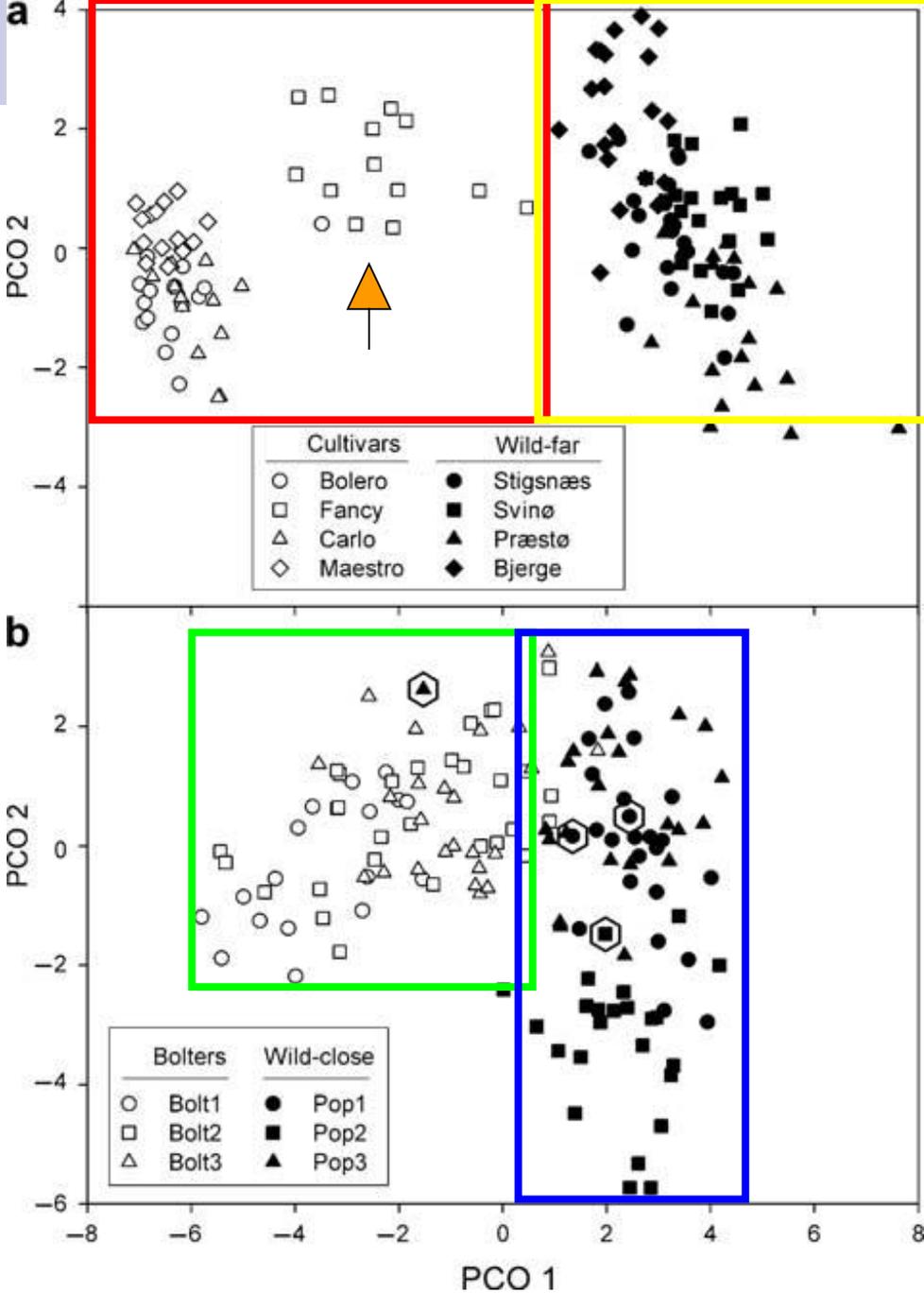
## Detecção de Híbridos

- Duas abordagens;
  - baseada na frequência de bandas em híbridos hipotéticos.

software AFLPOP

- baseada no desequilíbrio de ligação.

software NewHybrids



- Selvagens e cultivadas são bem separadas;
- Fancy é mais similar à plantas selvagens e bolters;
- Bolters são intermediários entre plantas cultivadas e selvagens;
- “Selvagens próximos” são mais similares aos cultivares;

# Diferenciação genética



- Plantas selvagens próximas são mais semelhantes aos cultivares comparadas as selvagens distantes;

Table 4 Test of genetic differentiation between cultivars and wild populations close to and far from fields, using AMOVA

	<i>Cultivars</i>	<i>Wild-close</i>	<i>Wild-far</i>
<i>Cultivars</i>		0.356	0.445
<i>Wild-close</i>	0.001		0.053
<i>Wild-far</i>	0.001	0.001	

Abbreviation: AMOVA, analysis of molecular variance.  
Genetic distances are shown above the diagonal, and their probabilities below.

# Conclusões



- Pode-se encontrar híbridos em populações próximas aos cultivares;
- Há um fluxo de pólen e sementes dos cultivares à população selvagem;
- Híbridos podem sobreviver em condições naturais;
- Os híbridos podem ser a segunda geração ou cruzamentos mais complexos;
  - Caso afirmativo, os pais sobreviveram e se reproduziram no habitat selvagem;



## Conclusão

- Apesar de gerações de melhoramento e adaptação dos cultivares, indivíduos híbridos podem algumas vezes sobreviver em populações perto dos campos de cultivo, havendo a transferência de genes “cultivados” para as populações selvagens.

## Recent long-distance transgene flow into wild populations conforms to historical patterns of gene flow in cotton (*Gossypium hirsutum*) at its centre of origin

A. WEGIER,\*† A. PIÑEYRO-NELSON,\*‡ J. ALARCÓN,§ A. GÁLVEZ-MARISCAL,  
¶ E. R. ÁLVAREZ-BUYLLA\*‡ and D. PIÑERO\*

\**Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-725, CP 04510, México DF, México,*

†*Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Progreso 5, Coyoacán, 04010, México DF, México,*

‡*Centro de Ciencias de la Complejidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-725, CP 04510, México DF, México,*

§*Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Liga Periférico-Insurgentes Sur 4903, Parques del Pedregal, Tlalpan 14010, México DF, México,* ¶*Departamento de Alimentos y Biotecnología, Facultad de Química, Universidad Nacional Autónoma de México, CP 04510, México DF, México*

# Introdução



Algodão – gênero *Gossypium*

De mais de 50 espécies, somente 4 cultivadas.

*Gossypium herbaceum* e *G. arboreum* ->  
*diplóides da Ásia e África*

*Gossypium hirsutum* e *G. barbadense* ->  
*tetraplóides na América*



*G. herbaceum*



*G. arboreum*



*G. hirsutum*



*G. barbadense*

# Introdução

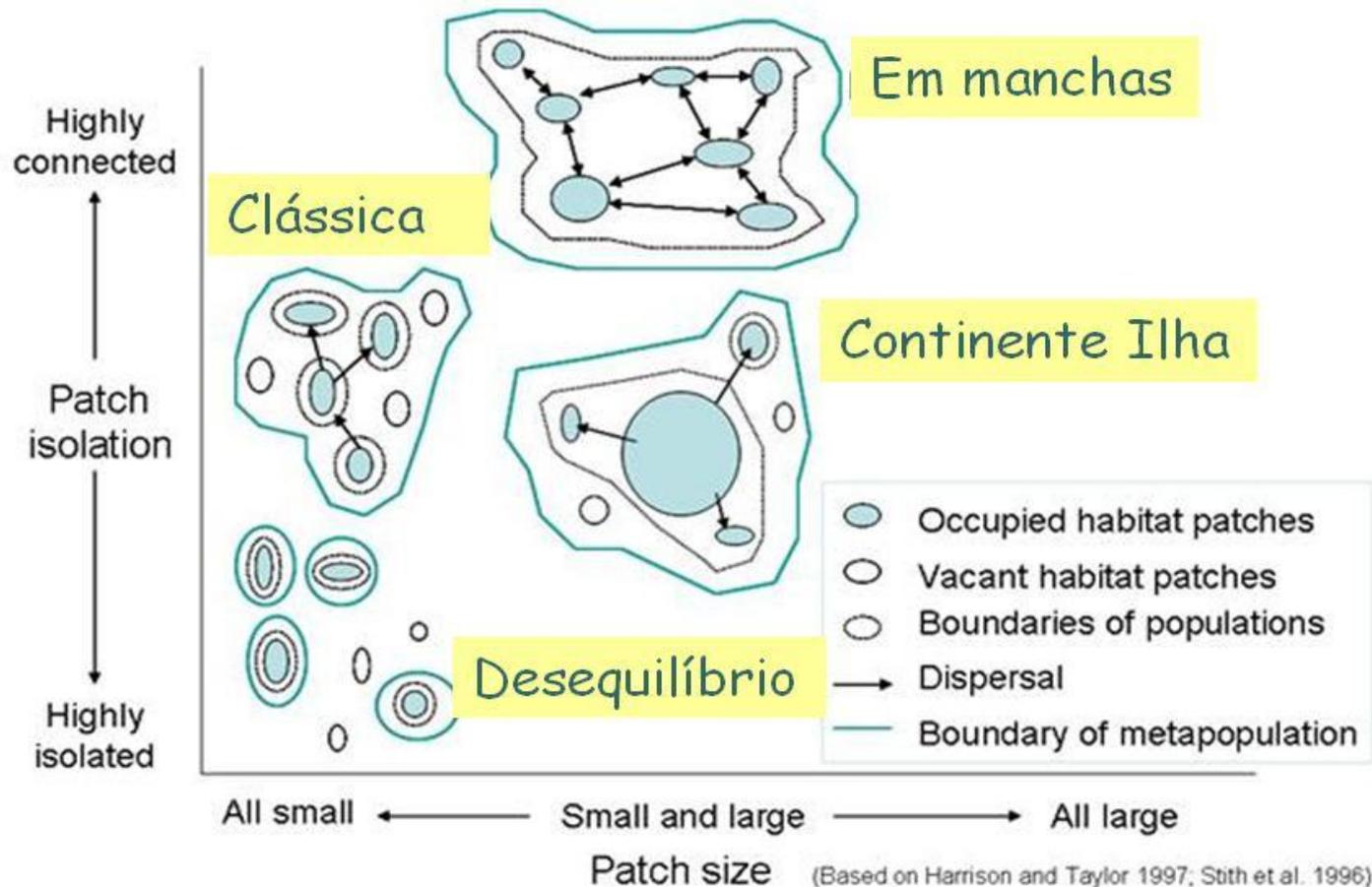
México -> complexo de populações selvagens e cultivadas

As pops. selvagens formam metapopulações.

O que são metapopulações???

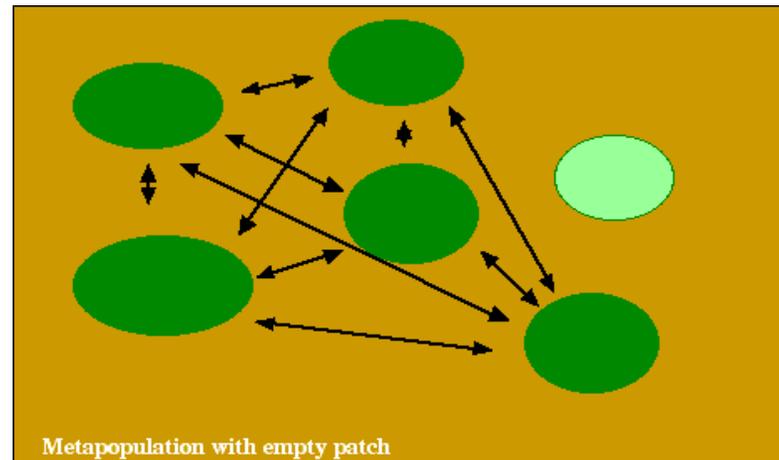
Metapopulações => conjunto de populações (ou colônias), conectadas por processos de dispersão ocasionais, e onde ocorrem extinções locais e colonizações (Gilpin & Hanski, 1991).

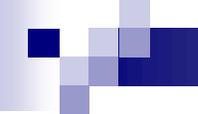
## Metapopulation structure



## Critérios para metapopulações de plantas:

- i) Que habitats adequados às metapopulações estejam separados em 'patches' (manchas)
- ii) Que todas as 'manchas' possam ser extintas mas não ao mesmo tempo
- iii) Que a recolonização de cada mancha após a extinção local seja possível.





Algodão → Espécies autógamas, com raros eventos de cruzamentos

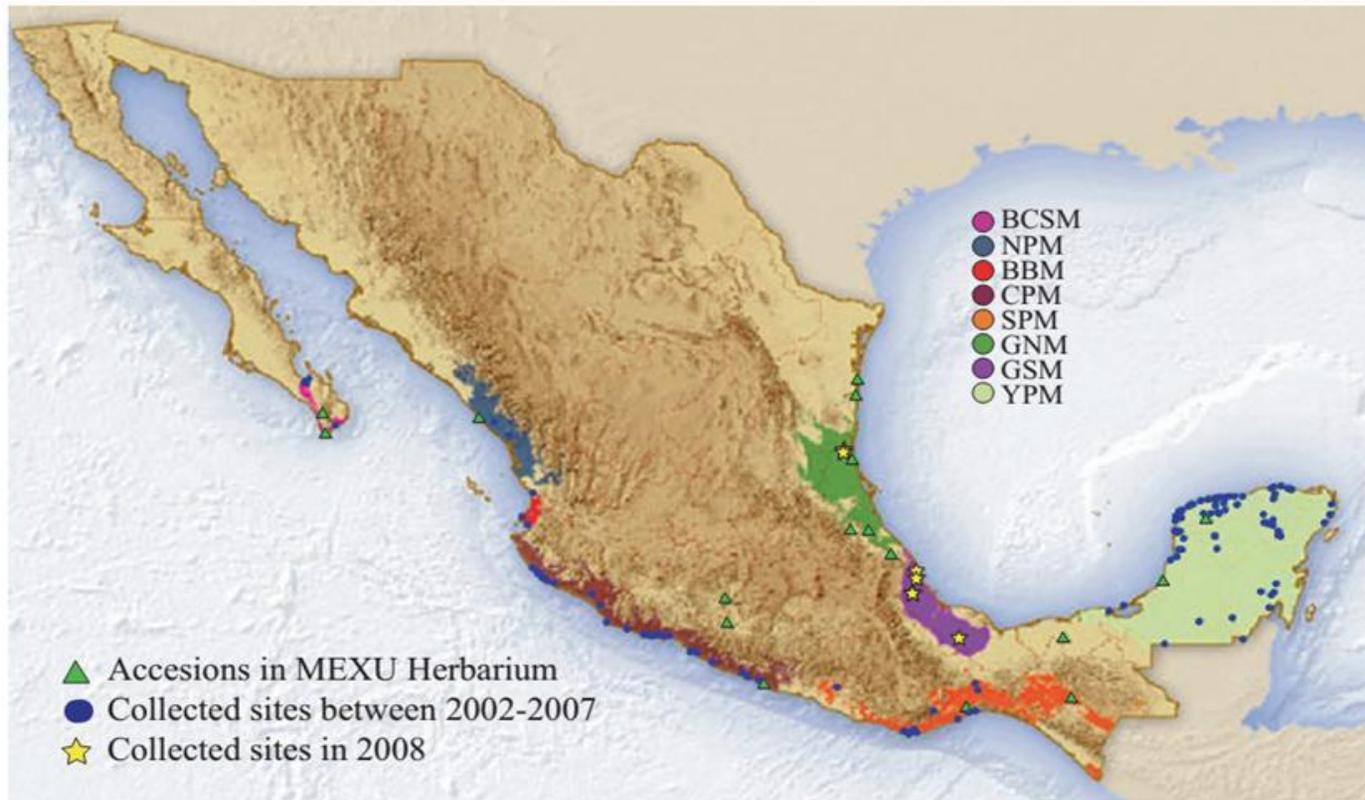
Fluxo gênico → ocorre via dispersão de sementes pela água (elevada tolerância ao sal), e provavelmente por vento e por pássaros

→ Capacidade para migração a longa distância

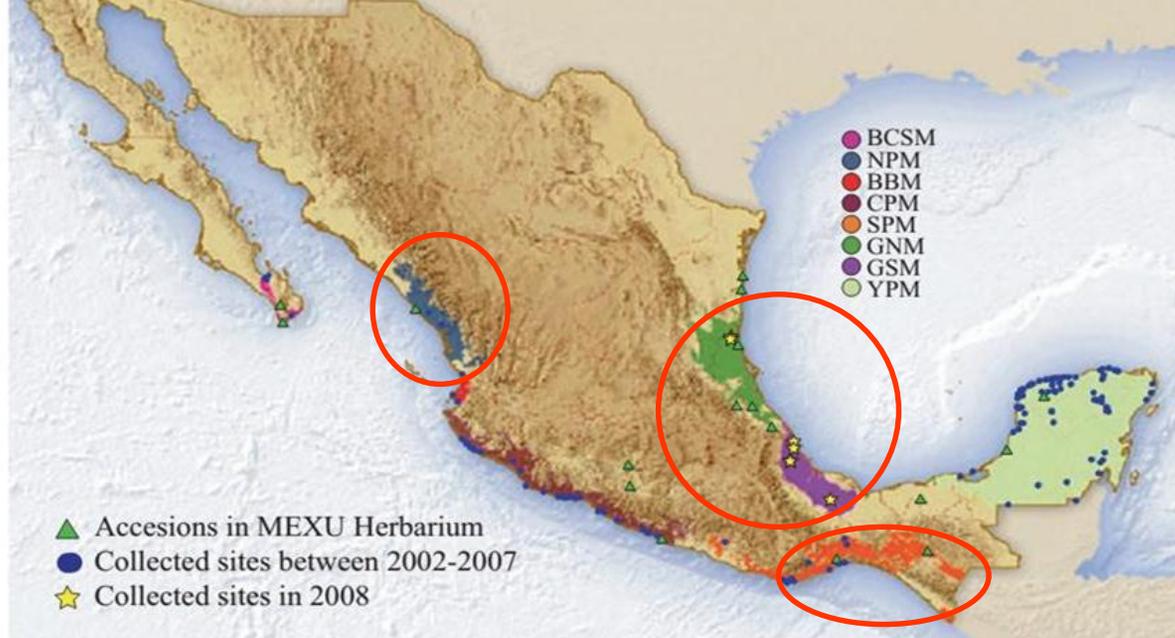
Plantio de transgênicos (GM) no México → desde 1996

# Objetivos

- ✓ Avaliar a estrutura geográfica de populações de *G. hirsutum* no México e gerar um mapa potencial de distribuição baseado em dados climáticos
- ✓ Estudar o fluxo gênico histórico, baseado em microssatélite de cloroplasto, e em rede de haplótipos
- ✓ Uso de transgênicos como marcadores para avaliar o fluxo gênico recente e ver se seus padrões e dinâmica estão de acordo com as inferências históricas

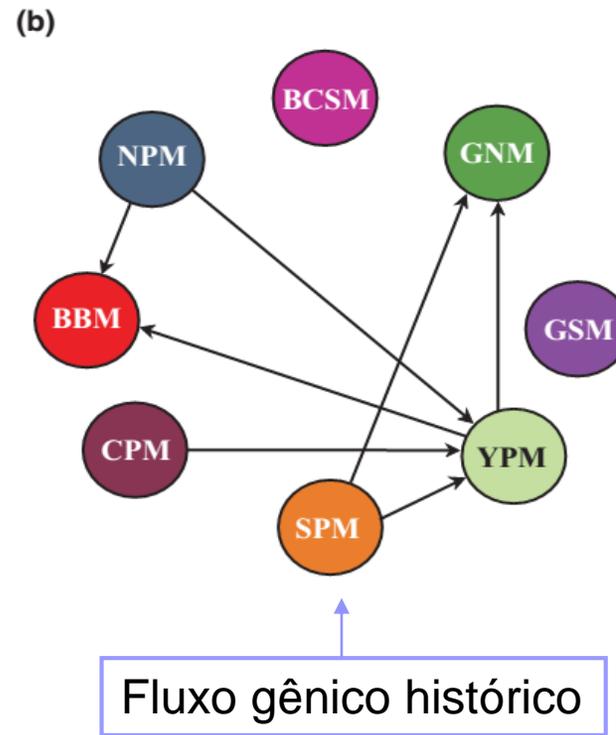
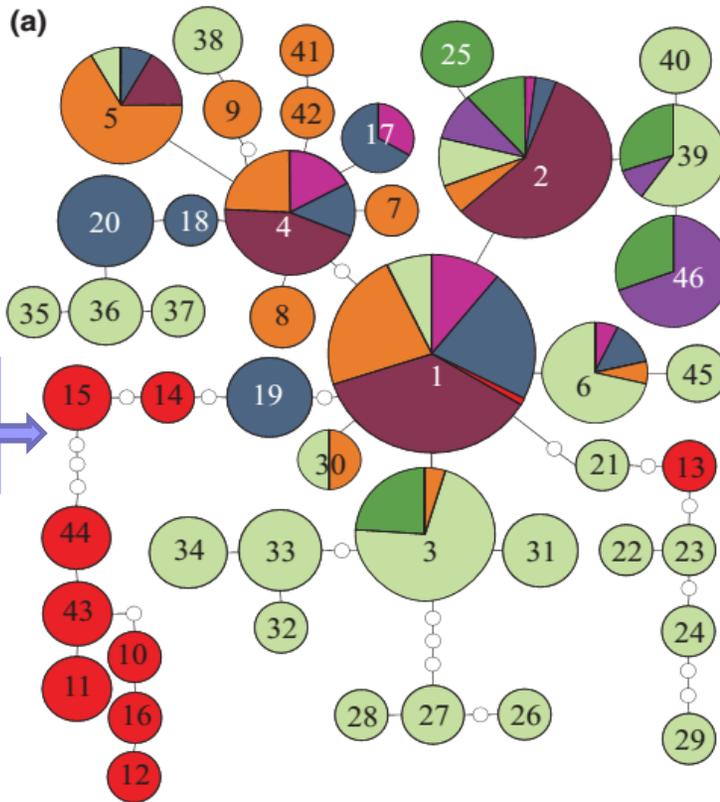


**Fig. 1** Map showing collection sites, potential distribution area and metapopulations of *G. hirsutum* in Mexico. Symbols: green triangles: cotton collections identified by Fryxell at the MEXU herbarium; blue circles: 2002–2007 cotton collections; yellow stars: 2008 collections discovered with the use of the potential distribution map. Metapopulations are coded as follows: Baja California Sur (BCSM): fuchsia; North Pacific (NPM): grey; Banderas Bay (BBM): red; Central Pacific (CPM): burgundy; South Pacific (SPM): orange; Gulf North (GNM): dark green; Gulf South (GSM): purple; and Yucatán Peninsula (YPM): lime.



**Table 1** Presence of recombinant proteins in *G. hirsutum* metapopulations

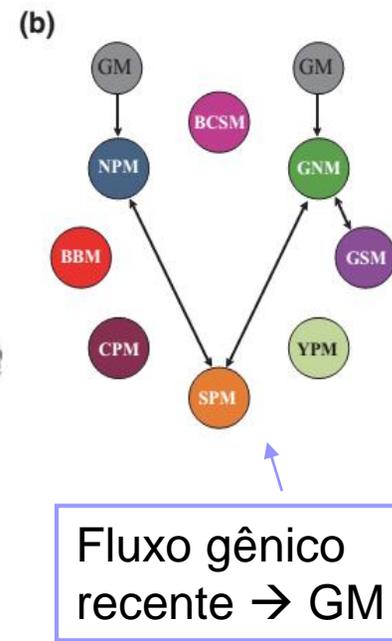
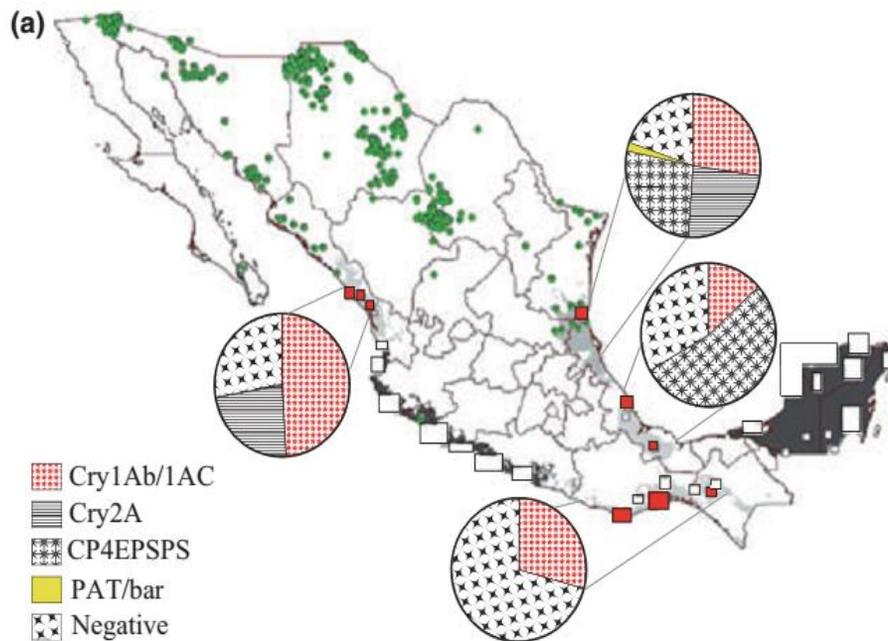
Metapopulation	Populations	N	Positive seeds	Positive 1 protein	Positive 1 + proteins
BCS (S of BCS)	2	17	0	0	0
North Pacific (Center and S of Sinaloa and N of Nayarit)	3	37	25	19	6
Banderas Bay (SW Nayarit and NW of Jalisco)	2	15	0	0	0
Center Pacific (Coastal line of C and S of Jalisco, Colima, Michoacán and NW and C of Guerrero)	6	24	0	0	0
South Pacific (SE of Guerrero, Coastal line of Oaxaca, CW, C and South tip of Chiapas)	8	44	13	13	0
Yucatán Peninsula (Quintana Roo, Yucatán, Campeche and NE and E of Tabasco)	11	88	0	0	0
Gulf South (C and SE of Veracruz)	3	21	14	12	2
Gulf North (N of Veracruz, E of San Luis Potosí and S of Tamaulipas)	1	24	14	0	14
Total	36	270	66	44	22



**Fig. 2** Haplotype network and historical gene flow in wild *G. hirsutum* metapopulations. (a) Haplotype network. Haplotypes documented in this work are depicted in circles; sizes of nodes show the frequency of a particular haplotype while colours represent the presence of a particular haplotype within each metapopulation. (b) Historical gene flow patterns among metapopulations, as inferred from the haplotype network (metapopulation colour-codes and labels are as in Fig. 1).

Encontrados 46 haplótipos, dos quais 78% foram exclusivos a uma metapopulação em particular.

Maior diversidade em BBM (0,94) e YPM (0,93)



**Table 1** Presence of recombinant proteins in *G. hirsutum* metapopulations

Metapopulation	Populations	N	Positive seeds	Positive 1 protein	Positive 1 + proteins
BCS (S of BCS)	2	17	0	0	0
North Pacific (Center and S of Sinaloa and N of Nayarit)	3	37	25	19	6
Banderas Bay (SW Nayarit and NW of Jalisco)	2	15	0	0	0
Center Pacific (Coastal line of C and S of Jalisco, Colima, Michoacán and NW and C of Guerrero)	6	24	0	0	0
South Pacific (SE of Guerrero, Coastal line of Oaxaca, CW, C and South tip of Chiapas)	8	44	13	13	0
Yucatán Peninsula (Quintana Roo, Yucatán, Campeche and NE and E of Tabasco)	11	88	0	0	0
Gulf South (C and SE of Veracruz)	3	21	14	12	2
Gulf North (N of Veracruz, E of San Luis Potosí and S of Tamaulipas)	1	24	14	0	14
Total	36	270	66	44	22

## Discussão

- O estudo mostrou o fluxo gênico entre populações silvestres de *G. hirsutum*, tanto histórica como recente.
- Mostrou a existência de 8 metapopulações de algodão silvestre no México.
- Observou-se a extinção e recolonização local em 68 dos 171 pontos de coleta amostrados → processo dinâmico → 55% das populações estão em áreas com distúrbio.
- O estudo mostrou fluxo gênico histórico com a migração de sementes, consistente com a migração das sementes pelo mar, por correntes marítimas.
- Fluxo gênico recente por meio dos transgênicos → foi observado altas taxas de migração ( $m = 66/270 = 0.24$ )

## B2) A planta cultivada como parental feminino

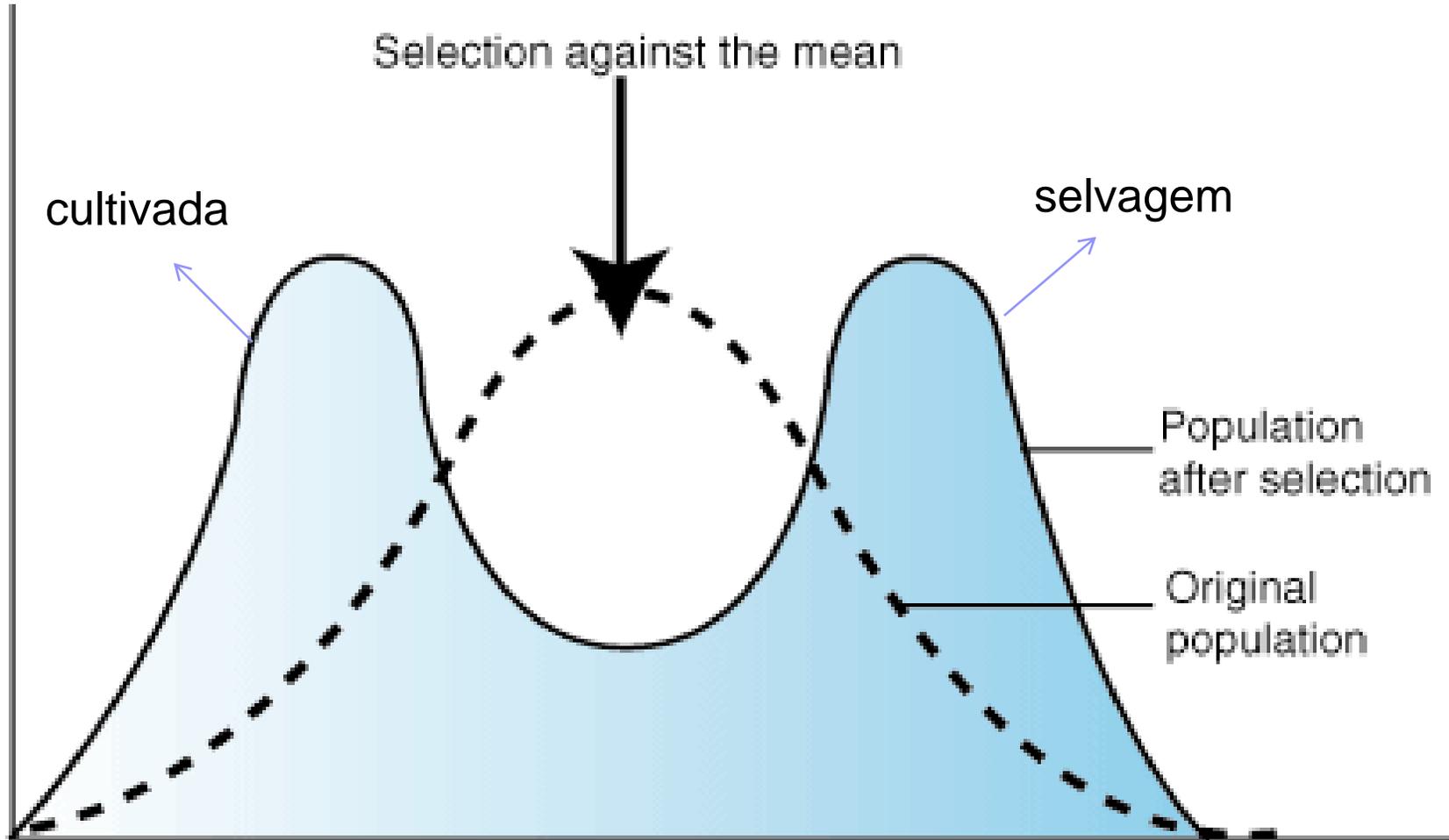
 É menos significativo que na outra direção

 Ex: campos de arroz na Flórida, onde ocorre arroz vermelho selvagem => detecção de 1 a 52% de sementes híbridas, dependendo da variedade cultivada

 A seleção no campo pelo homem e a seleção natural fora do campo cultivado são dois elementos da seleção disruptiva que separam as duas populações (selv x dom)



# Seleção disruptiva





Ex: Amarantho cultivado = sementes  
claras;  
Amarantho selvagem = sementes  
pretas, gene dominante (eliminadas  
pelo agricultor no plantio)



**Bob's Red Mill**  
Natural Foods, Inc.  
MILWAUKEE, OREGON 97222

"The Ancient Aztec Food"

# AMARANTH GRAIN

Discovered from South America, AMARANTH is a grain of superior protein quality than almost all other grains. It contains all the essential amino acids, lysine, lacking in many common grains. Cook 3 parts water to 1 part grain for 20-30 minutes. When combining with other grains use 1 part AMARANTH to 3 parts grain. Cook according to instructions.



 Plantas invasoras podem ter surgido desta maneira => pela adaptação ao ambiente do campo de cultivo



*New Phytologist* (2019) **221**: 1279–1288  
doi: 10.1111/nph.15457

## *Research review*

# The extent of adaptive wild introgression in crops

---

Garrett M. Janzen , Li Wang  and Matthew B. Hufford 

Department of Ecology, Evolution, and Organismal Biology, Iowa State University, Ames, IA 50011, USA

## Summary

The study of crop evolution has focused primarily on the process of initial domestication. Post-domestication adaptation during the expansion of crops from their centers of origin has received considerably less attention. Recent research has revealed that, in at least some instances, crops have received introgression from their wild relatives that has facilitated adaptation to novel conditions encountered during expansion. Such adaptive introgression could have an important

## Research review

## The extent of adaptive wild introgression in crops

Garrett M. Janzen , Li Wang  and Matthew B. Hufford 

Department of Ecology, Evolution, and Organismal Biology, Iowa State University, Ames, IA 50011, USA

**Table 2** Extent of evidence of adaptive introgression for major crops, including whether hybrids are observed, introgression is detected, and introgression has been shown to be adaptive.

Domesticated crop	Compatible wild relatives	Hybrids	Evidence of introgression	Evidence of adaptation	Sources
Apple ( <i>Malus domestica</i> )	<i>M. sylvestris</i> , <i>M. orientalis</i> , <i>M. baccata</i> , <i>M. sieversii</i>	X	X		Ma <i>et al.</i> (2017)
Asian rice ( <i>Oryza sativa</i> )	<i>O. rufipogon</i>	X	X	X	Huang <i>et al.</i> (2012)
Barley ( <i>Hordeum vulgare</i> )	<i>H. v. ssp. spontaneum</i>	X	X	X	Poets <i>et al.</i> (2015)
Cassava ( <i>Manihot esculenta</i> )	<i>M. glaziovii</i>	X	X	X	Bredeson <i>et al.</i> (2016)
Common bean ( <i>Phaseolus vulgaris</i> )	<i>P. v. var. aborigineus</i> , <i>P. v. var. mexicanus</i>	X	X		Rendón-Anaya <i>et al.</i> (2017)
Grapes ( <i>Vitis vinifera</i> ssp. <i>vinifera</i> )	<i>V. v. ssp. sylvestris</i>	X	X		Myles <i>et al.</i> (2011)
Maize ( <i>Zea mays</i> ssp. <i>mays</i> )	<i>Z. m. ssp. mexicana</i> , <i>Z. m. ssp. parviglumis</i>	X	X	X	Hufford <i>et al.</i> (2013)
Olive ( <i>Olea europaea</i> ssp. <i>europaea</i> var. <i>sativa</i> )	<i>O. e. ssp. europaea</i> var. <i>sylvestris</i>	X	X		Diez <i>et al.</i> (2015)
Potato ( <i>Solanum tuberosum</i> )	Many	X	X	X	Hardigan <i>et al.</i> (2017)
Soybeans ( <i>Glycine max</i> )	<i>G. soja</i>	X	X		Han <i>et al.</i> (2016)
Sorghum ( <i>Sorghum bicolor</i> ssp. <i>bicolor</i> )	<i>S. b. ssp. arundinaceum</i> , <i>S. b. ssp. drummondii</i>	X	X		Aldrich <i>et al.</i> (1992)
Sunflower ( <i>Helianthus annuus</i> )	<i>H. argophyllus</i> , <i>H. bolanderi</i> , <i>H. debilis</i> , <i>H. petiolaris</i>	X			Rieseberg <i>et al.</i> (2007)
Tomato ( <i>Solanum lycopersicum</i> )	<i>S. pimpinellifolium</i>	X	X	X	Rick (1958)
Wheat ( <i>Triticum monococcum</i> , <i>T. dicoccum</i> , <i>T. aestivum</i> )	<i>T. m. boeoticum</i> , <i>T. diocoides</i> , <i>T. urartu</i> , <i>Aegilops speltoides</i> , <i>A. tauschii</i>	X	X		Dvorak <i>et al.</i> (2006)

# A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping

Yoshihiro Matsuoka<sup>\*†</sup>, Yves Vigouroux<sup>\*</sup>, Major M. Goodman<sup>‡</sup>, Jesus Sanchez G.<sup>§</sup>, Edward Buckler<sup>¶</sup>, and John Doebley<sup>\*||</sup>

<sup>\*</sup>Laboratory of Genetics, University of Wisconsin, Madison, WI 53706; <sup>†</sup>Department of Crop Science, and <sup>¶</sup>Department of Genetics and United States Department of Agriculture/Agricultural Research Service, North Carolina State University, Raleigh, NC 27695; and <sup>§</sup>Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco, CP45110, Mexico

- Hipóteses anteriores sugeriam domesticações múltiplas e independentes do milho.
- Este estudo mostra uma única domesticação para o milho, no México, há 9.000 anos
- Mostra também que o milho teria sido domesticado nas terras altas do México e depois se expandido para as terras baixas, além de mostrar a maior proximidade com *Z. mays* ssp. *parviglumis*.

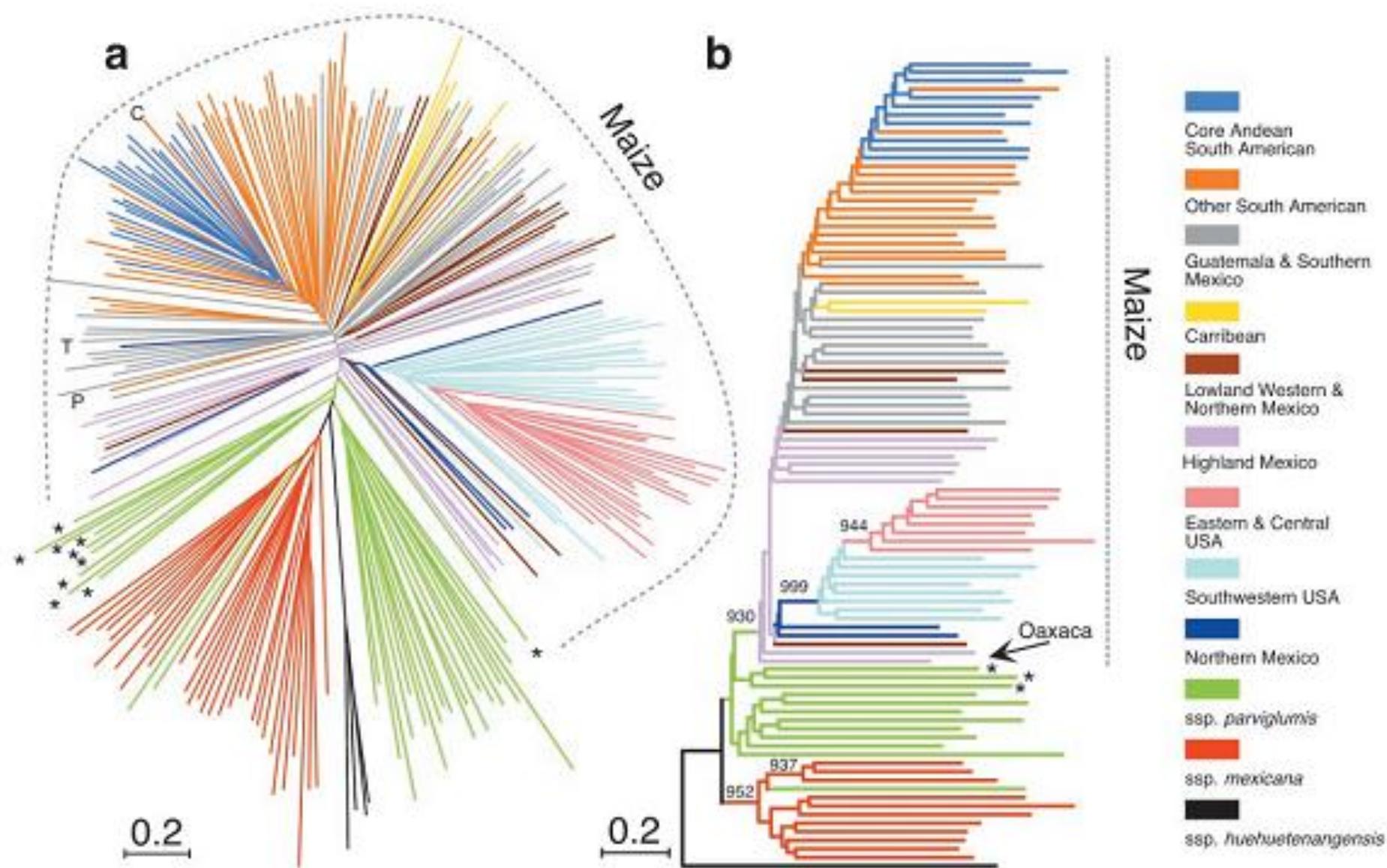
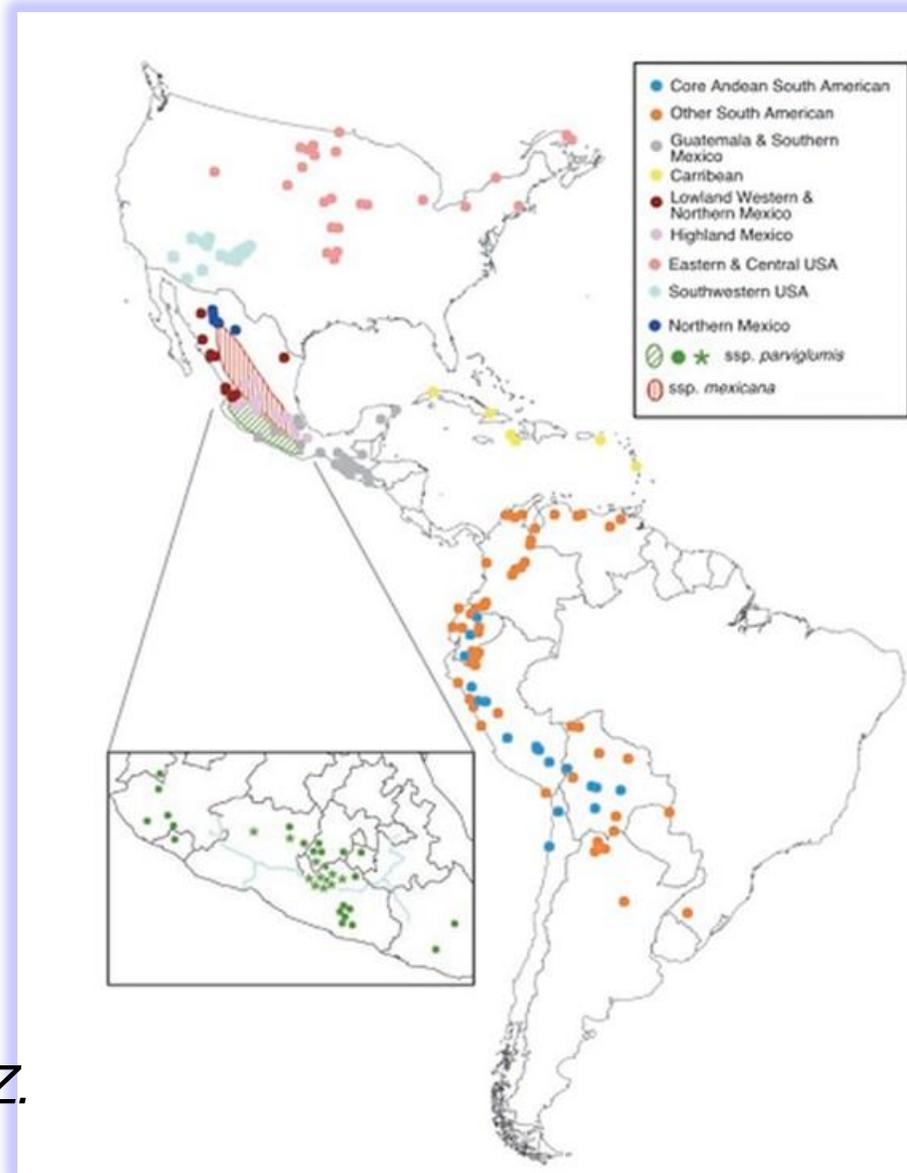


Fig. 2. Phylogenies of maize and teosinte rooted with *ssp. huehuetenangensis* based on 99 microsatellites. Dashed gray line circumscribes the monophyletic maize lineage. Asterisks identify those populations of *ssp. parviglumis* basal to maize, all of which are from the central Balsas River drainage. (a) Individual plant tree based on 193 maize and 71 teosinte. (b) Tree based on 95 ecogeographically defined groups. The numbers on the branches indicate the number of times a clade appeared among 1,000 bootstrap samples. Only bootstrap values greater than 900 are shown. The arrow indicates the position of Oaxacan highland maize that is basal to all of the other maize.



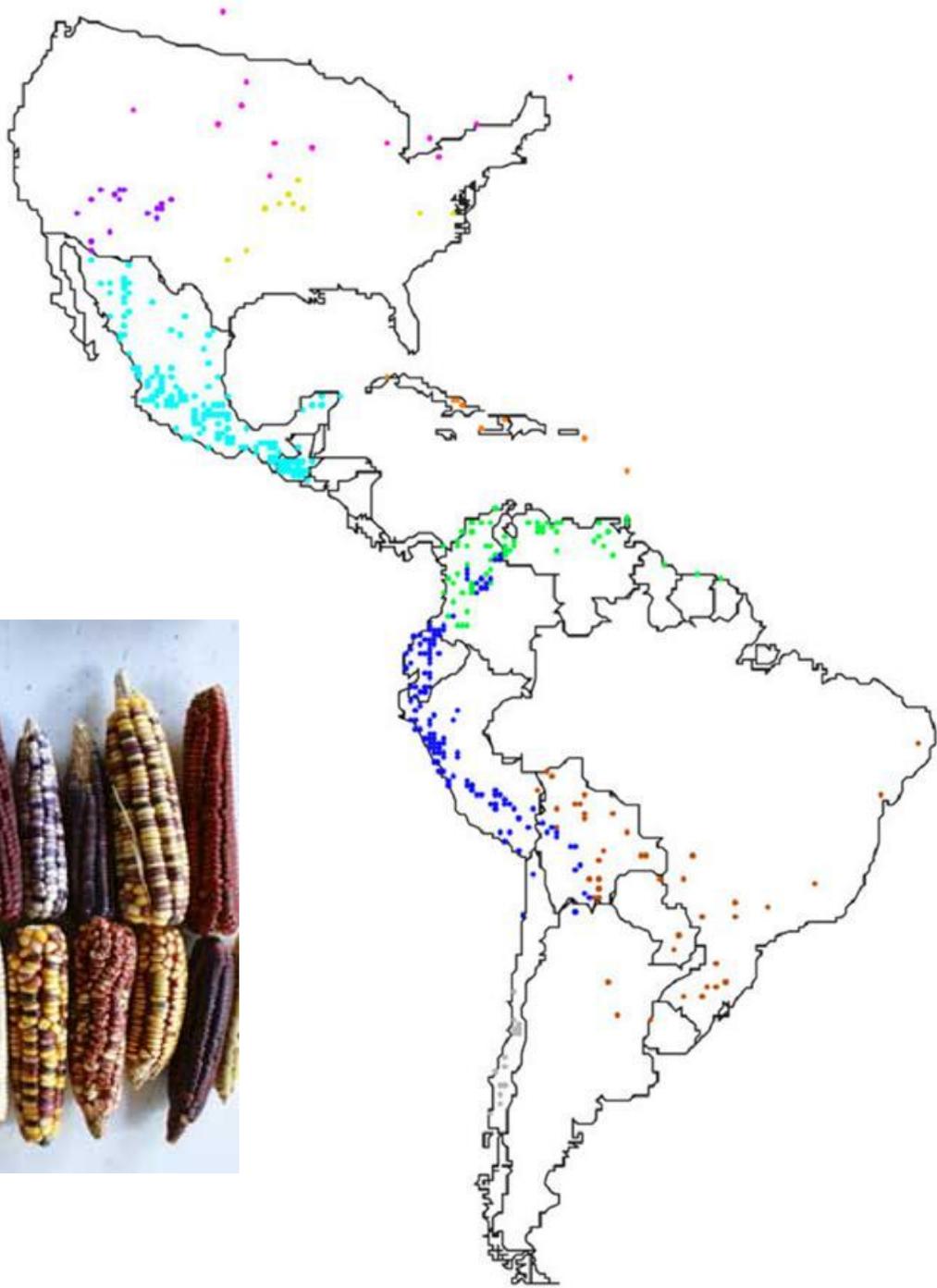
- Mostra também que o milho teria sido domesticado nas terras altas do México e depois se expandido para as terras baixas, além de mostrar a maior proximidade com *Z. mays ssp. parviglumis*.



## POPULATION STRUCTURE AND GENETIC DIVERSITY OF NEW WORLD MAIZE RACES ASSESSED BY DNA MICROSATELLITES<sup>1</sup>

YVES VIGOUROUX,<sup>2,3</sup> JEFFREY C. GLAUBITZ,<sup>2</sup> YOSHIHIRO MATSUOKA,<sup>4</sup> MAJOR M.  
GOODMAN,<sup>5</sup> JESÚS SÁNCHEZ G.,<sup>6</sup> AND JOHN DOEBLEY<sup>2,7</sup>

- Genotipagem de 964 indivíduos, representando quase todo o conjunto de 350 raças de milho nativas das Américas, com 96 marcadores SSR.
- A área de maior diversidade ocorreu para as raças mexicanas originadas das terras altas do México
- Menor diversidade observada para os Andes e norte dos EUA



C

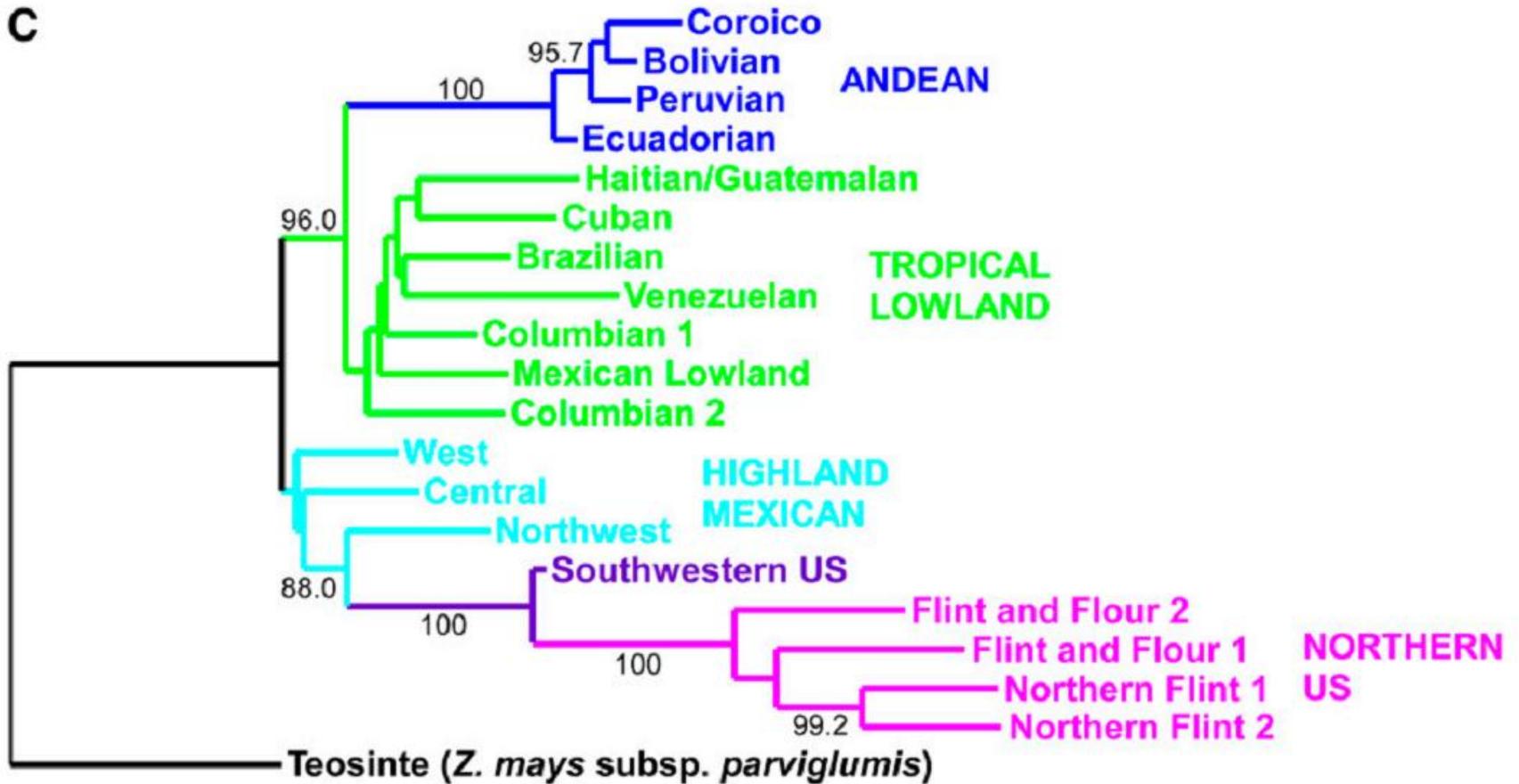


TABLE 1. Diversity of the four main clusters of maize races.

Cluster	No. of plants	Gene diversity (SE)	Number of alleles (SE) <sup>a</sup>	Percentage of loci with common allele frequency >0.5 <sup>a</sup>	F <sub>IS</sub> <sup>b</sup>	F <sub>ST</sub> <sup>c</sup>
Highland Mexican	87	0.814 (0.012) A	14.9 (0.68) A	0.11 A	0.334	0.0291
Tropical lowland	187	0.803 (0.014) A	14.4 (0.69) A	0.17 A	0.333	0.0394
Andean	235	0.706 (0.023) B	12.4 (0.81) B	0.38 B	0.294	0.0268
Northern U.S.	35	0.718 (0.015) B	10.6 (0.53) C	0.34 B	0.444	0.0528

# Genetic signals of origin, spread, and introgression in a large sample of maize landraces

Joost van Heerwaarden<sup>a,1</sup>, John Doebley<sup>b</sup>, William H. Briggs<sup>c</sup>, Jeffrey C. Glaubitz<sup>d</sup>, Major M. Goodman<sup>e</sup>, Jose de Jesus Sanchez Gonzalez<sup>f</sup>, and Jeffrey Ross-Ibarra<sup>a,1</sup>

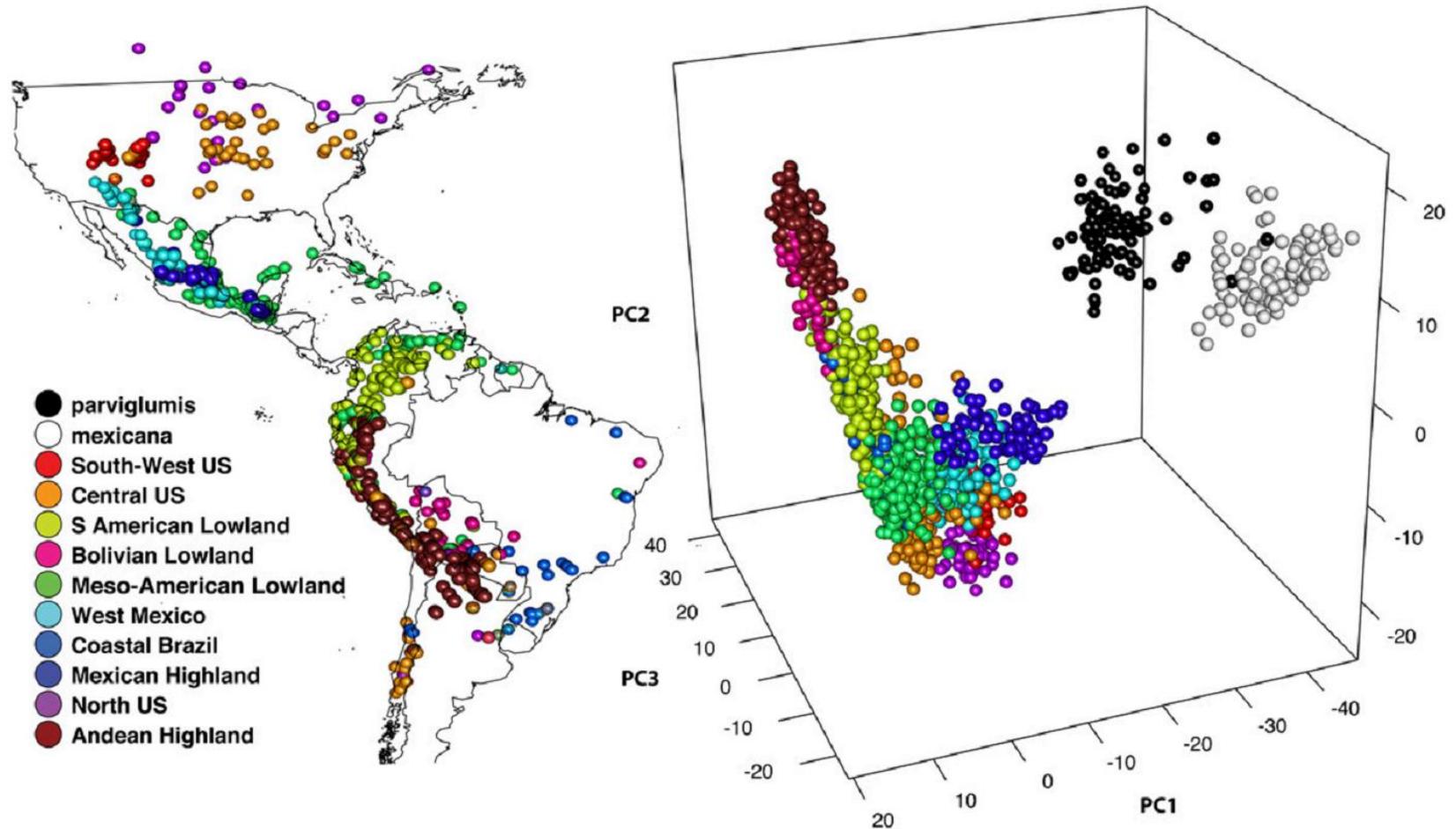


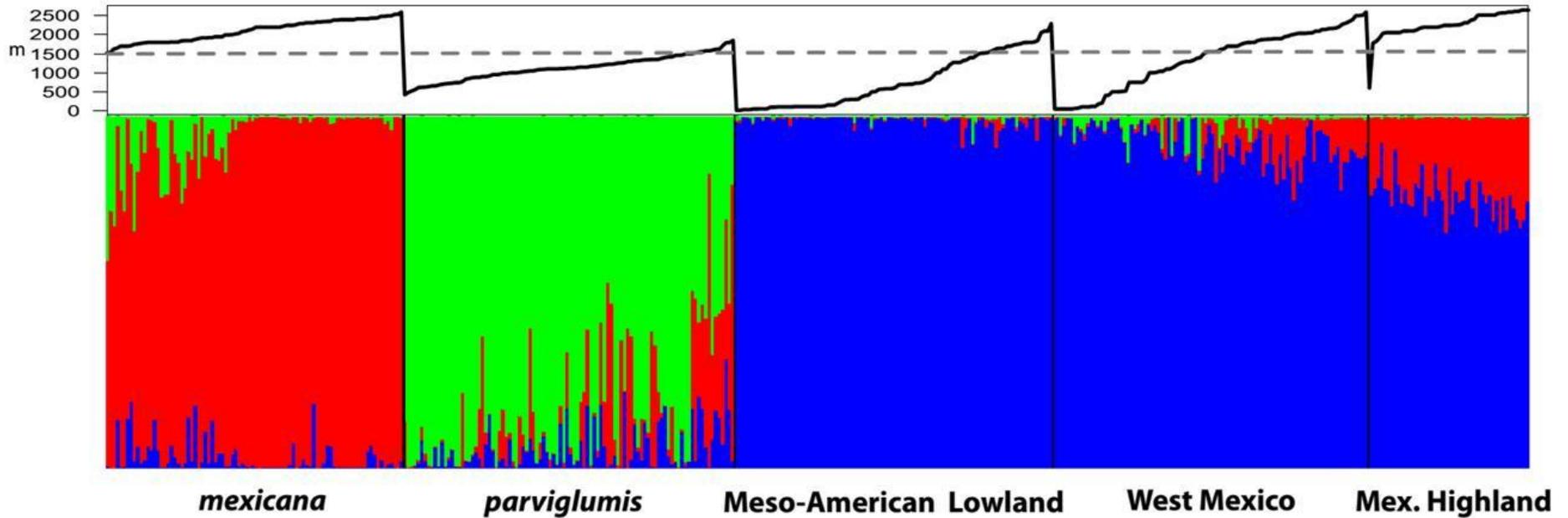
Fig. 1. (A) Map of sampled maize accessions colored by genetic group. (B) First three genetic PCs of all sampled accessions.



❖ Os SNPs foram utilizados para reavaliar a ancestralidade genética do milho e estimar os efeitos da introgressão dos seus parentes silvestres pela caracterização de 1.127 acessos de milho, 100 de *Zea mays* ssp. *parviglumes* e 96 de *Zea mays* ssp. *mexicana*.

❖ Os resultados indicaram que a domesticação do milho ocorreu nas terras baixas mexicanas, e não nas terras altas como sugerido em estudos anteriores (Matsuoka et al., 2002; Vigouroux et al., 2008).

❖ A posição ancestral aparente do milho das terras altas do México, apresentada anteriormente, foi resultante de **um processo de fluxo gênico e introgressão da espécie *Zea mays* ssp. *mexicana* no milho das terras altas.**

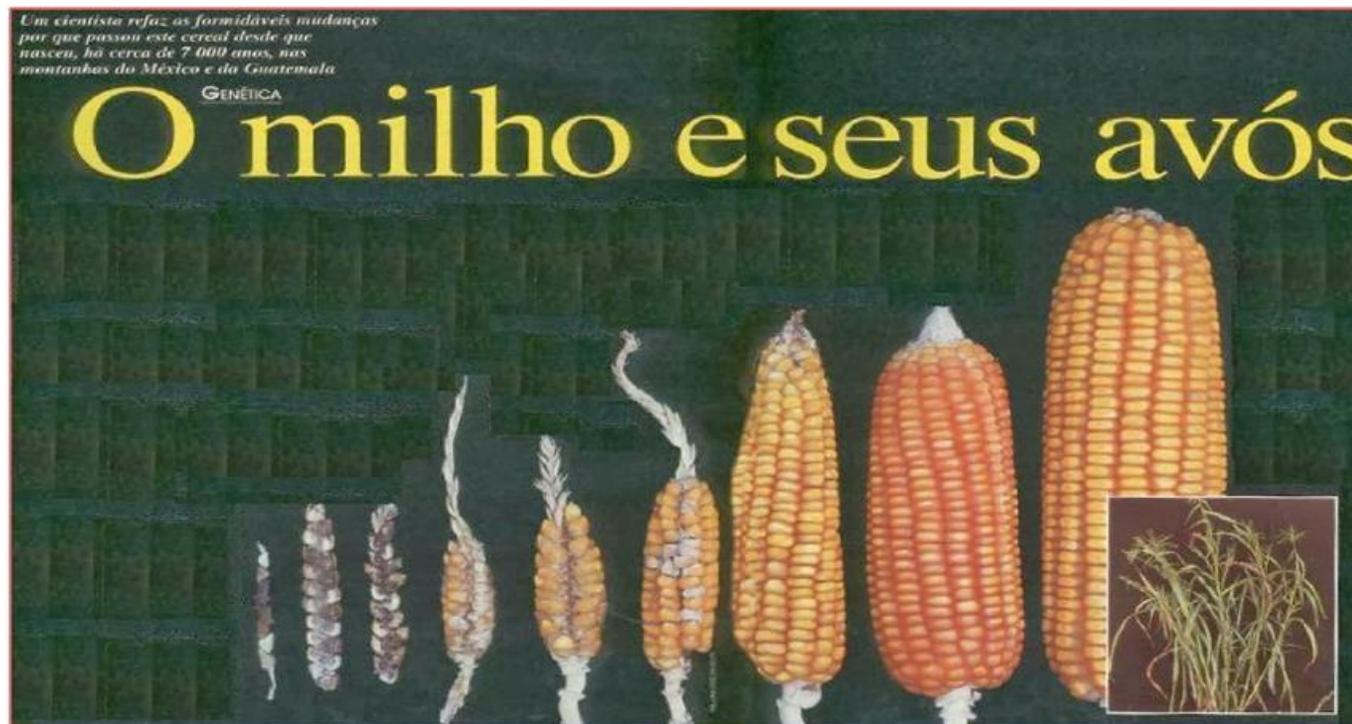


**Fig. 2.** (Lower) Bar plot of assignment values for the sample of Mexican accessions: *Mexicana* (red), *parviglumis* (green), and *mays* (blue). (Upper) The solid black line indicates the altitude for each sample. The dotted line marks the minimum altitude at which *mexicana* occurs.

# The Genomic Signature of Crop-Wild Introgression in Maize

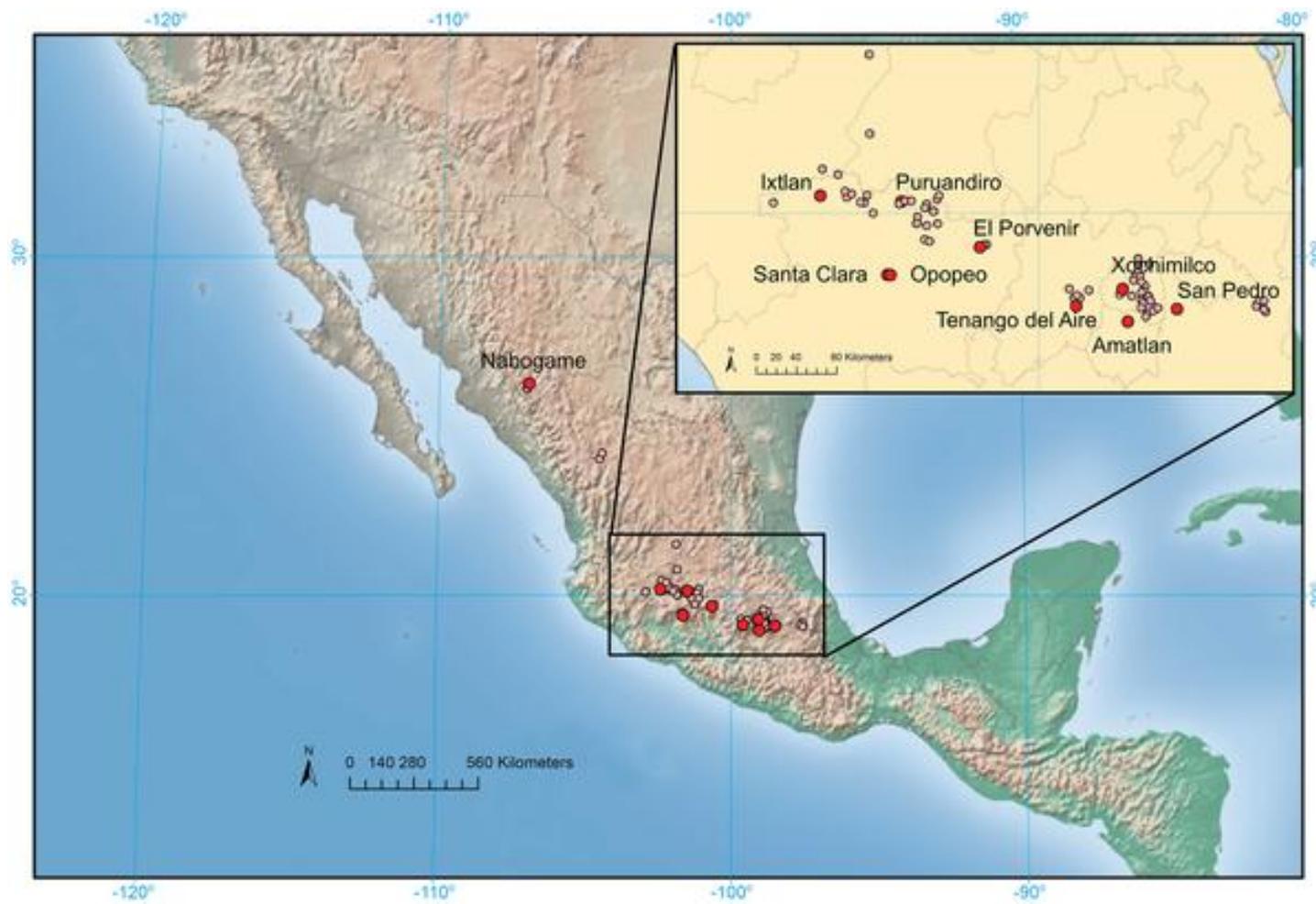
Matthew B. Hufford<sup>1</sup>, Pesach Lubinsky<sup>2</sup>, Tanja Pyhäjärvi<sup>1</sup>, Michael T. Devengenzo<sup>1</sup>, Norman C. Ellstrand<sup>3</sup>, Jeffrey Ross-Ibarra<sup>1,4\*</sup>

**1** Department of Plant Sciences, University of California Davis, Davis, California, United States of America, **2** Foreign Agricultural Service, United States Department of Agriculture, Washington, D.C., United States of America, **3** Department of Botany and Plant Sciences, University of California Riverside, Riverside, California, United States of America, **4** Genome Center and Center for Population Biology, University of California Davis, Davis, California, United States of America



# The Genomic Signature of Crop-Wild Introgression in Maize

Matthew B. Hufford<sup>1</sup>, Pesach Lubinsky<sup>2</sup>, Tanja Pyhäjärvi<sup>1</sup>, Michael T. Devengenzo<sup>1</sup>, Norman C. Ellstrand<sup>3</sup>, Jeffrey Ross-Ibarra<sup>1,4\*</sup>



Círculos vermelhos grandes =  
*Zea mays* cultivado

Círculos menores =  
spp. *mexicana*  
(teosinte)

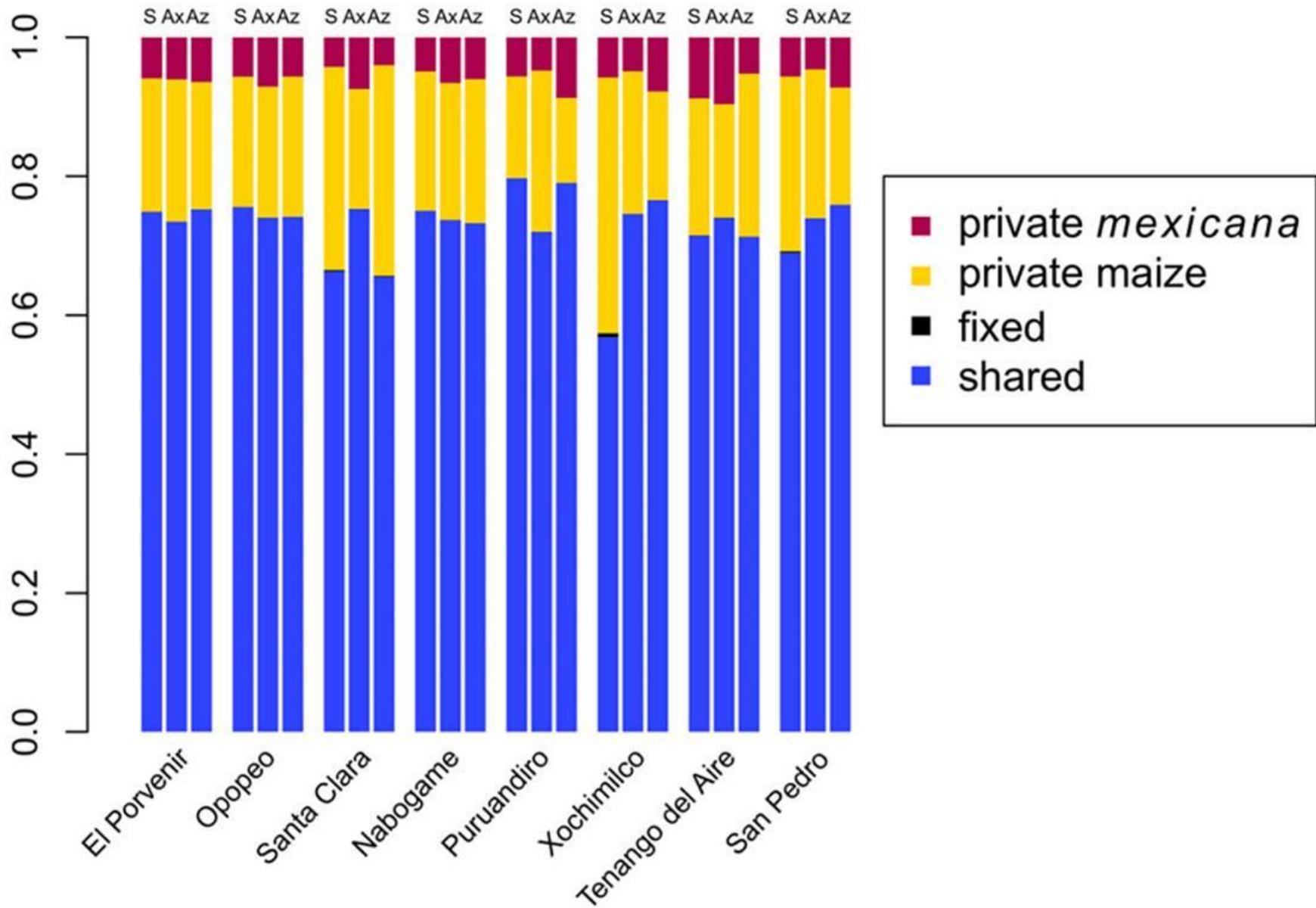
✓ Foram avaliados nove pares de populações de milho e de *Z. mays* ssp. *mexicana* simpátricas e duas populações alopátricas ao longo das terras altas do México.

<b>Sampling Locality</b>	<b>State</b>	<b>Latitude</b>	<b>Longitude</b>	<b>Elevation</b>	<b>Comments</b>
El Porvenir	Michoacan	19.68	-100.64	2094	Sympatric site
Ixtlan	Michoacan	20.17	-102.37	1547	Sympatric site
Nabogame	Chihuahua	26.25	-106.92	2020	Sympatric site
Opopeo	Michoacan	19.42	-101.61	2213	Sympatric site
Puruandiro	Michoacan	20.11	-101.49	1915	Sympatric site
San Pedro	Puebla	19.09	-98.49	2459	Sympatric site
Santa Clara	Michoacan	19.42	-101.64	2173	Sympatric site
Tenango del Aire	Mexico	19.12	-99.59	2609	Sympatric site
Xochimilco	Federal District	19.29	-99.08	2237	Sympatric site
Amatlan	Morelos	18.97	-99.03	1658	Allopatric <i>mexicana</i>

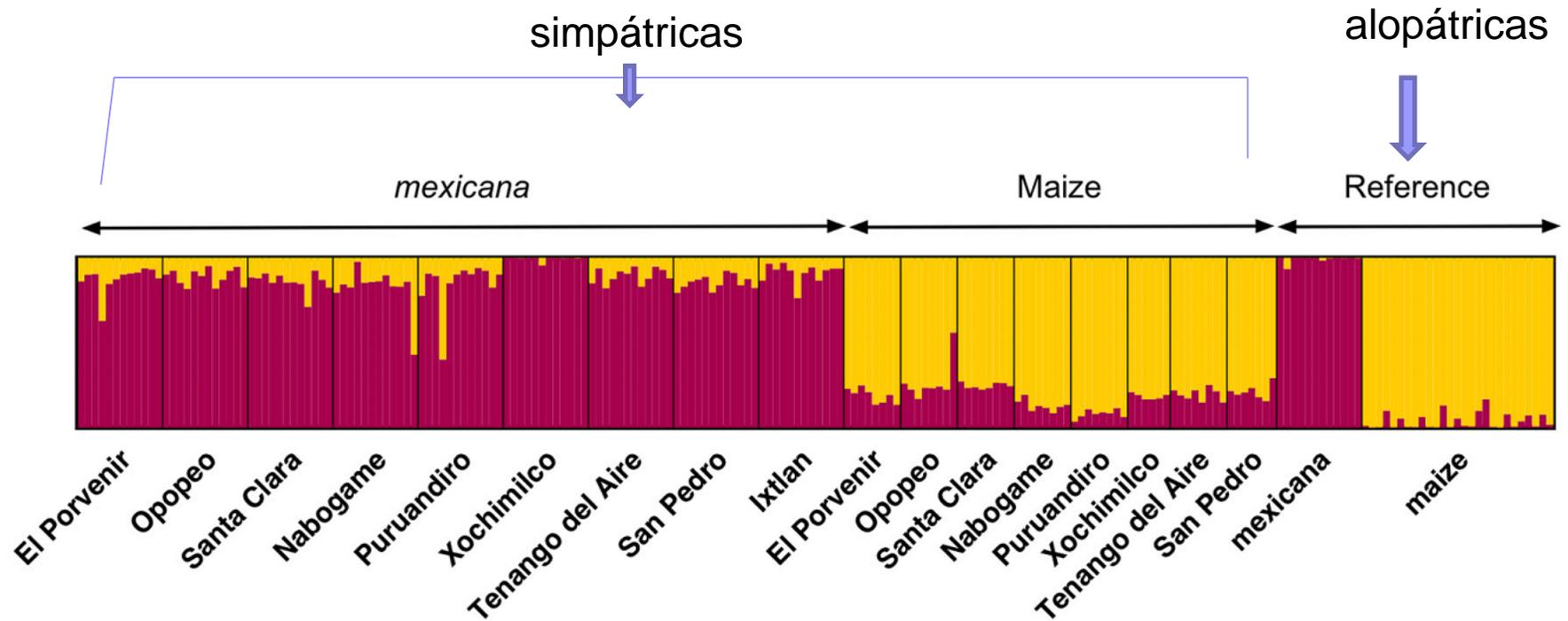
- ✓ Foram genotipados 189 indivíduos para 39.029 SNPs, observando-se maior diversidade para o milho (comparado ao teosinte)

Sampling Locality	$H_E$ Maize	$H_E$ mexicana	%P Maize	%P mexicana	$H_O$ Maize	$H_O$ mexicana	$F_{IS}$ Maize	$F_{IS}$ mexicana
El Porvenir	0.308	0.215	0.837	0.704	0.307	0.199	0.004	0.073
Ixtlan	0.224	0.202	0.515	0.668	0.210	0.172	0.063	0.148
Nabogame	0.307	0.185	0.830	0.675	0.299	0.171	0.025	0.078
Opopeo	0.296	0.212	0.810	0.679	0.287	0.204	0.031	0.040
Puruandiro	0.328	0.248	0.875	0.785	0.318	0.231	0.032	0.069
San Pedro	0.303	0.198	0.808	0.612	0.297	0.190	0.021	0.042
Santa Clara	0.298	0.175	0.810	0.559	0.294	0.163	0.014	0.070
Tenango del Aire	0.277	0.201	0.763	0.653	0.276	0.185	0.005	0.078
Xochimilco	0.288	0.150	0.749	0.439	0.261	0.146	0.095	0.030
Puerta Encantada	XX	0.174	XX	0.517	XX	0.166	XX	0.047

## B Proporção de SNPs compartilhados e privados de cada ssp.



D



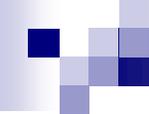
(D) Bar plot of assignment proportions from STRUCTURE analysis at  $K=2$  for *mexicana* (maroon) and maize (gold) individuals. The Ixtlan maize population was excluded from this figure and the STRUCTURE analysis.  
 doi:10.1371/journal.pgen.1003477.g002

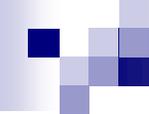
Verifica-se nesta figura que as populações simpátricas apresentam fluxo gênico (introgressão) entre teosinte e milho, principalmente na direção teosinte → milho.

E nas alopátricas, à direita, com muito pouca introgressão, sendo um pouco mais do teosinte para o milho novamente.

Foram observadas 9 regiões de introgressão, em 8 cromossomos

<b>chr</b>	<b>region of introgression</b>	<b>in Lauter QTL?</b>	<b>window 1 start</b>	<b>window 1 end</b>	<b>window 2 start</b>	<b>window 2 end</b>
1	120-145Mb	no	120904094	121469572	144425995	145312340
2	73-78Mb	yes	73807029	78500359	NA	NA
4	169-180Mb	yes	168753601	169803287	NA	NA
5	102-135Mb	yes	102877443	113778281	133333397	135180623
6	46-56Mb	no	46111110	55854813	NA	NA
7	30-31Mb	no	30664165	31314057	NA	NA
9	107-125Mb	yes	107315114	107840288	NA	NA
9	43Mb	yes	43903996	43903996	43287718	43287718
10	39-54Mb	yes	39590245	53484238	NA	NA

- 
- Estudos anteriores sugerem que nem todas as regiões do genoma são igualmente permeáveis à introgressão.
  - Este é um dos primeiros estudos de avaliação ampla do genoma para analisar padrões de introgressão recíproca em plantas
  - As evidências sugerem que o milho recebeu genes que **conferiram maior adaptação a áreas de altitude** do México Central a partir do teosinte.

- 
- O fluxo gênico foi aparentemente assimétrico, favorecendo a introgressão de teosinte para o milho, e foi amplo ao longo das populações em locos de importância para a adaptação
  - Em contraste, regiões genômicas próximas de genes da domesticação foram resistentes à introgressão em ambas as direções do fluxo gênico

<https://www.youtube.com/watch?v=GfyFF0t4-D4>

## Uso da introgressão entre plantas cultivadas e seus progenitores selvagens no melhoramento

=> Para transferência de caracteres específicos

=> Para ampliação da base genética e aumento da variabilidade

=> Método de retrocruzamento

=> Ex: *Oryza sativa* x *Oryza glumaepatula*

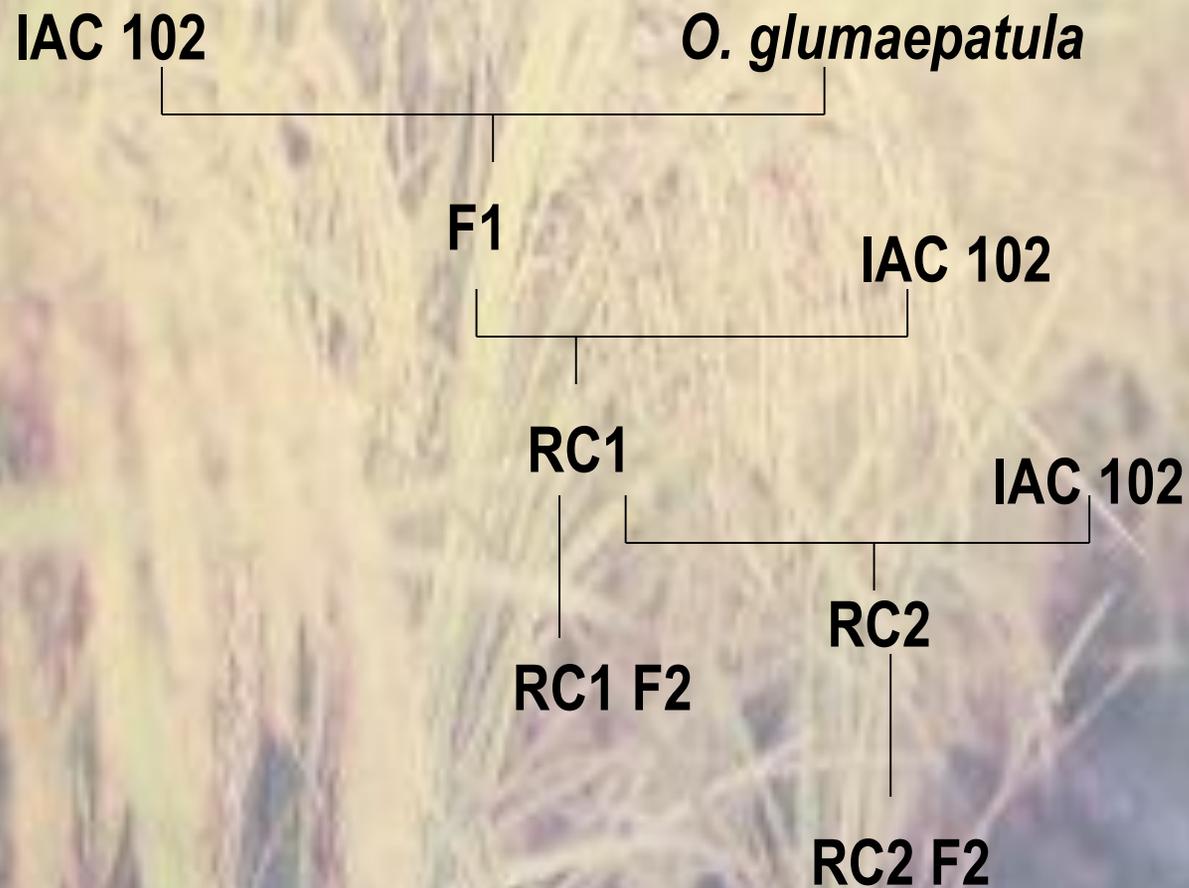


*Oryza sativa*



*Oryza glumaepatula*

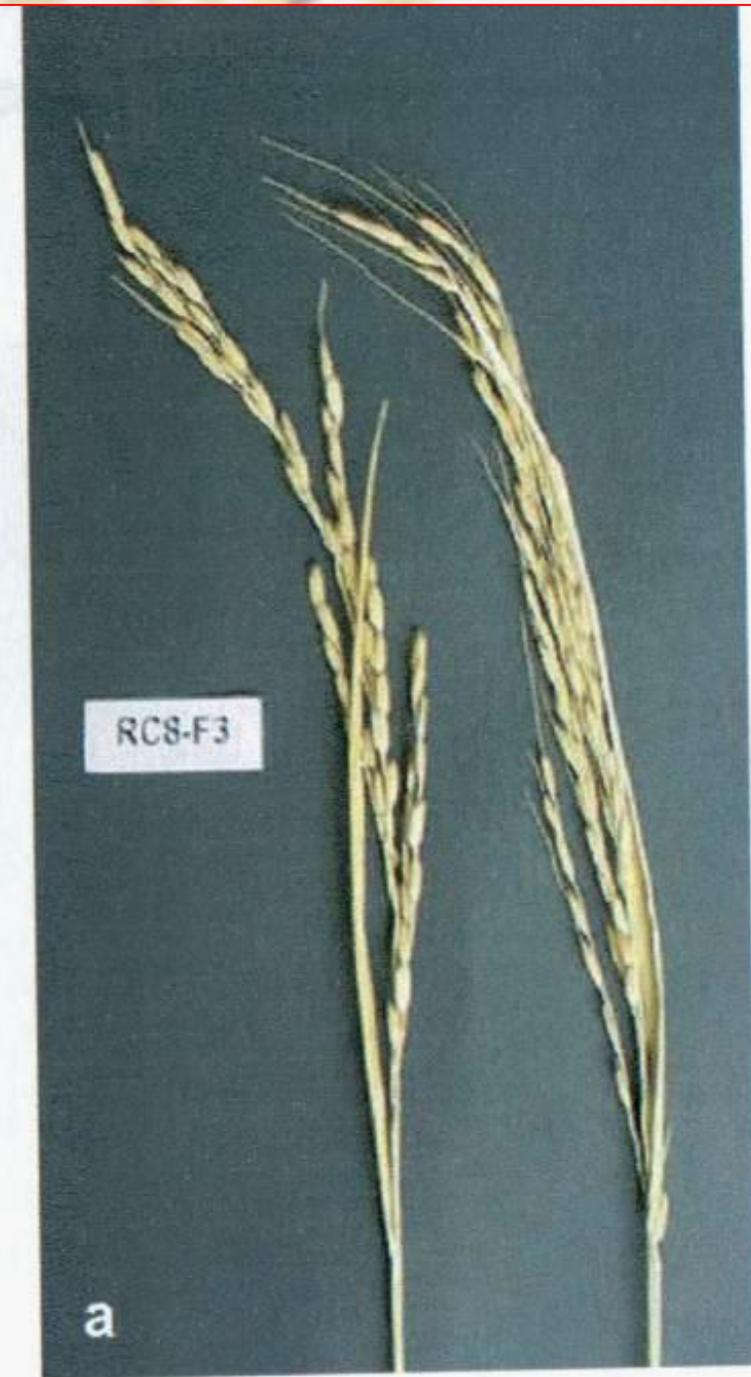
# Esquema de cruzamentos

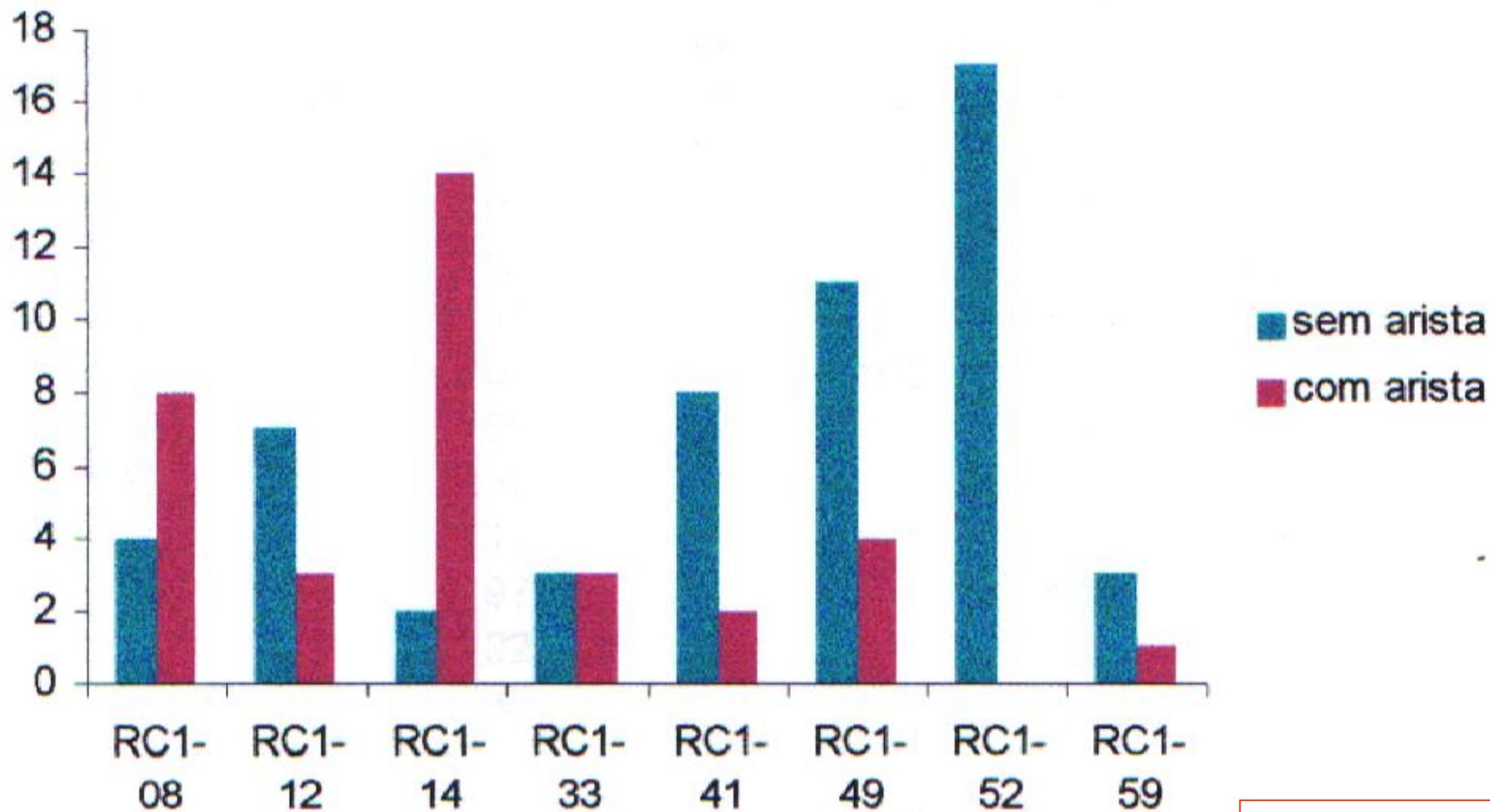




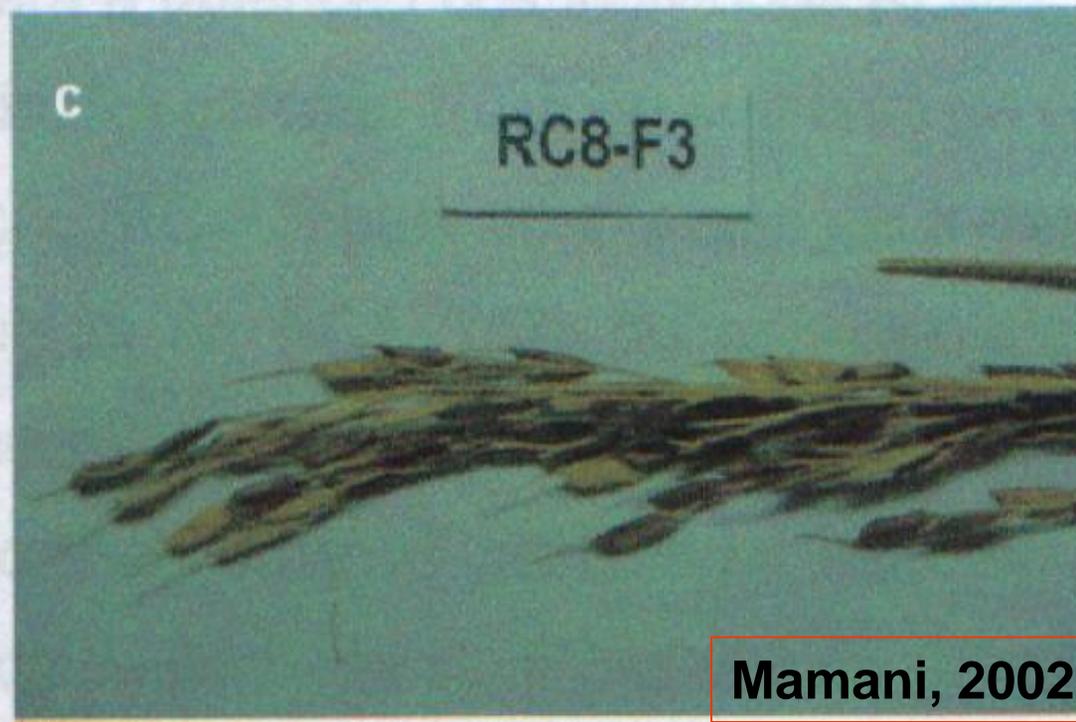
**Marcadores morfológicos:**

- cor do grão**
- presença ou ausência de arista**
- degrana**
- arquitetura da planta**
- ciclo floral**





Mamani, 2002



## C) Híbridação entre a cultura e outras espécies relacionadas mais distantes, selvagens ou cultivadas

=> Existem muitas barreiras reprodutivas

=> O sucesso na introgressão de espécies relacionadas mais distantes depende de:

1) Compatibilidade nos cruzamentos

2) Produção de sementes híbridas

3) Desenvolvimento normal dos híbridos F1

4) Certa quantidade de produção de sementes desses híbridos tanto naturalmente como por retrocruzamento

5) Viabilidade dos híbridos em gerações segregantes

**Table 2.8** A short list of characteristics introgressed to crop plants from species of their secondary gene pool

<i>Crop</i>	<i>Characteristic</i>	<i>Donor</i>	<i>Reference</i>
<i>Abelmoschus esculentus</i>	Yellow vein mosaic virus resistance	<i>A. maniot</i>	Jambhale 1986
<i>Beta vulgaris</i>	Nematode resistance	<i>B. procumbence</i>	Savitsky 1975
<i>Brassica napus</i>	Plasmodiophora resistance	<i>B. campestris</i>	Gowers 1982
<i>B. napus</i>	Plasmodiophora resistance	<i>B. oleracea</i>	Yamagishi <i>et al.</i> 1980
<i>B. napus</i>	Black-leg resistance	<i>B. juncea</i>	Roy 1984
<i>B. napus</i>	Cytoplasmic male sterility	<i>Raphanus sativus</i>	Paulman & Robbelen 1988
<i>B. oleracea</i>	Cytoplasmic male sterility	<i>Raphanus sativus</i>	McCollum 1988
<i>B. oleracea</i>	Plasmodiophora resistance	<i>B. napus</i>	Chiang & Crete 1983
<i>C. moschata</i>	Bushy growth habit	<i>C. pepo</i>	Rhodes 1959
<i>Gossypium barbadense</i>	Black-arm resistance	<i>G. herbaceum</i>	Knight 1963
<i>G. hirsutum</i>	Jassids resistance	<i>G. arboreum</i>	Khush and Brar 1991
<i>G. hirsutum</i>	Glanded plant, glandless seed	<i>G. sturtianum</i>	Altman <i>et al.</i> 1987
<i>G. hirsutum</i>	Lint length and strength	<i>G. thurberi</i>	Kerr, in Kalloo 1992
<i>Heliantus annus</i>	Downy mildew	<i>H. tuberosus</i>	in: Kalloo 1992
<i>H. annus</i>	High linolenic acid	<i>H. decapetalus</i>	in: Kalloo 1992
<i>H. annus</i>	Powdery mildew resistance	<i>H. debilis</i>	Jan & Chandler 1985
<i>H. annus</i>	Male sterility	<i>H. tuberosus</i>	in: Kalloo 1992
<i>H. annus</i>	Restorer genes	<i>H. agrophyllus</i>	in: Kalloo 1992
<i>Lactuca sativa</i>	Leaf aphids resistance	<i>L. virosa</i>	Khush and Brar 1991
<i>L. sativa</i>	Mildew resistance	<i>L. serriola</i>	Jagger and Whitaker 1940
<i>Lycopersicon esculentum</i>	Soluble solid content	<i>L. chmielewskii</i>	Rick 1974
<i>L. esculentum</i>	Brown root rot and cyst nematode resistance	<i>L. hirsutum</i>	in: Kalloo 1992
<i>L. esculentum</i>	TLCV resistance	<i>L. hirsutum</i>	Kaloo and Banerjee 1990
<i>L. esculentum</i>	Early blight resistance	<i>L. hirsutum</i>	in: Kalloo 1992
<i>L. esculentum</i>	Resistance to arthropods	<i>L. hirsutum</i>	Khush and Brar 1991
<i>L. esculentum</i>	Male sterility	<i>L. parviflorum</i>	Kesicki 1980
<i>L. esculentum</i>	TMV resistance	<i>L. peruvianum</i>	Alexandr 1963

**Table 2.8** Continued

<i>Crop</i>	<i>Characteristic</i>	<i>Donor</i>	<i>Reference</i>
<i>Nicotiana tabacum</i>	TMV resistance	<i>N. glutinosa</i>	Holmes 1938
<i>N. tabacum</i>	Resistance to wild fire disease	<i>N. longiflora</i>	in: Kalloo 1992
<i>N. tabacum</i>	Black mold resistance	<i>N. debneyi</i>	in: Kalloo 1992
<i>N. tabacum</i>	Powdery mildew resistance	<i>N. goodspeedii</i>	in: Kalloo 1992
<i>S. tuberosum</i>	Virus X resistance	<i>S. acuale</i>	Ross 1986
<i>S. tuberosum</i>	Potato beetle resistance	<i>S. chacoense</i>	Ross 1986
<i>S. tuberosum</i>	Late blight resistance	<i>S. demissum</i>	Ross 1986
<i>S. tuberosum</i>	Virus Y resistance	<i>S. stoloniferum</i>	Ross 1986
<i>Triticum aestivum</i>	Leaf rust	<i>Aegilops squarrosa</i>	Kerber & Dyck 1969
	Stem rust	<i>Triticum monococcum</i>	Kerber & Dyck 1973
	Leaf, stem and stripe rust	<i>Agropyron intermedium</i>	Wienhues 1966
	Yellow rust	<i>Ae. comosa</i>	Riley <i>et al.</i> 1968
	Greenbug toxicity	<i>Ae. squarrosa</i>	Joppa <i>et al.</i> 1980

a) **Aumento da diversidade:** mutação, hibridação (recombinação, introgressão) e migração.

b) **Redução da diversidade:** seleção (pelo homem), favorecendo caracteres mais adaptados ao cultivo; deriva genética.

c) **Manutenção da diversidade:** agricultores tradicionais cultivando diversos "tipos" da mesma cultura (etno-variedades) na mesma área ou em diferentes lotes; variação geográfica.

## Difusão das plantas cultivadas (migração)

- ❖ Desde a antigüidade, o movimento das culturas está ligado à migração humana
- ❖ Atualmente, as culturas mais importantes estão distribuídas em todos os continentes e, muitas vezes, sua principal área de produção está distante de sua área de origem. Ex: Caufield (1982) estimou que 98% da produção agrícola dos EUA é baseada em espécies que se originaram em outros países
- ❖ A migração de plantas está historicamente registrada em documentos escritos e em sítios arqueológicos
- ❖ A aceitação e o estabelecimento de uma nova cultura depende de elementos biológicos e culturais



Adaptação local tem sido a principal barreira



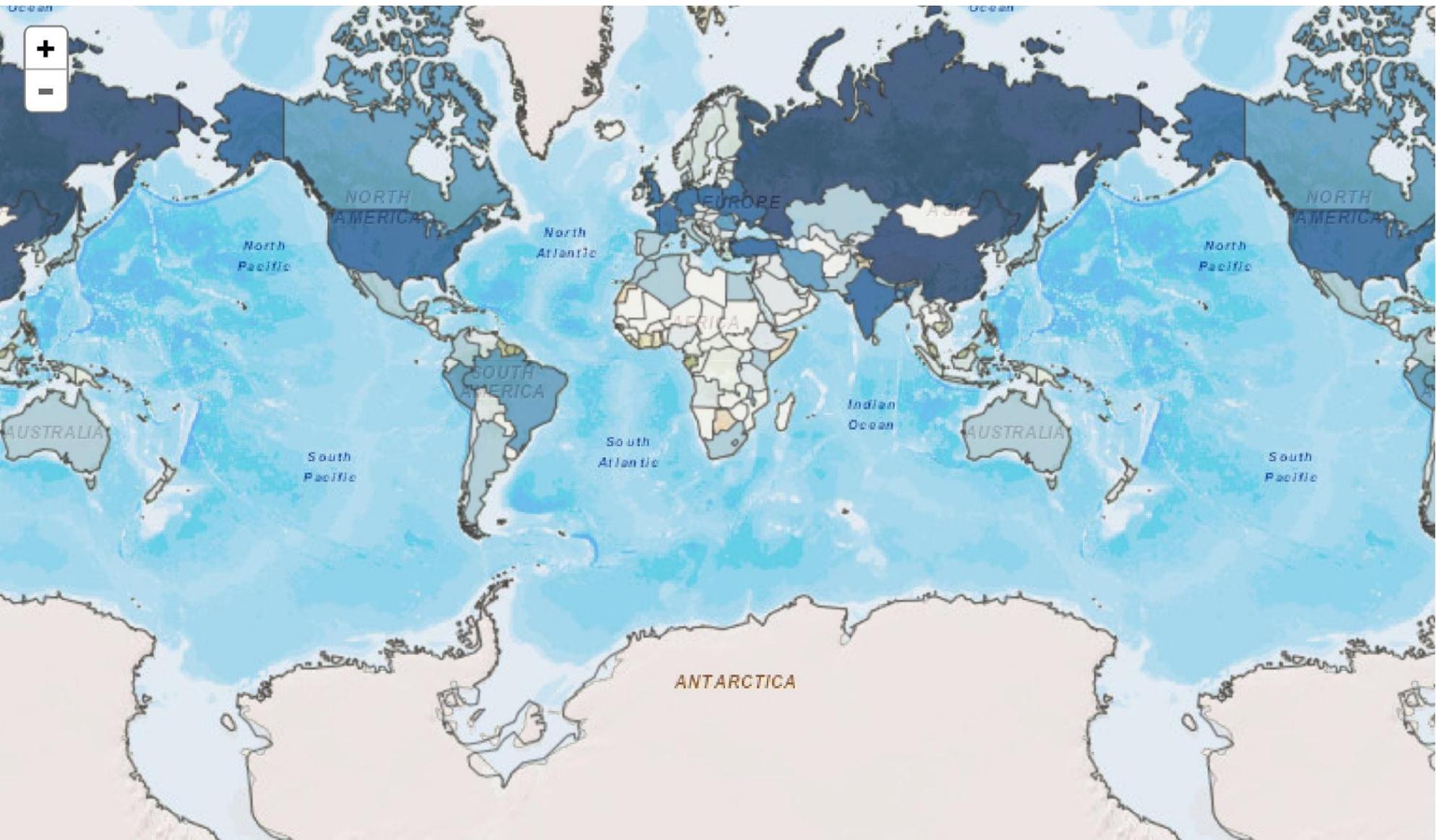
A batata foi introduzida na Europa em 1570, mas levou 200 anos para se tornar de valor econômico, após a introdução ou seleção de um tipo de dias longos



Elementos culturais são complexos: a aceitação é mais rápida se a planta possui analogia a culturas já existentes.

# Áreas de produção da batata (FAOSTAT, 2015)

(quanto mais escuro maior a produção)



Ex: a pimenta (*Capsicum annuum*) introduzida na Etiópia pelos Portugueses no século 17, foi aceita rapidamente já que fazia efeito sobre os vermes do estômago comuns na Etiópia, pois lá se comia muita carne crua.





A introdução de novas culturas pode resultar na substituição de outras plantas cultivadas.

Ex: linhaça (flax) => principal fonte vegetal de fibra no Oeste da Ásia, desde a antigüidade. Durante o último século foi substituída pelo algodão tetraplóide do Novo Mundo. A linhaça ainda é plantada, mais como fonte de óleo.





 O movimento das culturas teve início logo após a sua domesticação, primeiro se espalhando para regiões vizinhas, e depois para locais mais distantes. Algumas se tornaram cosmopolitas, enquanto outras permaneceram com uma distribuição mais restrita.

Recordação .....

Classificação das culturas de acordo com o tipo de centro de origem e centro de diversidade (dispersão) - HARLAN (1992)

Endêmica; Semi-endêmica; Monocêntrica; Oligocêntrica;  
Não-cêntrica

↪ A cevada e o trigo foram domesticadas no Oeste da Ásia antes do 6º milênio AC e já estavam no norte da Índia durante 6º milênio AC





- ↪ Ervilha e lentilha, domesticadas também no Oeste da Ásia na mesma época em que a cevada e o trigo, mas chegaram à Índia bem mais tarde
- ↪ Trocas de plantas entre o Velho e o Novo Mundo ocorreram na época pós-Colombiana. Alguns exemplos duvidosos que ocorreram antes desta época são a batata-doce (*Ipomoea batatas*) e o algodão diplóide (*Gossipium herbaceum*)

## Migração das culturas e diversidade

=> profundas consequências evolucionárias

- 1) Seleção de novos mutantes mais adaptados ao novo ambiente
- 2) Hibridação entre genótipos previamente isolados, como resultado de diversas introduções da cultura
- 3) Hibridação com espécies selvagens relacionadas ausentes (ou não) no centro de origem da cultura

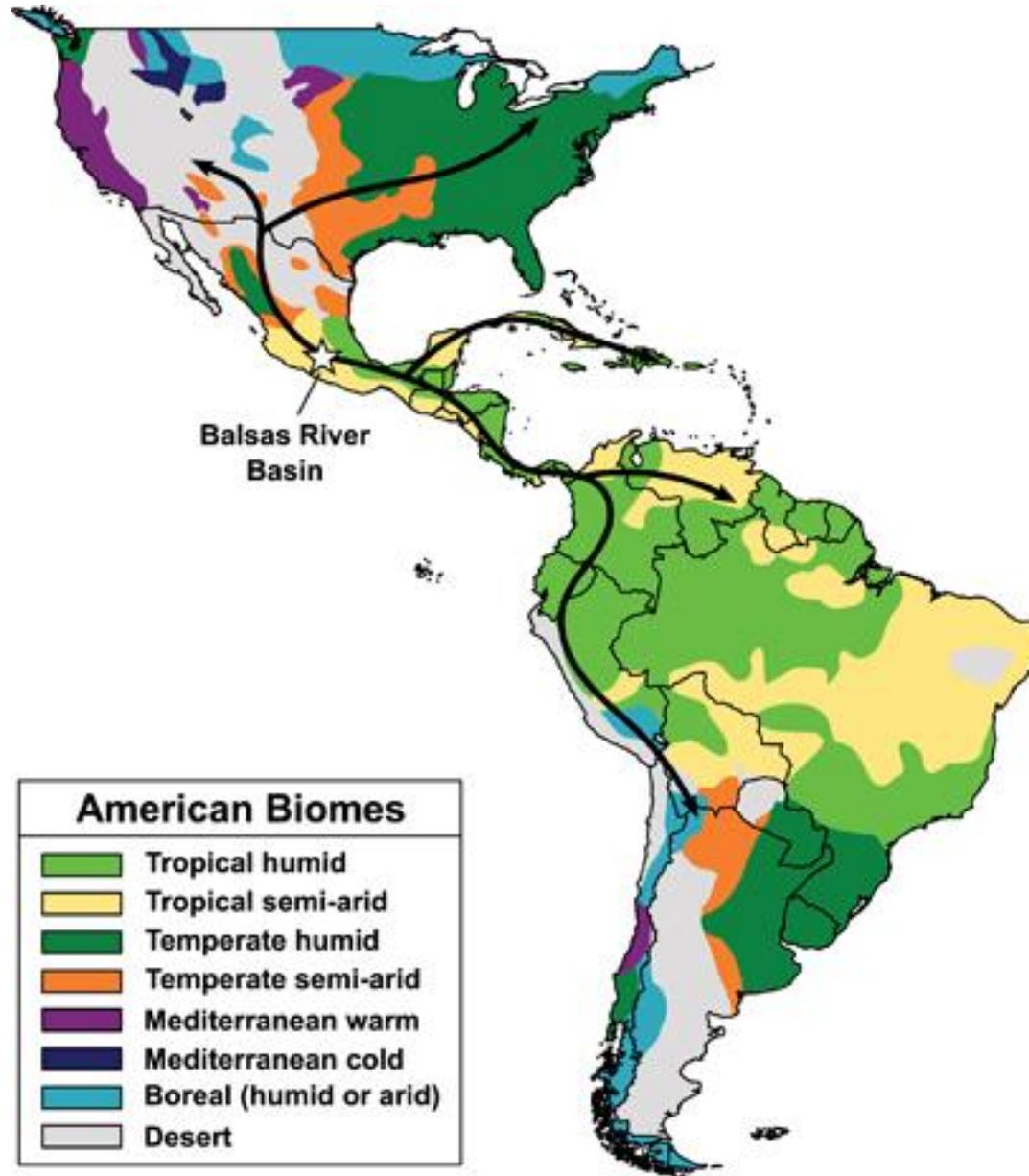
# 1) Seleção de novos mutantes mais adaptados ao novo ambiente

⇒ Novas condições ambientais, surgem novas variantes resultando nos centros secundários de diversidade

Ex: Etiópia se tornou um importante centro de diversidade para as culturas originárias do Oriente Médio, como trigo, cevada, ervilha, grão-de-bico, lentilha, feijão fava, etc...



# Dispersão do milho a partir do centro de origem no México





Origem  $\pm$  7000 anos  
México

Peru - Altiplano  
440  $\pm$  40 anos

Costa do Peru  
4500  $\pm$  500 anos

Norte do Chile  
1500  $\pm$  50 anos

Vale do Peruaçu - MG  
1100 a 560  $\pm$  60 anos

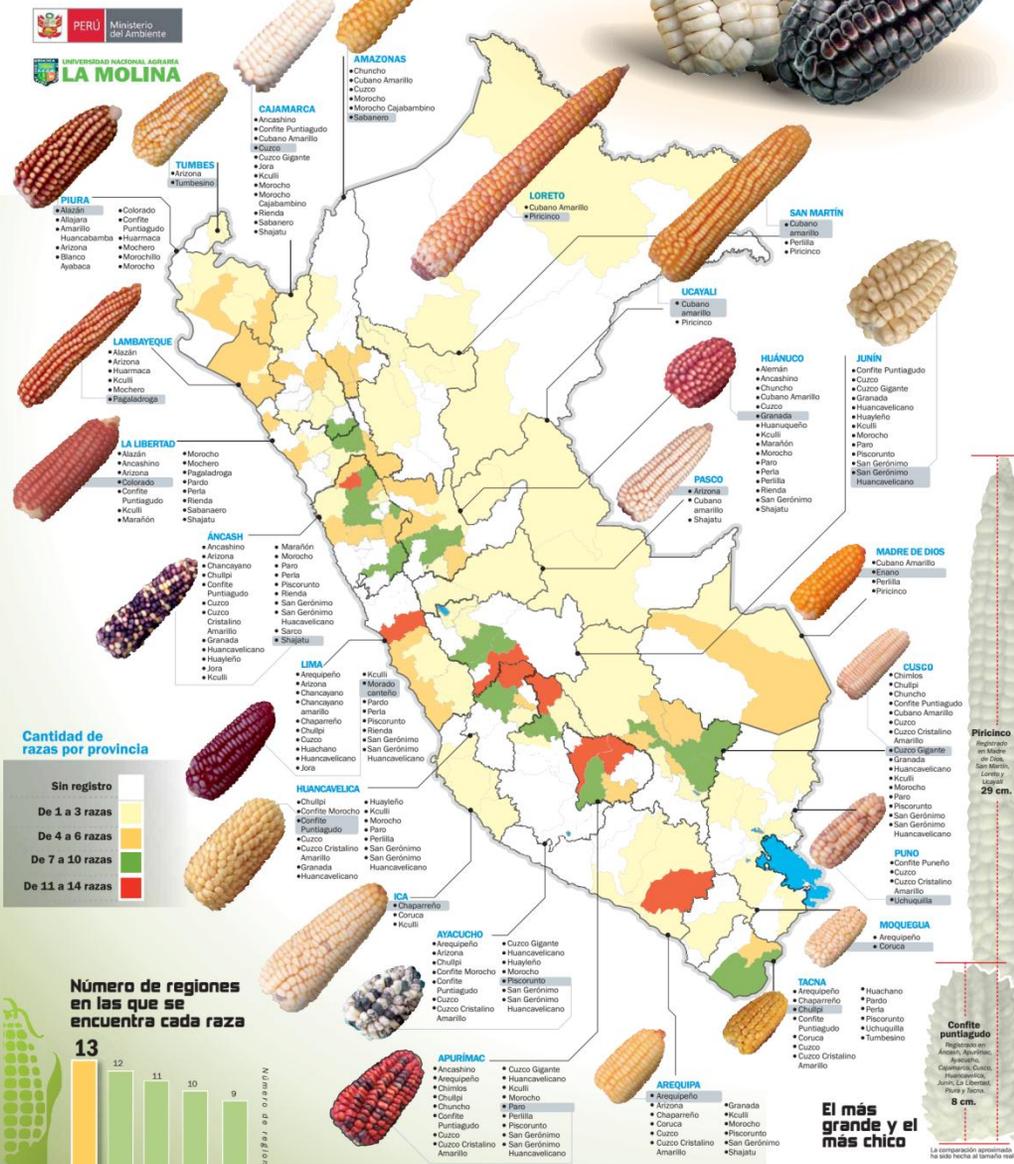
(Freitas, 2001)

# Razas de maíz del PERÚ

Los que más se exportan

**Cuzco Gigante**  
 Total de exportación 2008-2009  
 2008: uss 7'536,240  
 2009: uss 9'782,821

**Maíz Morado**  
 Total de exportación 2008-2009  
 2008: uss 1'477,862  
 2009: uss 1'689,898



Levantamiento reciente das raças de milho no Peru.

Mapa apresentado no Simpósio de Domesticação no Peru, por Tulio Medina, do Ministério de Meio Ambiente do Peru

Fuente: Este mapa muestra la distribución y concentración de las razas de maíz en el Perú. Ha sido elaborado por el Ministerio del Ambiente en base a la información proporcionada por el Programa Cooperativo de Investigación en Maíz de la Universidad Nacional Agraria La Molina. Esta información incluye colectas de maíz realizadas desde 1952 a 1989, en las 24 regiones o departamentos y 118 provincias.



- No Brasil a diversidade de raças de milho foi descrita por Cutler (1946), ampliada por Brieger et al. (1958) e complementada por Paterniani e Goodman (1977).
- Os autores identificaram 15 raças e 19 sub-raças.

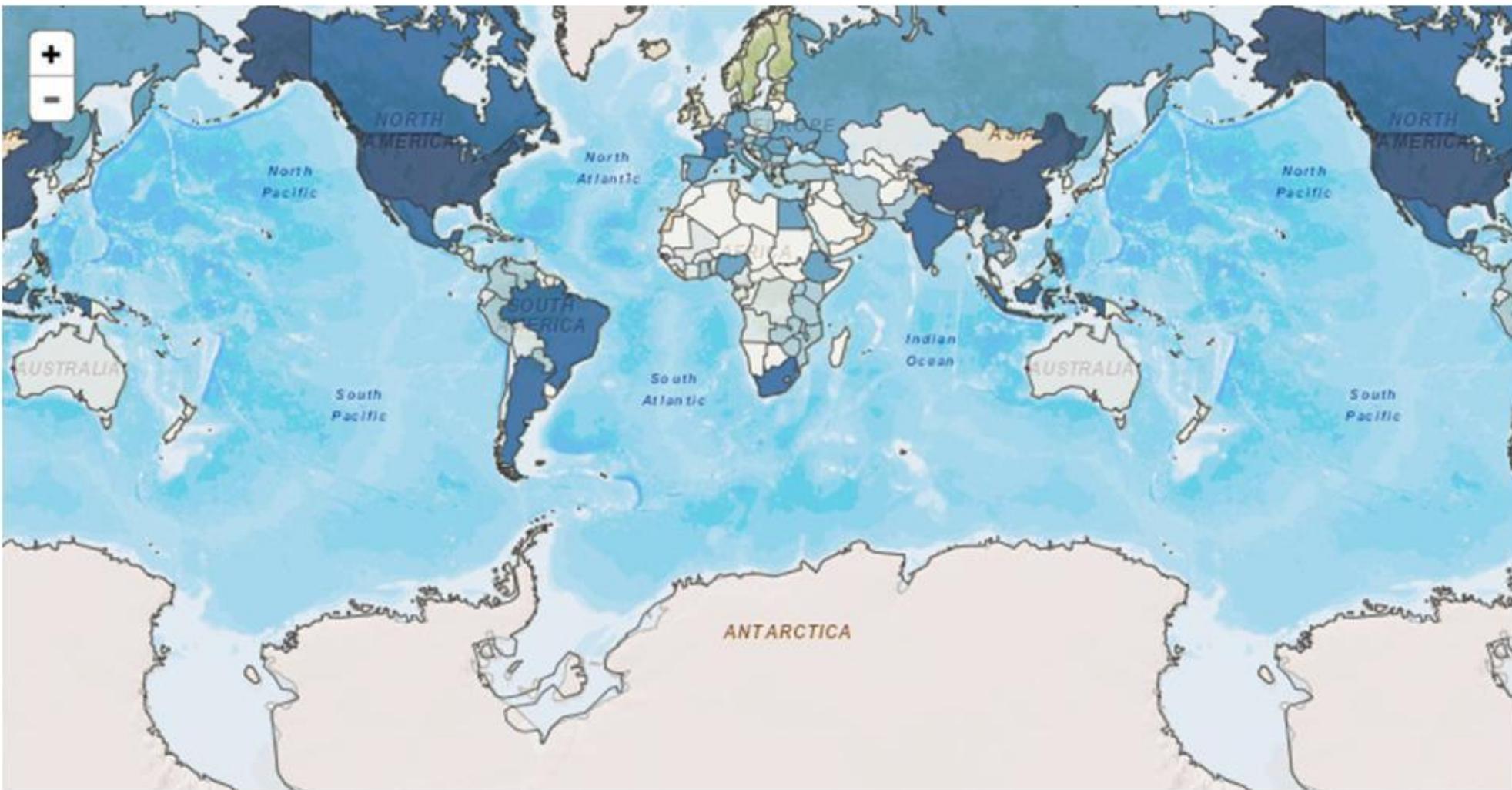


- As características morfológicas da espiga e do grão foram essenciais para a classificação de raças.



# Áreas de produção do milho (Faostat, 2015)

(Quanto mais escuro maior a produção)

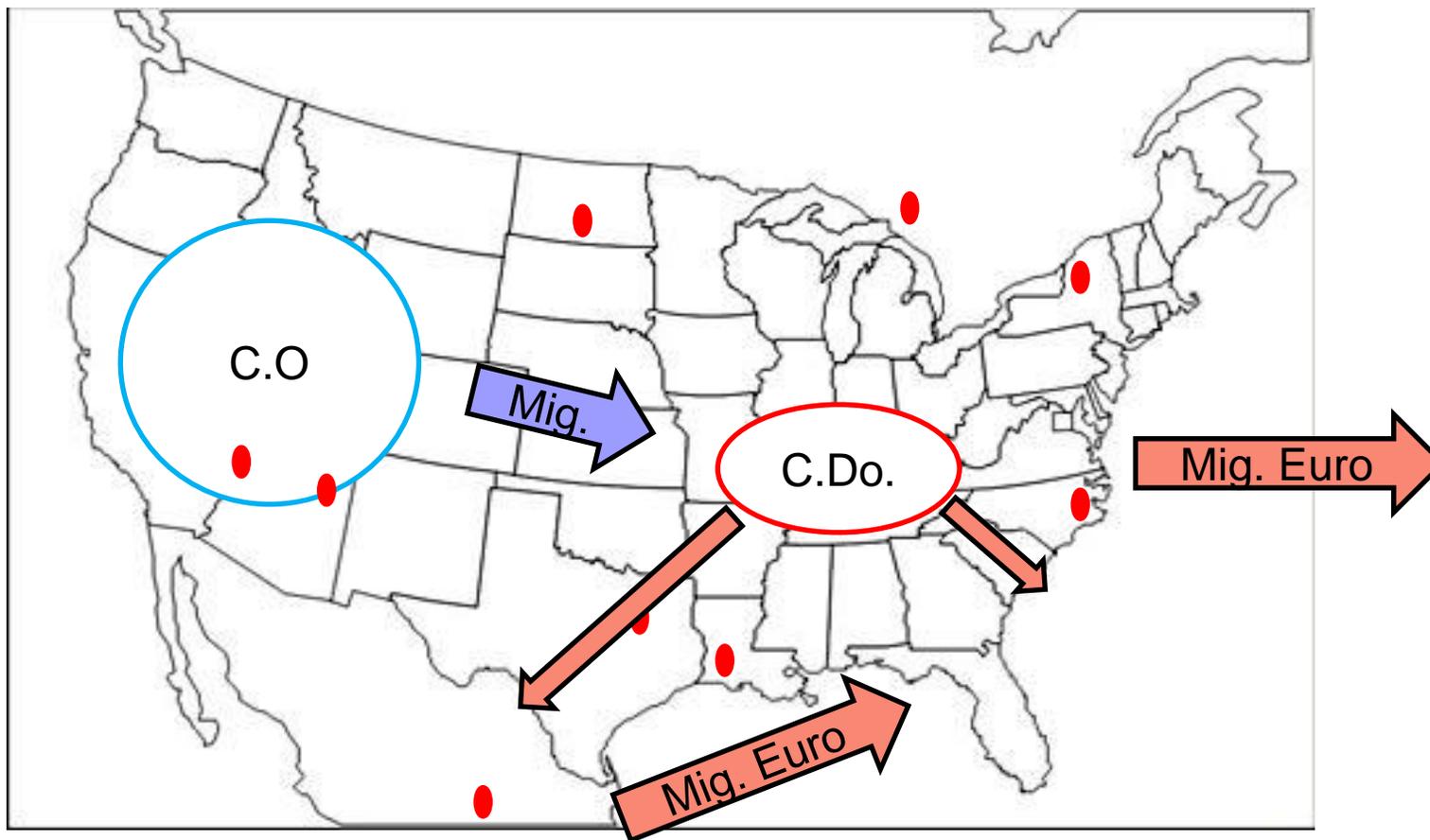




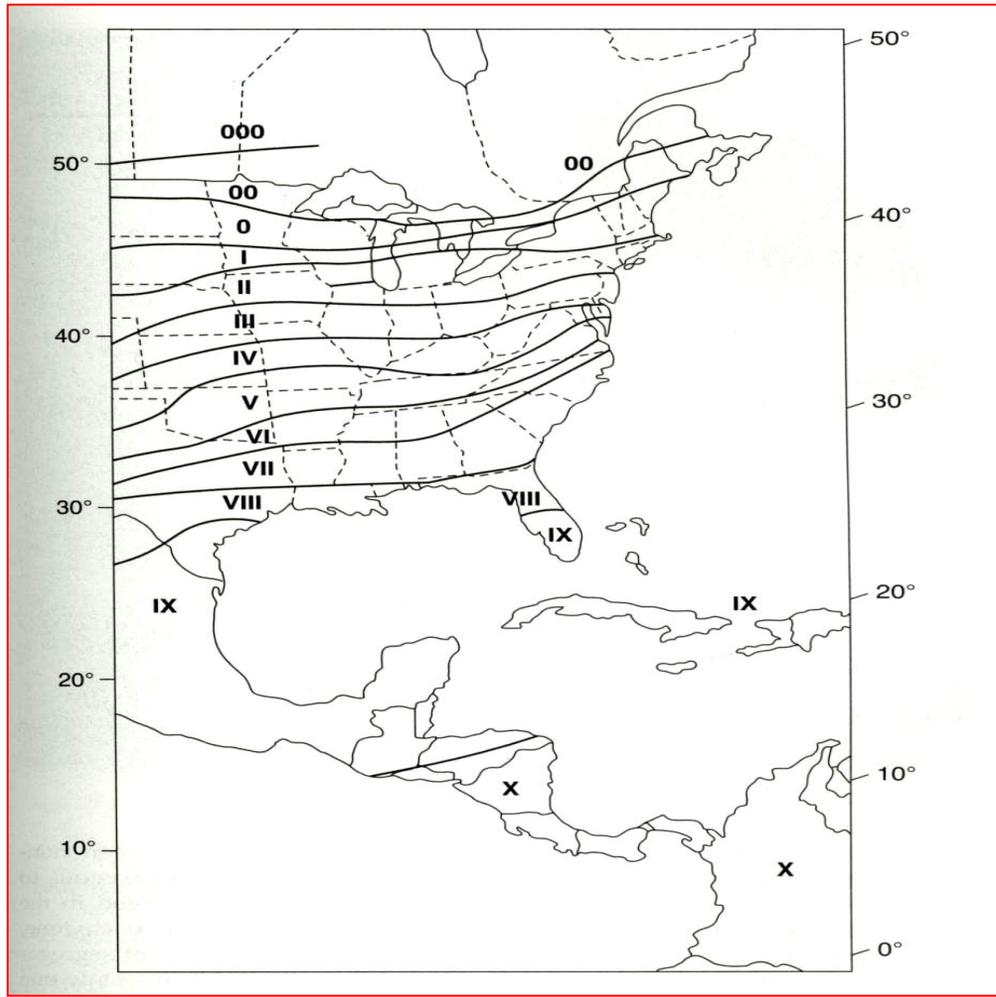
# Girassol



Mapa centro de origem e domesticação do girassol



↗ A dispersão para diferentes latitudes pode resultar em diferentes respostas ao fotoperíodo. Ex: soja (cada latitude nos EUA e Canadá possui seu grupo de cultivares)



## 2) Hibridação entre genótipos previamente isolados, como resultado de diversas introduções da cultura

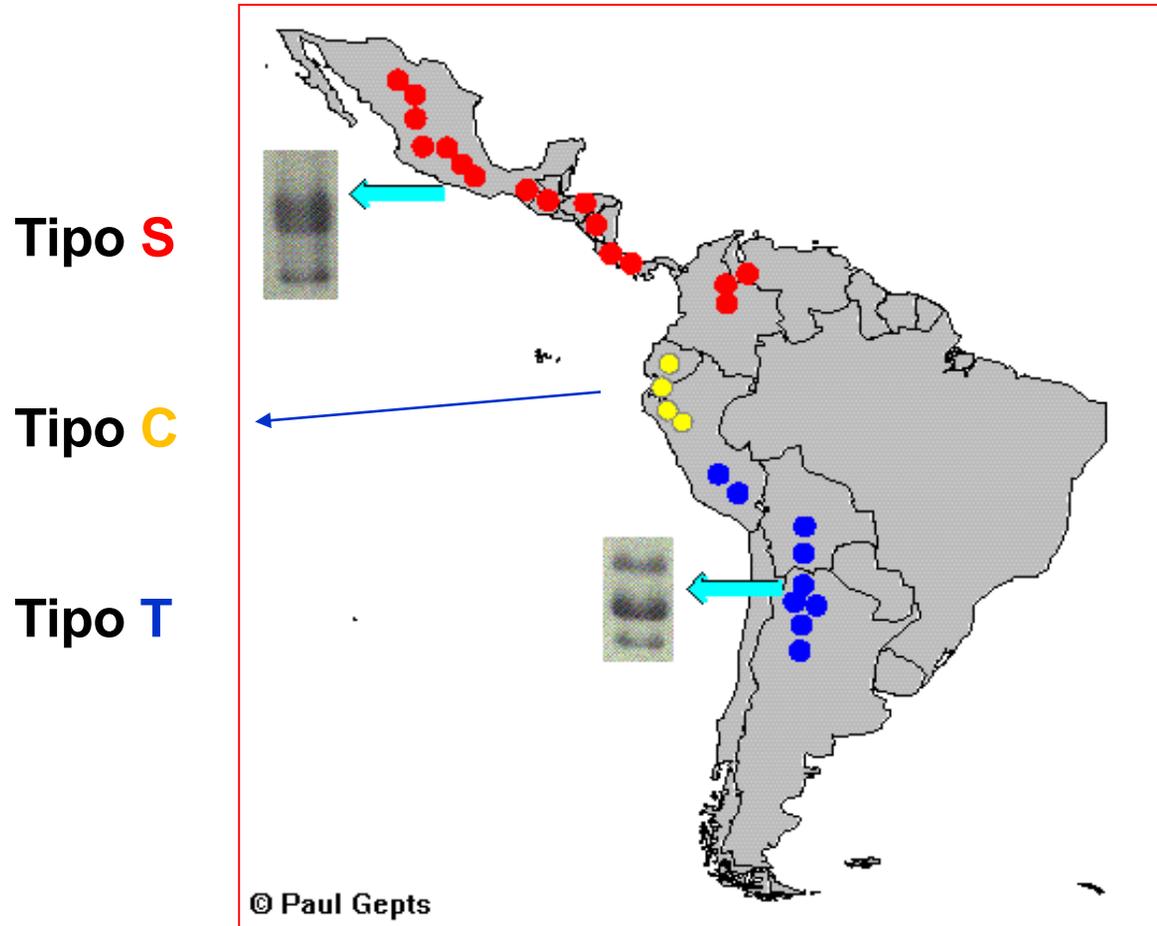
- Diferentes introduções na mesma área, de tipos previamente isolados geograficamente, e agora geneticamente distintos, levam a cruzamentos e dão origem a novas combinações gênicas => *variabilidade*
- Múltiplas introduções são relatadas em documentos escritos.
- Marcadores moleculares auxiliam nesta constatação.

Ex: feijão -> proteína da semente -> faseolina

=> América Central -> tipo S

=> América do Sul (sul dos Andes) -> tipo T

=> Equador/Peru -> tipo C



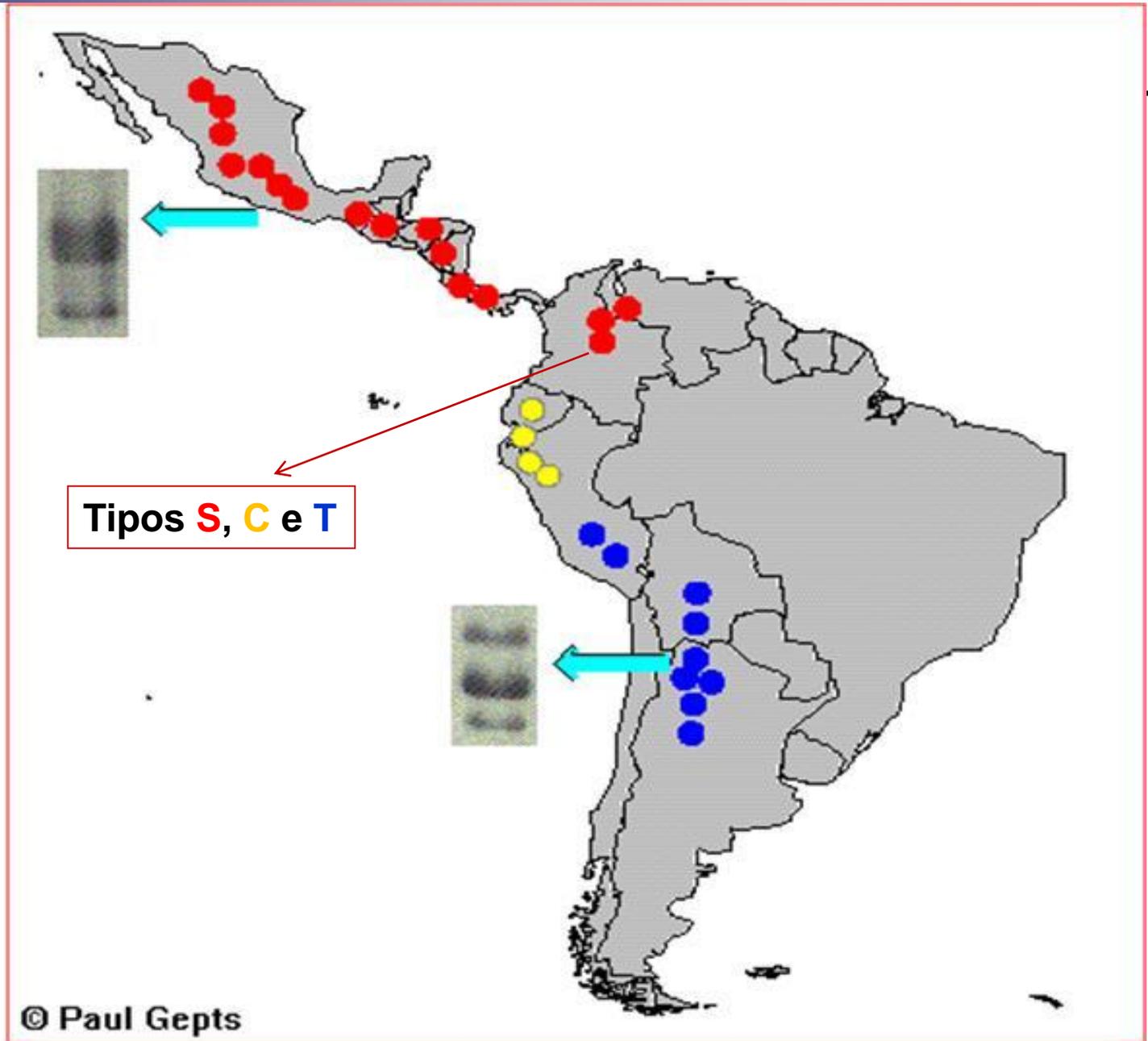
⇒

**Tipo S**

⇒ **Tipo C**

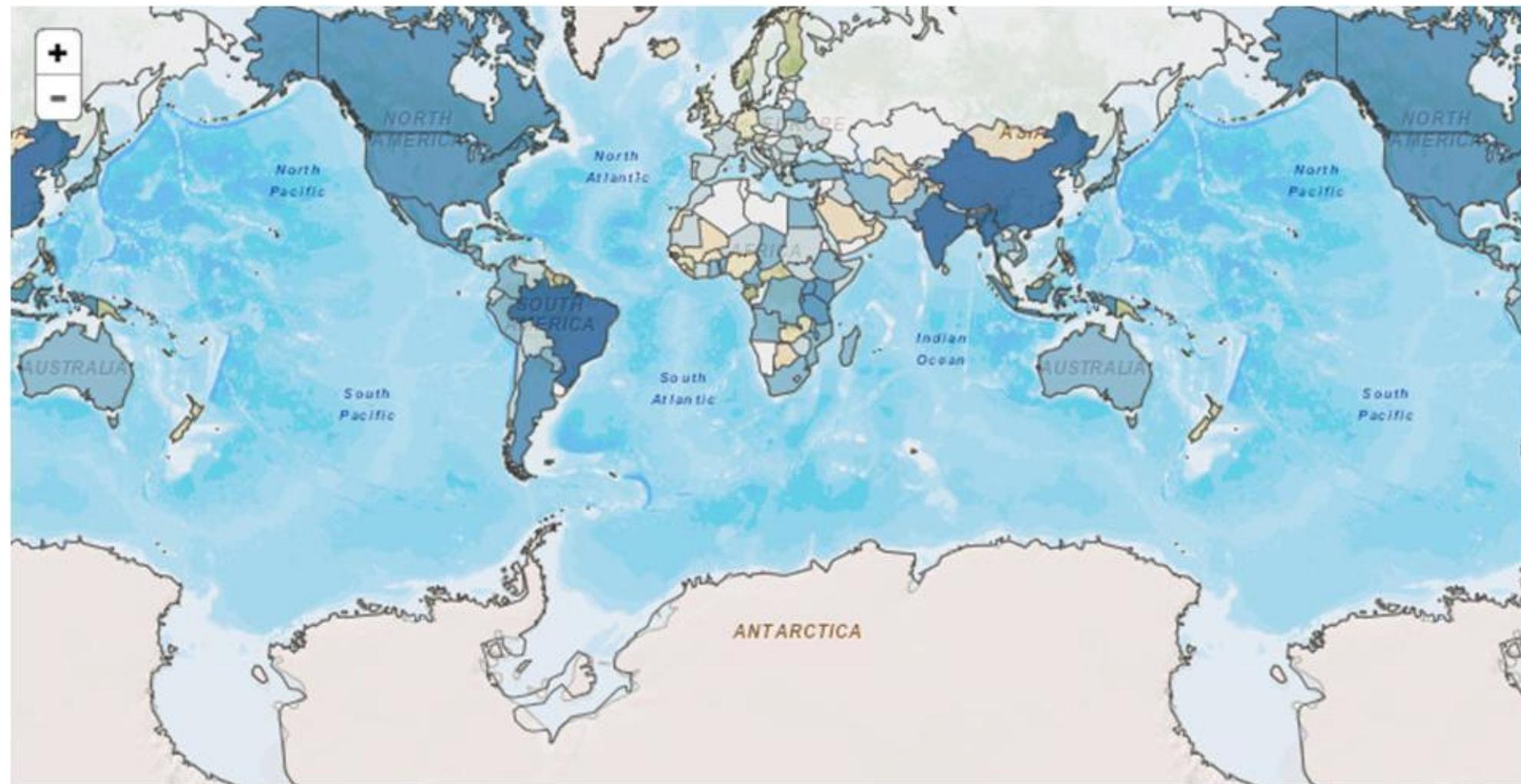
**Tipo T**

⇒



# Área de produção mundial do feijão (Faostat, 2015)

(Quanto mais escuro maior a produção)



# Beans (*Phaseolus* ssp.) as a Model for Understanding Crop Evolution

*Elena Bitocchi*<sup>1</sup>, *Domenico Rau*<sup>2</sup>, *Elisa Bellucci*<sup>1</sup>, *Monica Rodriguez*<sup>2</sup>, *Maria L. Murgia*<sup>2</sup>, *Tania Gioia*<sup>3</sup>, *Debora Santo*<sup>1</sup>, *Laura Nanni*<sup>1</sup>, *Giovanna Attene*<sup>2</sup> and *Roberto Papa*<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> Department of Agricultural, Food and Environmental Sciences, Marche Polytechnic University, Ancona, Italy, <sup>2</sup> Department of Agriculture, University of Sassari, Sassari, Italy, <sup>3</sup> School of Agricultural, Forestry, Food and Environmental Sciences, University of Basilicata, Potenza, Italy

*Gênero Phaseolus* → possui cerca de 70 espécies, incluindo cinco cultivadas



*P. vulgaris*



*P. dumosus*



*P. lunatus*



Tepary Bean (*Phaseolus acutifolius*)

Steve Christman © 2009 FloridaData.com

*P. acutifolius*



*P. coccineus*



	GEOGRAPHIC DISTRIBUTION OF WILD FORMS	PRESUMED DOMESTICATION AREAS	MATING SYSTEM	LIFE CYCLE	GENOME SIZE (Mbp)	ADAPTATION
--	---------------------------------------	------------------------------	---------------	------------	-------------------	------------

***P. vulgaris***

Common bean



Mesoamerica and South America

Mesoamerica and Andes

Predominantly autogamous

Annual

587

Mesic and temperate

***P. dumosus***

Year bean



Mesoamerica

Mesoamerica

Predominantly allogamous

Annual / Perennial

709

Cool and humid

***P. coccineus***

Runner bean



Mesoamerica

Mesoamerica

Predominantly allogamous

Perennial

660

Cool and humid

***P. acutifolius***

Tepary bean



Southwestern USA to Central Mexico

Mesoamerica

Autogamous

Annual

734

Hot and dry

***P. lunatus***

Lima bean



Mesoamerica and South America

Mesoamerica and Andes

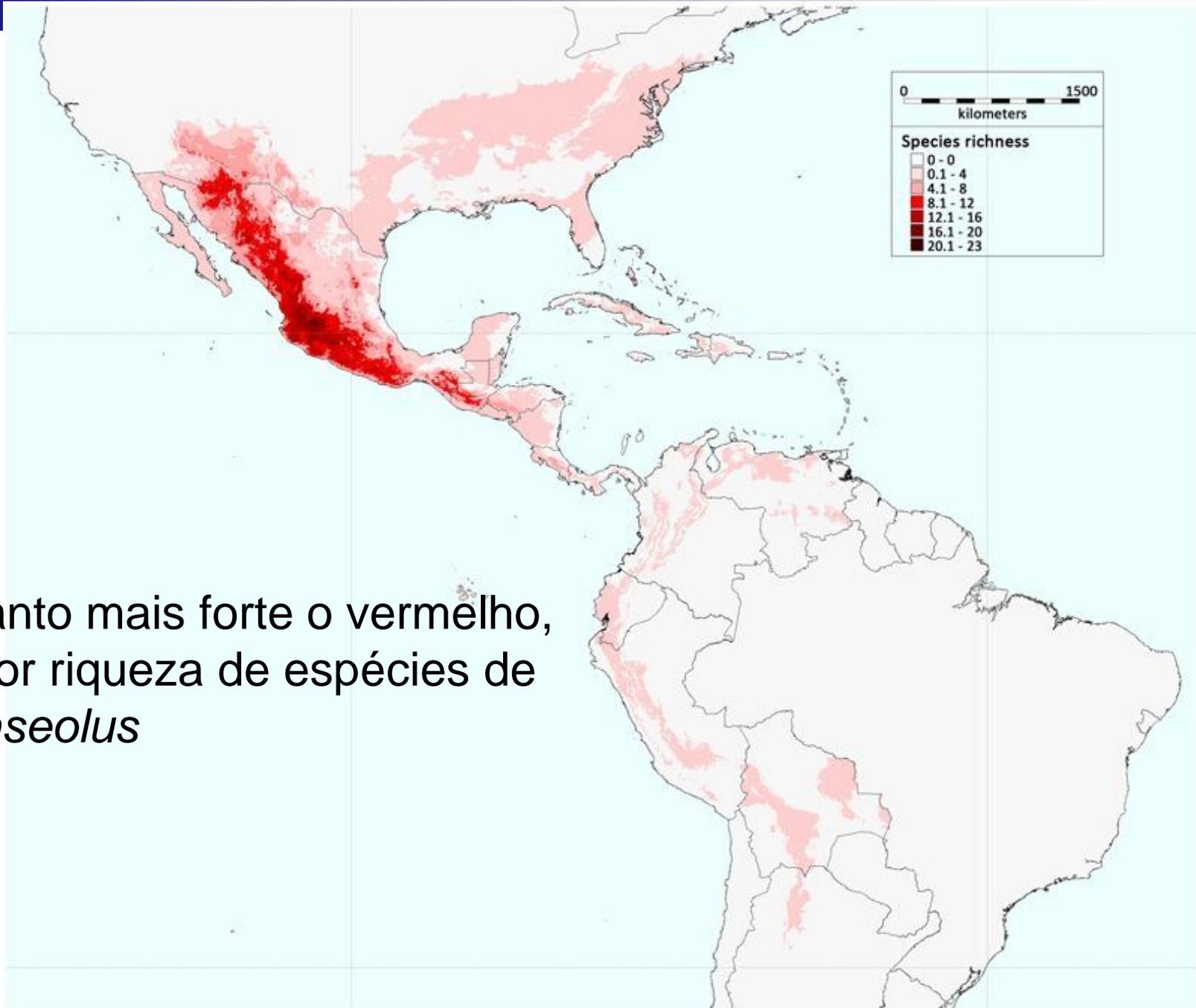
Predominantly autogamous

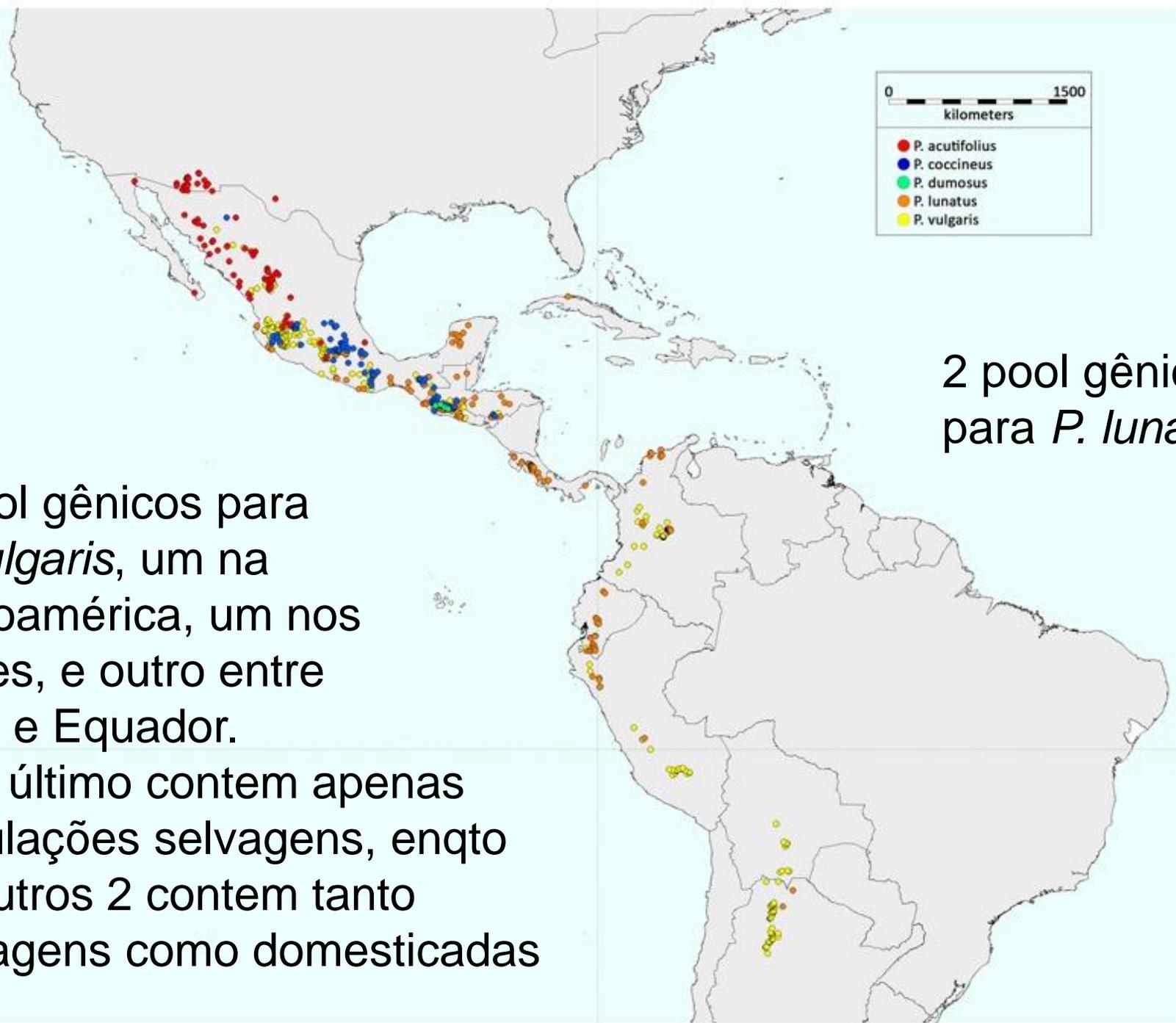
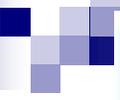
Annual / Perennial

685

Warm and humid

Quanto mais forte o vermelho,  
maior riqueza de espécies de  
*Phaseolus*



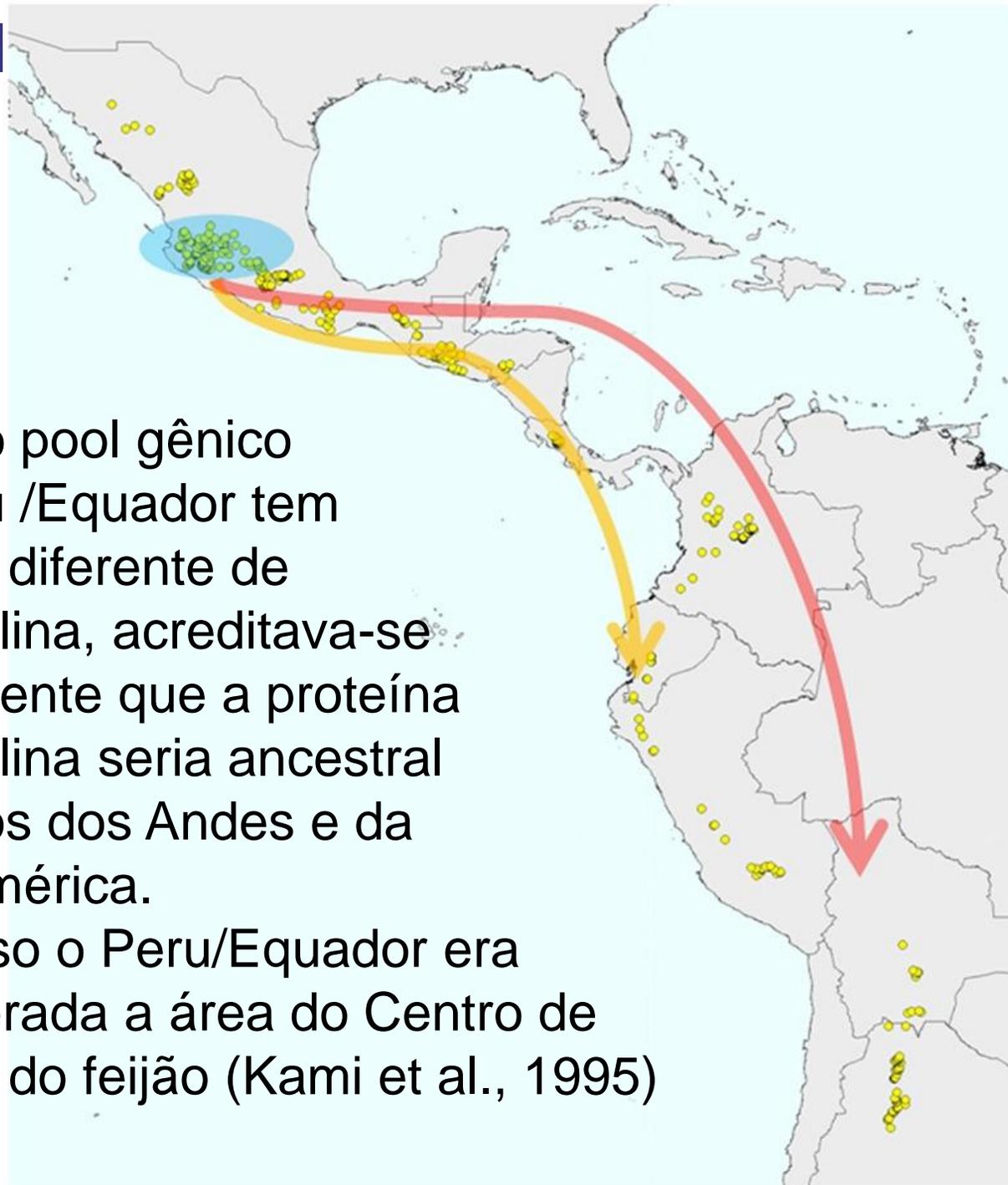


2 pool gênicos  
para *P. lunatus*

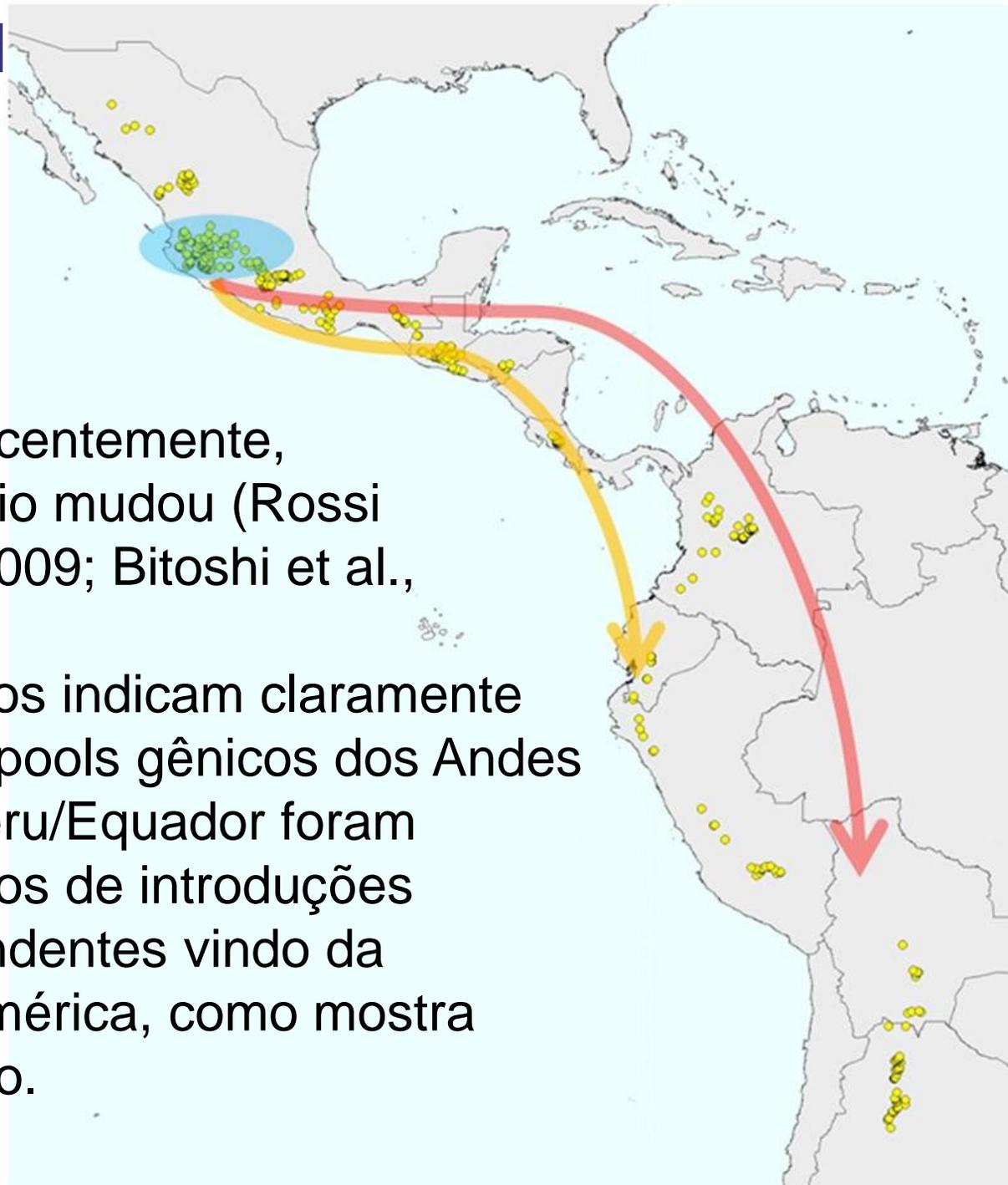
3 pool gênicos para  
*P. vulgaris*, um na  
Mesoamérica, um nos  
Andes, e outro entre  
Peru e Equador.  
Este último contem apenas  
populações selvagens, enqto  
os outros 2 contem tanto  
selvagens como domesticadas

Como o pool gênico do Perú /Equador tem um tipo diferente de Phaseolina, acreditava-se inicialmente que a proteína Phaseolina seria ancestral aos tipos dos Andes e da Mesoamérica.

Com isso o Peru/Equador era considerada a área do Centro de Origem do feijão (Kami et al., 1995)



Mais recentemente, o cenário mudou (Rossi et al., 2009; Bitoshi et al., 2012). Os dados indicam claramente que os pools gênicos dos Andes e do Peru/Equador foram derivados de introduções independentes vindo da Mesoamérica, como mostra o gráfico.

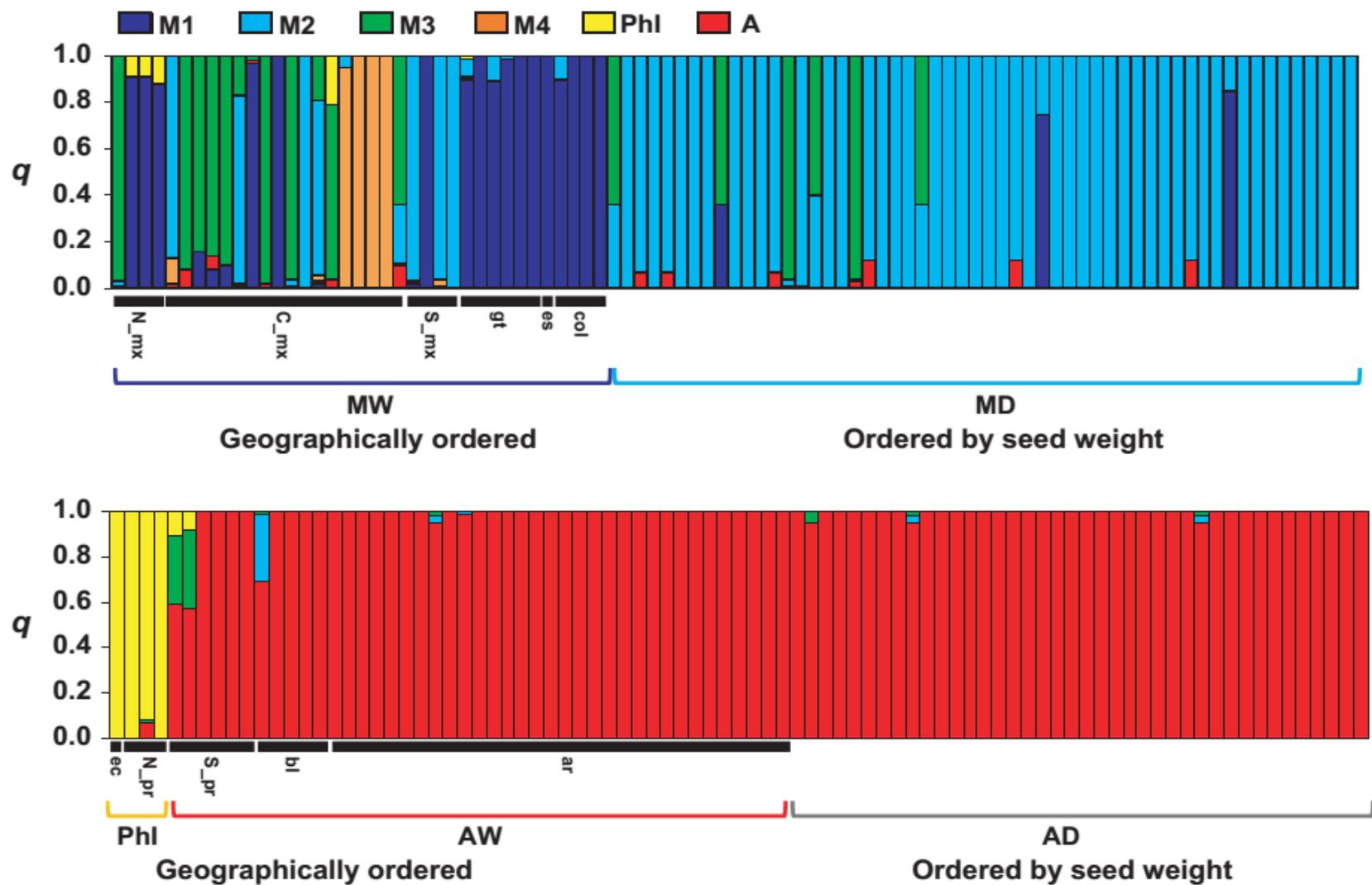


# Molecular analysis of the parallel domestication of the common bean (*Phaseolus vulgaris*) in Mesoamerica and the Andes

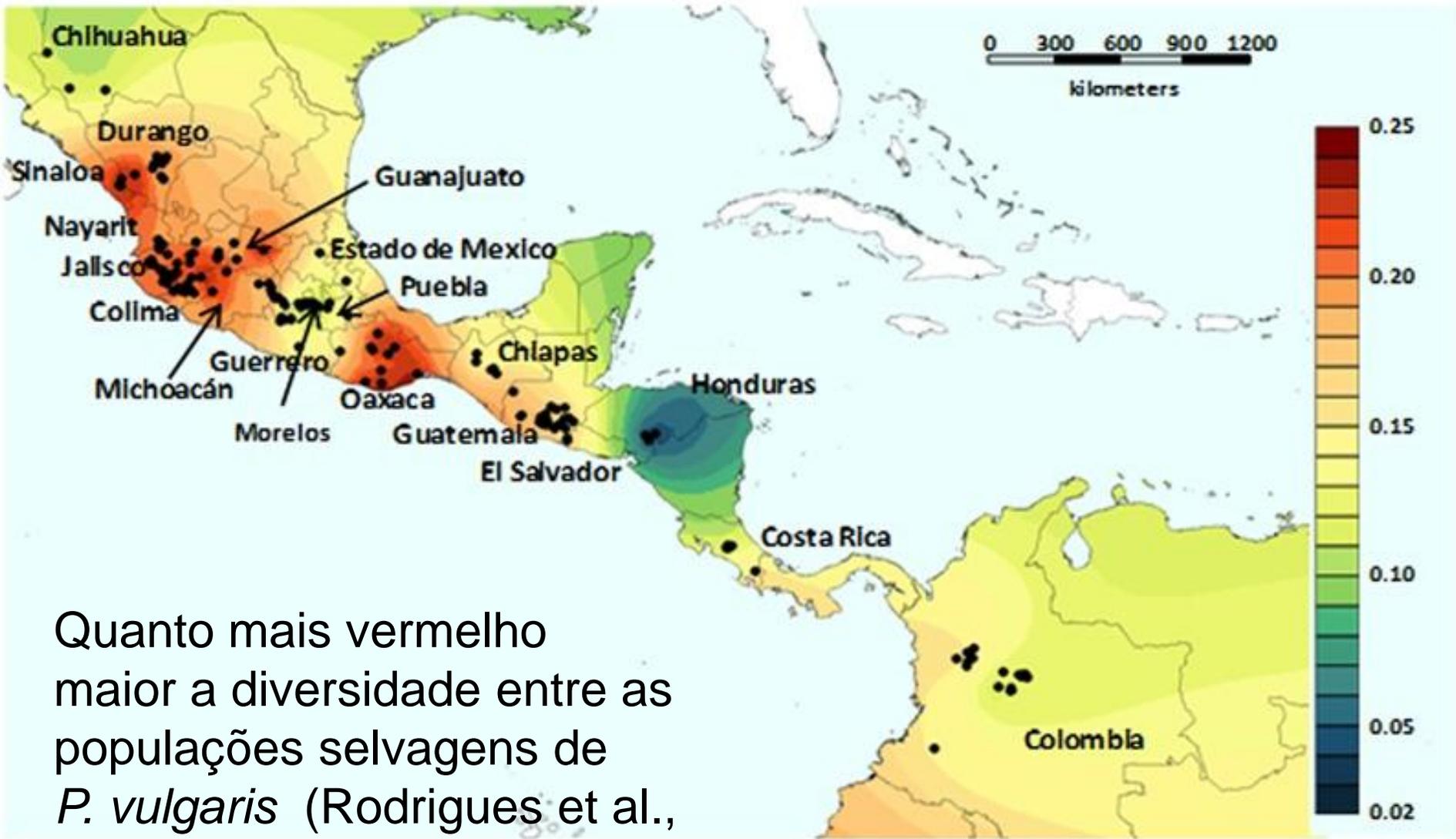
**Elena Bitocchi<sup>1</sup>, Elisa Bellucci<sup>1</sup>, Alessandro Giardini<sup>1</sup>, Domenico Rau<sup>2</sup>, Monica Rodriguez<sup>2</sup>, Eleonora Biagetti<sup>1</sup>, Rodolfo Santilocchi<sup>1</sup>, Pierluigi Spagnoletti Zeuli<sup>3</sup>, Tania Gioia<sup>3</sup>, Giuseppina Logozzo<sup>3</sup>, Giovanna Attene<sup>2</sup>, Laura Nanni<sup>1</sup> and Roberto Papa<sup>1,4</sup>**

<sup>1</sup>Dipartimento di Scienze Agrarie, Alimentari ed Ambientali, Università Politecnica delle Marche, Via Brecce Bianche, 60131, Ancona, Italy; <sup>2</sup>Dipartimento di Agraria, Università degli Studi di Sassari, Via de Nicola, 07100, Sassari, Italy; <sup>3</sup>Scuola di Scienze Agrarie, Forestali, Alimentari ed Ambientali, Università degli Studi della Basilicata, via dell'Ateneo Lucano, 10, 85100, Potenza, Italy; <sup>4</sup>Cereal Research Centre, Agricultural Research Council (CRA-CER), S.S. 16, Km 675, 71122, Foggia, Italy

- These findings show the importance of considering the evolutionary history of crop species as a major factor that influences their current level and structure of genetic diversity. Furthermore, these data highlight a single domestication event within each gene pool. Although the findings should be interpreted with caution, this evidence indicates the Oaxaca valley in Mesoamerica, and southern Bolivia and northern Argentina in South America, as the origins of common bean domestication.



**Fig. 2** Population structure, showing percentages of membership ( $q$ ) for each of the clusters identified (M1, M2, M3, M4, PhI, and A; colour-coded as indicated). Each accession of common bean (*Phaseolus vulgaris*) is represented by a vertical line divided into coloured segments, the lengths of which indicate the proportions of the genome attributed to each cluster. The wild accessions are ordered according to latitude: for Mesoamerica, from northern Mexico to Colombia: N\_mx, northern Mexico; C\_mx, central Mexico; S\_mx, southern Mexico; gt, Guatemala; es, El Salvador; col, Colombia; for South America, from Ecuador to northern Argentina: ec, Ecuador; N\_pr, northern Peru; S\_pr, southern Peru; bl, Bolivia; ar, Argentina. The countries of origin are indicated by the horizontal black bar. The domesticated accessions are ordered by seed weight. MW, Mesoamerican wild; MD, Mesoamerican domesticated; AW, Andean wild; AD, Andean domesticated; PhI, type I phaseolin (northern Peru–Ecuador).



Quanto mais vermelho maior a diversidade entre as populações selvagens de *P. vulgaris* (Rodrigues et al., 2016)

# Padrões de diversidade dos feijões fora do centro de domesticação

- Altos níveis de diversidade tem sido observado em nível mundial
- Centros secundários de diversidade: Península Ibérica; toda a Europa; Brasil; Centro-Oeste e Sudeste da África; e China
- ❖ No Brasil, embora haja maior proximidade com os Andes, há maior predominância de acessos Mesoamericanos  
→ múltiplas introduções em períodos que antecedem ou sucessivos à descoberta da América, parecem explicar este padrão.

## Padrões de diversidade dos feijões fora do centro de domesticação

- Na África, os dois pools gênicos (Andes e Mesoamérica) estão presentes, na mesma frequência
- Na China, prevalece os da Mesoamérica.
- Os dois pool gênicos foram introduzidos na Europa, mas os estudos indicam que o dos Andes prevalecem

## Um papel para introgressão adaptativa para a evolução dos feijões da Europa?

- ✓ Gioia et al. (2013) observou hibridações intensas entre os dois pool gênicos (Mesoamérica e Andes) na Europa, com frequência (40,2%) quase 4 vezes maior que nas Américas (12,3%)
- ✓ Isto se explica pelo isolamento geográfico dos dois pool gênicos nas Américas, sendo que após a introdução na Europa, genótipos dos dois pool gênicos co-existiam em áreas cultivadas pequenas → maior chance de haver cruzamentos
- ✓ Evidência de que toda a Europa se constitui em um centro secundário de diversidade para o feijão

# Evidence for Introduction Bottleneck and Extensive Inter-Gene Pool (Mesoamerica x Andes) Hybridization in the European Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) Germplasm

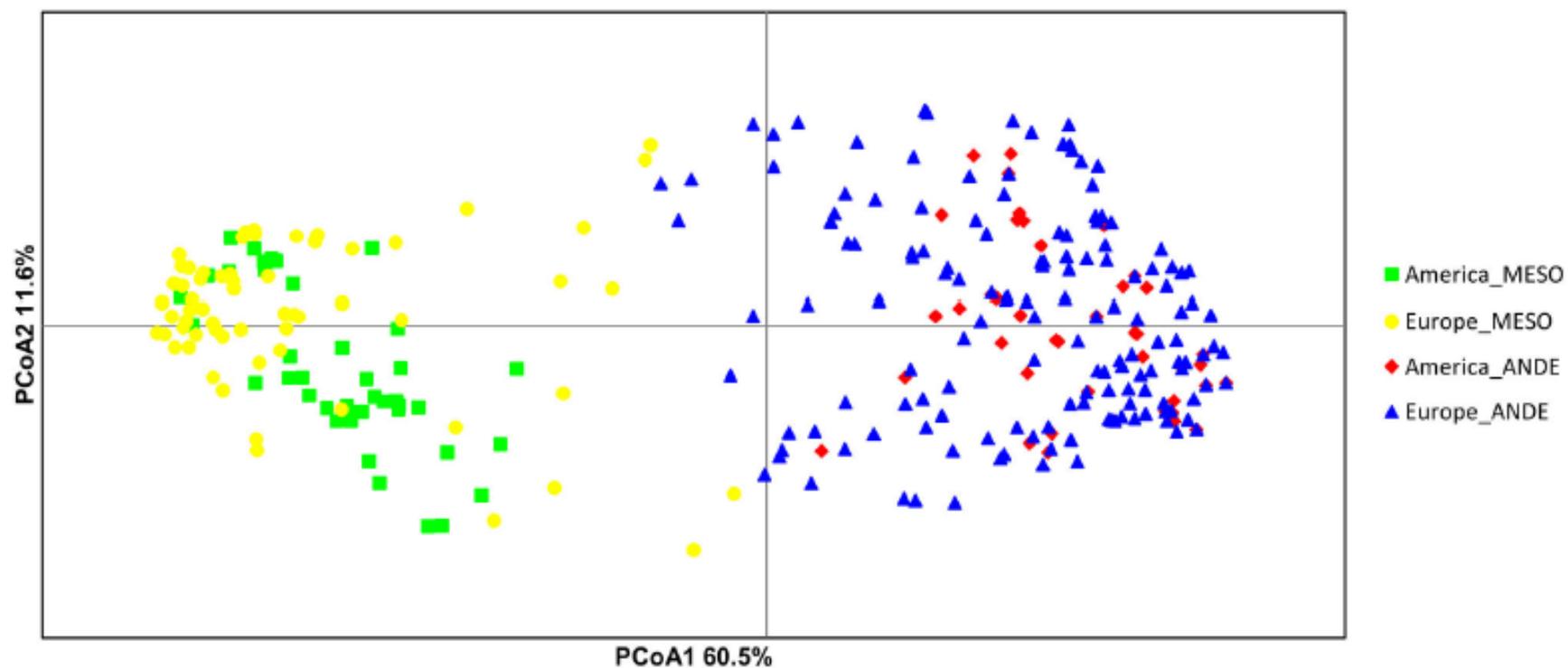
Tania Gioia<sup>1</sup>, Giuseppina Logozzo<sup>1</sup>, Giovanna Attene<sup>2</sup>, Elisa Bellucci<sup>3</sup>, Stefano Benedettelli<sup>4</sup>, Valeria Negri<sup>5</sup>, Roberto Papa<sup>3,6</sup>, Pierluigi Spagnoletti Zeuli<sup>1\*</sup>

**Table 4.** Hierarchical analysis of molecular variance (AMOVA) for 13 nuSSR markers in 345 Andean and Mesoamerican accessions of common bean from America and Europe.

Source of variation	df	Sum of squares	Variance components	Percentage of total variance	SSR - $\Phi_{PT}$	P-value
Between continents (America vs. Europe)	1	104.81	0.00	0	-0.333	n.s.
Between gene pools (Andean and Mesoamerican) within continent	2	1644.68	10.39	54	0.542	<0.0001
Among accessions within gene pool within continent	341	2994.18	8.78	46	0.389	<0.0001
Total	344	4743.66				

df: degree of freedom; significance tests with 10,000 permutations

doi: 10.1371/journal.pone.0075974.t004

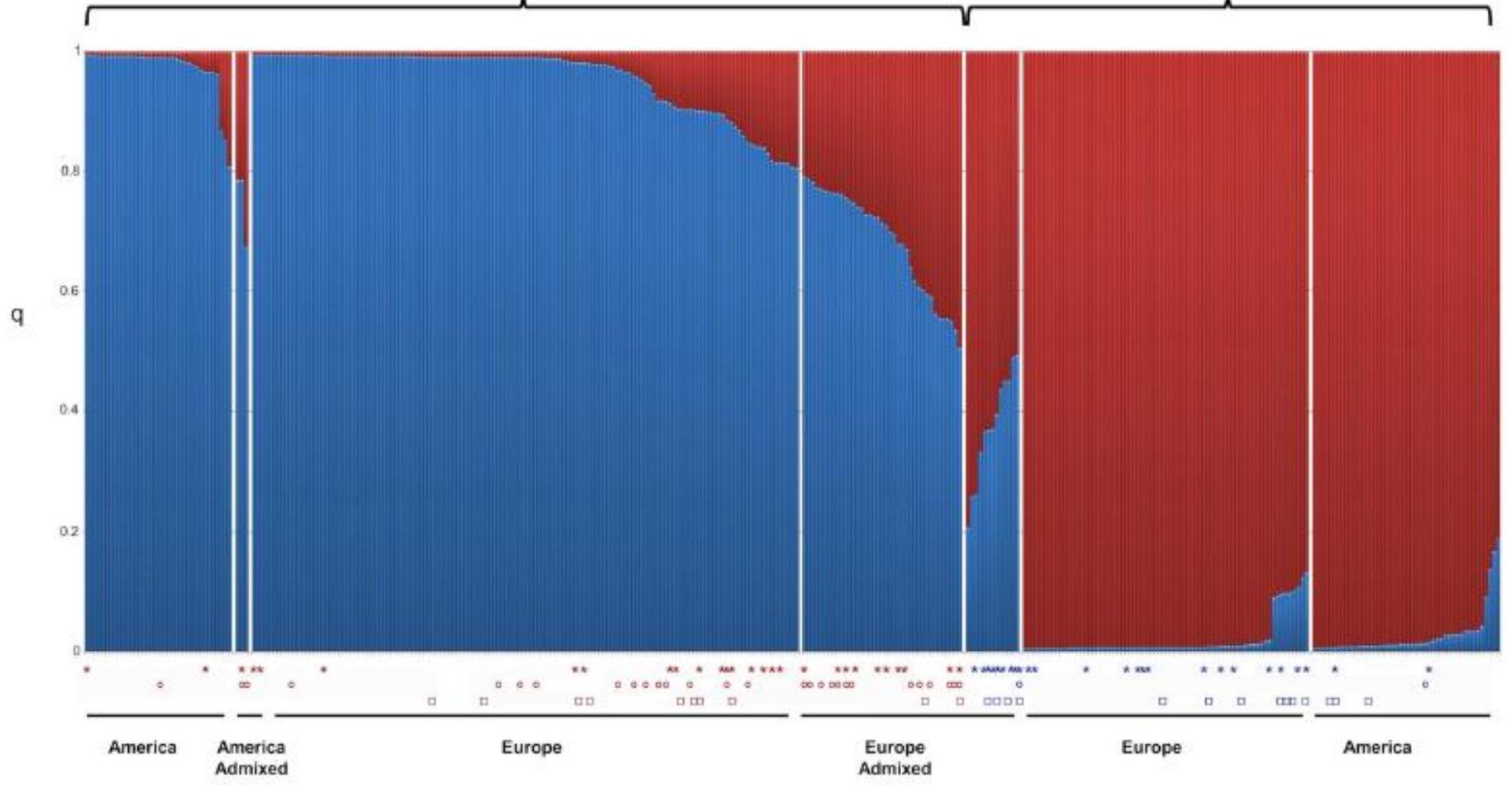


**Figure 1. Principal coordinate analysis (PCoA) of nuSSRs diversity among 345 Andean and Mesoamerican accessions of common bean from America and Europe.** The samples are color coded according to their gene pool and the continent of origin as identified by Bayesian STRUCTURE analysis.

doi: 10.1371/journal.pone.0075974.g001

# Andean sorted by continent

# Mesoamerican sorted by continent



### 3) Híbridação com espécies selvagens relacionadas ausentes (ou não) no centro de origem da cultura



*Manihot esculenta*

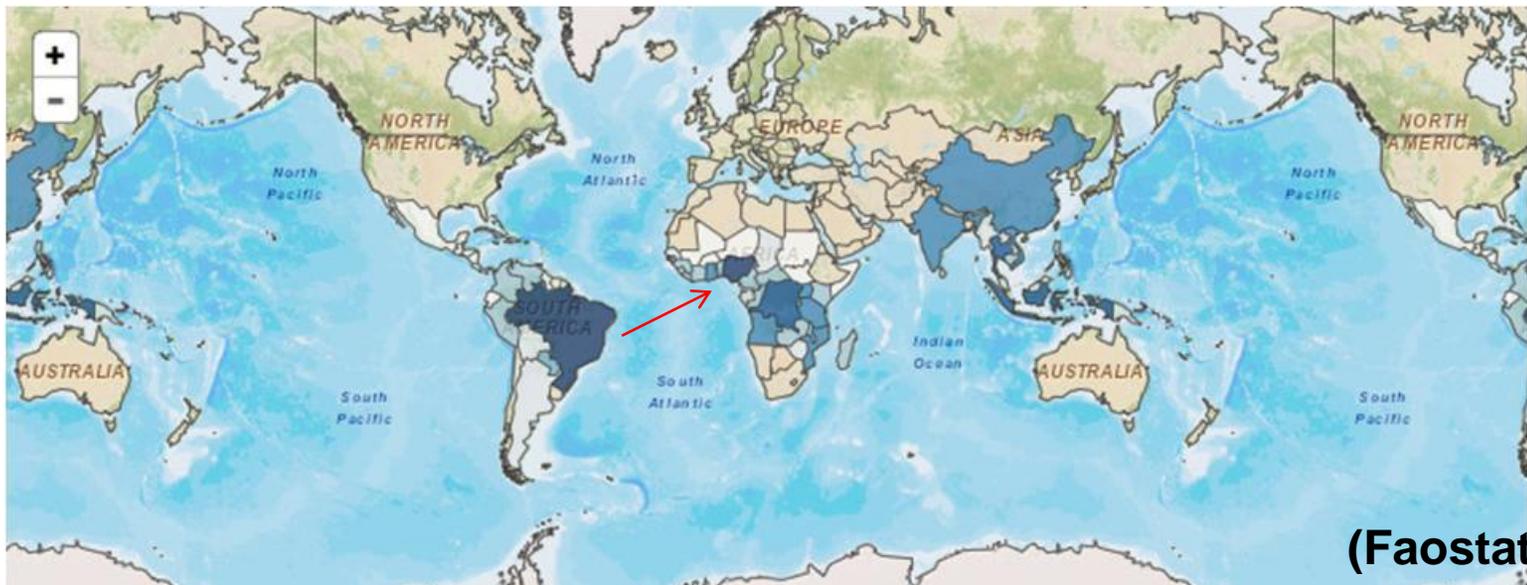


*Manihot glaziovii*

Ex: Mandioca (*Manihot esculenta*) -> introduzida pelos portugueses na África no século 16.

=> Cruzamentos com outra espécie introduzida (*Manihot glaziovii*) -> enxames de híbridos

=> *M. glaziovii* tem contribuído para resistência a vírus, a bactérias, resistência à seca e maior vigor.



(Faostat, 2015)

Ex: alfafa (*Medicago sativa*)

=> Importante leguminosa forrageira, de flores azuis.

=> Evoluiu na região da Turquia-Irã, se espalhou nas regiões do Mediterrâneo, mas não sobrevivia aos invernos frios da Europa Central.

=> Cruzamentos naturais com *M. falcata*, de flores amarelas, espécie selvagem indígena dessas regiões, resultou em variedades com características da *M. sativa* e a resistência ao frio da *M. falcata*.

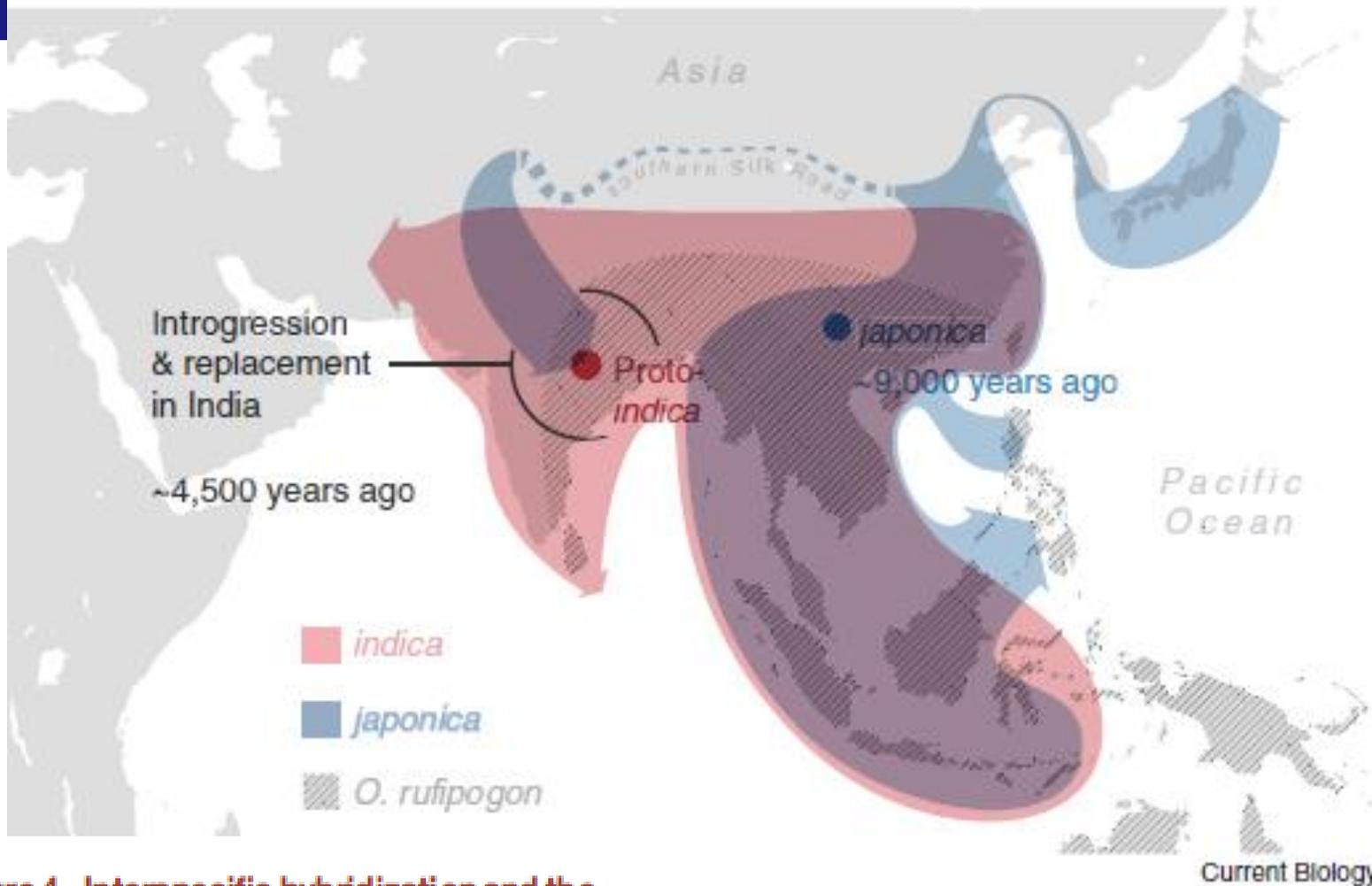
=> Introduzida nos EUA, mas somente alguns indivíduos sobreviventes deram origem a variedades adaptadas aos EUA.



Ex: arroz (*Oryza sativa*)

- ✓ Domesticado na China há 9.000 anos a partir de *O. rufipogon*
- ✓ Deu origem à subesp. *japonica*.
- ✓ Supesp. *japonica* foi introduzida no sul da Ásia há 4500 anos, provavelmente pela Índia (onde havia a esp. selvagem *O. nivara*)
- ✓ O cruzamento da subesp. *japonica* com *O. nivara* (selvagem ou cultivada – tentativa de domesticação) deu origem à subesp. *indica*, que se espalhou rapidamente e agora é o grupo de arroz que domina no mundo.





**Figure 4. Interspecific hybridization and the origin of indica rice.**

In this scenario, japonica rice was domesticated ~9,000 years ago from *O. rufipogon* and a proto-indica possibly started ~8,000 years ago from *O. nivara*. Japonica rice, moving via the Silk Road, is believed to have entered NW India and hybridized with the undomesticated proto-indica, providing domestication alleles and leading to indica.

Purugganan (2019)

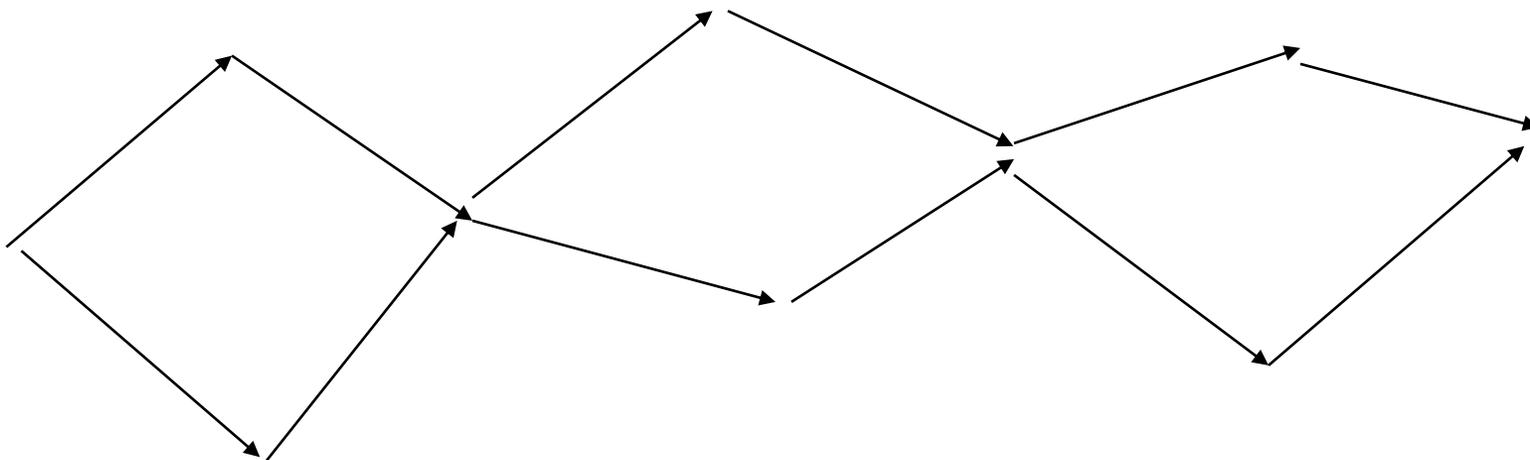
## Evolutionary Insights into the Nature of Plant Domestication

## Ciclos de Diferenciação-Hibridação

- => migração humana, levando suas plantas a novo ambiente
- => novas condições ecológicas => oportunidade de intercruzamento com variedades do novo local, ou mesmo com as espécies selvagens => amplificação da variabilidade
- => Populações separadas geograficamente e diferenciadas ecologicamente, quando se encontram, ocorrem cruzamentos e o ciclo se completa.

=> Ex: populações de raças de milho do México são trazidas para a América do Sul. Essas raças são modificadas devido à introgressão com raças da América do Sul. Depois de um tempo, essas raças modificadas são novamente levadas ao México, onde se cruzam com novas raças mexicanas => diversidade genética =>

**ciclos de diferenciação-hibridação**



## Manipulação da variação genética pelo Melhoramento

- Experimentos com hibridação em plantas tiveram início há 200 anos
  - a) Trazendo para um único cultivar a variação genética presente em cultivares separados ou em raças locais
    - => novas combinações gênicas
    - => aumento de produtividade, resistência a pragas e doenças, resistência ao frio
    - => melhoramento de caracteres quantitativos
  - b) Explorando os efeitos heteróticos
    - => vigor de híbridos; maior produtividade e > uniformidade
    - => Redução da variabilidade !!!!!

Substituição de variedades locais por var. melhoradas

# Desenvolvimento de novas variedades utilizando plantas transgênicas

Ex: plantas transgênicas tolerantes a herbicidas.

Dois tipos de riscos:

- 1) uso extensivo do mesmo herbicida por longo tempo pode levar ao surgimento de plantas daninhas tolerantes;
- 2) introgressão de genes de tolerância ao herbicida às plantas daninhas

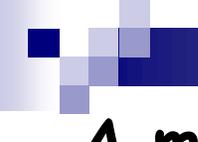
## Conclusões:

As fontes de variação na evolução das plantas cultivadas são as mesmas que na evolução das plantas em geral

A seleção pelo homem de caracteres de baixo valor seletivo na natureza deu início à domesticação de plantas

Os principais caracteres que separam as plantas cultivadas de seus progenitores selvagens possuem um controle genético simples, com um ou poucos genes envolvidos, ou com poucos QTLs de maior efeito

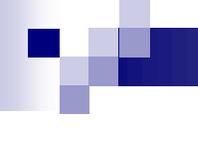
Outros caracteres de importância secundária também são controlados por poucos genes e outros por poligenes



A migração das culturas a novos territórios expôs as plantas a novas pressões de seleção, e à seleção de indivíduos mais adaptados às novas condições ecológicas

O aumento da variação por hibridação natural entre a cultura e as espécies selvagens relacionadas pode ter maior impacto sobre as espécies selvagens que sobre as culturas

Em alguns casos, entretanto, o estabelecimento da cultura em novos territórios só foi possível após a hibridação com espécies selvagens adaptadas ao local



A hibridação artificial permitiu que caracteres existindo em diferentes cultivares se juntassem em um único cultivar e os efeitos da heterose são comuns às plantas cultivadas

A produção de novas variantes tem sido obtida por mutagênese e transformação de plantas. Os conceitos de espécie e evolução devem ser revistos no futuro, já que os caracteres estão sendo transferidos de plantas isoladas reprodutivamente da cultura em questão.

## Referências bibliográficas:

Ladizinsky G. (1998) **Plant evolution under domestication.** Cap. 2. *Increasing diversity under domestication.* p.61-100.

Veasey et al. (2011) **Processos evolutivos e a origem das plantas cultivadas.** *Ciência Rural*, 41: 1218-1228.

Meyer, R.S.; Purugganan, M.D. (2013) **Evolution of crop species: genetics of domestication and diversification.** *Nature Reviews* 14: 840-852.

Purugganan (2019) **Evolutionary insights into the nature of plant domestication.** *Current Biology* 29: R705–R714.