

PADRÕES DE VARIAÇÃO FENOTÍPICA E ECOLOGIA DE *Oryzae* (POACEAE)  
SELVAGENS DA AMAZÔNIA

GIANCARLO CONDE XAVIER OLIVEIRA

Engenheiro Agrônomo

Orientador: Prof. Dr. Paulo Sodero Martins

Dissertação apresentada à Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiróz" da Universidade de São Paulo, para a obtenção do título de Mestre em Agronomia, Área de Concentração: Genética e Melhoramento de Plantas.

P I R A C I C A B A

Estado de São Paulo - Brasil

Janeiro- 1992

Oliveira, Giancarlo Conde Xavier  
048p Padrões de variação fenotípica e ecologia de  
*Oryzae* (Poaceae) selvagens da Amazônia. Piracicaba,  
1992.  
303p.

Diss.(Mestre) - ESALQ  
Bibliografia.

1. Arroz selvagem - Variação fenotípica - Amazônia
2. Genética ecológica I. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba

CDD 633.18

PADRÕES DE VARIAÇÃO FENOTÍPICA E ECOLOGIA DE *Oryzae* (POACEAE)  
SELVAGENS DA AMAZÔNIA

GIANCARLO CONDE XAVIER OLIVEIRA

Dissertação apresentada à Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiróz" da Universidade de São Paulo, para a obtenção do título de Mestre em Agronomia, Área de Concentração: Genética e Melhoramento de Plantas.

P I R A C I C A B A  
Estado de São Paulo - Brasil  
Janeiro- 1992

PADRÕES DE VARIAÇÃO FENOTÍPICA E ECOLOGIA DE *Oryzae* (POACEAE)  
SELVAGENS DA AMAZÔNIA

GIANCARLO CONDE XAVIER OLIVEIRA

Aprovada em: 03.08.93

Comissão julgadora:

Prof. Dr. Paulo Sodero Martins

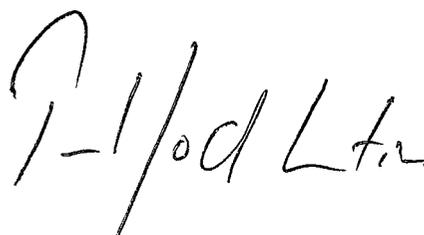
ESALQ/USP

Prof. Dr. Akihiko Ando

ESALQ/USP; CENA/USP

Prof. Dr. Hermógenes de Freiras Leitão

IB/UNICAMP



Prof. Dr. Paulo Sodero Martins  
Orientador

Ofereço esta dissertação à

Goretti

e dedico-a a meus pais Ary e Maria, ao

Edmundo, à Ana e à Flor.

Além disso, Deus restituiu Jó ao seu estado de outrora, tendo ele rogado pelos seus amigos, e acrescentou-lhe o duplo (...). Condoeram-se com ele e o consolaram pela desventura que Deus lhe tinha enviado, e cada qual o presenteou com uma piastra e um anel de ouro. Deus fez Jó prosperar mais do que antes, e chegou a possuir 14000 ovelhas e cabras, 6000 camelos, 1000 juntas de bois e 1000 jumentos (...). Depois disso, Jó viveu cento e quarenta anos, viu os filhos e os netos de quatro gerações.

Jó, 42, 10-16.

## AGRADECIMENTOS

Ao professor Paulo Sodero Martins, pela orientação segura, estímulo e amizade.

Ao técnico do CPATU/EMBRAPA Manoel dos Reis Cordeiro, pelo auxílio na coleta do material na Amazônia, sem o qual esta dissertação teria sido impossível.

À FAPESP, pela concessão do auxílio à pesquisa e à confiança em nós depositada.

A Ima Célia G. Vieira, pela inestimável ajuda em todas as etapas do programa, e a toda sua (minha) família.

À EMBRAPA/CPATU, por todas as facilidades providenciadas durante minha estada em Belém.

À tripulação do barco "Bubalus", da unidade da EMBRAPA no Médio Amazonas, e em especial ao seu comandante, Luís Alberto Figueiredo.

Aos funcionários do Museu Amapaense, especialmente ao sr. Jonas, e ao agrônomo Edson Alves, da EMBRAPA/Amapá pela ajuda na coleta.

Ao seu Mimi, vaqueiro do Marajó, pela hospedagem, guia e ajuda nas coletas.

Aos agrônomos Donato Nobre e Muriel Sarragoussi, do INPA, Manaus, pela hospedagem, apoio e sugestões para a coleta.

Aos funcionários do Departamento de Genética da ESALQ, em especial a Ronaldo José Rabello, Elizabeth Rodrigues e Alaor de Oliveira.

Ao Professor Dr. Akihiko Ando, que indiretamente estimulou o professor Sodero a me propor o tema desta dissertação, pelo apoio em todos os momentos de sua execução, principalmente no ensaio de germinação.

A Heloísa Facchini, pela assistência denodada na área de informática.

Aos colegas Carlos Augusto Colombo, Maria Bernardete Lovato, Pires, Rosângela Simeão, Levi de Moura, Roberto Cury, Heidelinde Karla Avedikian, Arlete Benedetti Marchi, Maria Lúcia C. Vieira pelo apoio e amizade durante toda a execução da dissertação.

À doutora Tatiana Sendulski, por me ter iniciado entusiasticamente na área da Agrostologia, e, em especial, no gênero *Oryza*.

À Maria Chieno Suemitsu, pela amizade e por continuar a iniciação da Dra. Tatiana com o mesmo entusiasmo.

Aos professores Cássio Godói e Gabriel Sarriés, do Departamento de Matemática e Estatística da ESALQ, pela colaboração inestimável na análise estatística dos dados, aos professores Isaías O. Geraldi, do departamento de Genética da ESALQ e Cosme Damião Cruz, da Universidade Federal de Viçosa, pelas sugestões no planejamento dos experimentos de germinação, e a João Carlos Viana de Oliveira, do Centro de Informática na Agricultura, da ESALQ, pela ajuda na análise estatística dos dados.

À Silvana Marchizelli Gregório pela revisão de referências bibliográficas.

Aos pescadores e ribeirinhos da Amazônia.

## SUMÁRIO

	Página
RESUMO.....	ix
SUMMARY.....	xii
LISTA DAS FIGURAS.....	xv
LISTA DAS TABELAS.....	ixx
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. OBJETIVOS.....	4
3. REVISÃO DE LITERATURA.....	6
3.1. Histórico dos relatos sobre a ocorrência e o uso das espécies de <i>Oryza</i> no Brasil (de 1500 ao começo do século XX).....	6
3.2. Taxonomia de <i>Oryza</i> .....	26
3.2.1. As espécies sul-americanas.....	33
3.3. Germinação e dormência em <i>Oryza</i> .....	71
3.4. Caracterização do ambiente.....	81
4. MATERIAL E MÉTODOS.....	86
4.1. Coleta do material.....	86
4.2. Ensaio de germinação de sementes.....	90
4.2.1. Organização do material.....	90
4.2.2. Delineamento experimental, instalação e leitura.....	91
4.2.3. Análise estatística.....	98

	Página
4.3. Ensaio de caracterização morfofenológica.....	98
4.3.1. Origem do material.....	98
4.3.2. Delineamento experimental e instalação..	108
4.3.3. Quantificação dos caracteres.....	109
4.3.4. Análise estatística.....	119
5. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	124
5.1. Análise dos efeitos de imersão, temperatura e espécie sobre a germinação.....	124
5.2. Ensaio de caracterização morfofenológica.....	143
5.2.1. Análise univariada.....	143
5.2.2. Análise multivariada.....	215
5.3. A origem das <i>Oryzae</i> sul-americanas.....	234
6. CONCLUSÕES.....	245
Anexo 1.....	252
Anexo 2.....	284
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	293

PADRÕES DE VARIAÇÃO FENOTÍPICA E ECOLOGIA DE *Oryzae*  
(POACEAE) SELVAGENS DA AMAZÔNIA

Autor: GIANCARLO CONDE XAVIER OLIVEIRA  
Orientador: PAULO SODERO MARTINS

RESUMO

Em viagem realizada em 1988 à Amazônia, foram coletadas sementes de várias populações de 3 das 4 espécies selvagens de *Oryza* do Brasil, *O. glumaepatula*, que é diplóide, *O. alta* e *O. grandiglumis*, que são tetraplóides. Destas populações, 9 de *O. glumaepatula*, 5 de *O. alta* e 5 de *O. grandiglumis* foram avaliadas quanto à morfologia e fenologia num experimento instalado em vasos num terreno onde a variação de condições ambientais supõe-se fosse razoavelmente pequena.

Amostras representativas de cada espécie foram avaliadas em ensaios de germinação onde se investigaram os efeitos de imersão, da temperatura, da espécie e das interações entre estes fatores. Havia dois tratamentos de imersão: um com imersão em aproximadamente 2 cm de água e outro sem imersão; 5 temperaturas: 22°, 27°, 32°, 37° e 42°C; e as três espécies: *O. glumaepatula*, *O. alta* e *O. grandiglumis*.

Constatou-se que a imersão em água, que provoca anoxia, retardou a germinação, o que concorda com o comportamento de *O. sativa* em experimentos de outros autores. *Oryza* está muito bem adaptada à imersão, mas, aparentemente, a germinação ocorre na época

em que as águas baixam e grandes extensões de terra ficam emersas. A tolerância à imersão é maior em *O. glumaepatula* que nas outras, o que coaduna-se com a observação feita *in loco* e experimentalmente de que aquela espécie é mais dependente de águas perenes do que *O. alta* e *O. grandiglumis*.

As temperaturas de máxima germinação foram as de 22°C para *O. glumaepatula*, 27°C para *O. grandiglumis* e 32°C para *O. alta*. O aumento na temperatura causou um aumento da sensibilidade à imersão. A 42°C, a germinação quase cessou em todas as espécies, como acontece com *O. sativa*.

Ao que parece, 11 meses após a coleta ainda havia dormência de sementes. Temperaturas constantes têm capacidade de quebrar a dormência de arroz, apesar de as alternadas serem mais eficazes. Neste trabalho, as melhores temperaturas constantes para quebra de dormência foram: *O. glumaepatula*: 22° a 32°C; *O. alta*: 22° a 37°C; *O. grandiglumis*: 22° a 27°C.

Os 37 caracteres morfofenológicos medidos foram submetidos a análise estatística univariada e multivariada. Foram revelados polimorfismos para alguns caracteres qualitativos e uma considerável quantidade de variabilidade fenotípica intra- e interpopulacional para vários caracteres. O padrão clinal da variabilidade intraespecífica em *O. glumaepatula* manifestou-se em diversos graus dependendo do caráter, mas tornou-se patente com a associação das duas primeiras variáveis canônicas. As causas desse modo de variação podem ser a adaptação a gradientes ambientais e/ou o fluxo gênico entre populações próximas, possível graças ao grau intermediário da taxa de cruzamento e à migração de indivíduos levados pela correnteza.

A análise multivariada discriminou muito bem as três espécies, mas houve uma forma intermediária entre *O. alta* e *O. grandiglumis* quando se considerou o comprimento de lemas estéreis, caráter normalmente usado em chaves dicotômicas. Essa forma sugere a ocorrência de hibridação interespecífica em áreas de simpatria, que parecem ser raras.

A distribuição do florescimento em *O. glumaepatula* é bimodal, com picos em maio-junho e em outubro-novembro. Em *O. alta* e em *O. grandiglumis*, ela é unimodal com pico em maio-junho. O mais provável é que as plantas sejam sensíveis ao fotoperíodo. Os períodos de florescimento das populações de todas as espécies se interseccionam de modo a anular a probabilidade de isolamento reprodutivo temporal. O isolamento entre diplóides e tetraplóides é citológico e entre populações de *O. glumaepatula* é provavelmente geográfico, mas parcial.

PATTERNS OF PHENOTYPIC VARIATION AND ECOLOGY OF WILD  
AMAZONIAN *Oryzae* (POACEAE)

Author: GIANCARLO CONDE XAVIER OLIVEIRA  
Adviser: PAULO SODERO MARTINS

SUMMARY

In a trip carried out in 1988 in Amazonia, seeds of several populations of 3 out of the 4 Brazilian species, viz., the diploid *O. glumaepatula*, and the tetraploid *O. alta* and *O. grandiglumis*, were collected. Of these populations, 9 of *O. glumaepatula*, 5 of *O. alta* and 5 of *O. grandiglumis* were assessed as to morphology and phenology by an experiment set in pots in a fenced land where environmental conditions were supposed to be reasonably homogeneous.

Representative samples of each species were assessed in germination experiments in which the effects of immersion, temperature, species and the interactions among these factors were investigated. There were two immersion treatments: with immersion in an approximately 2 cm deep water layer and without immersion; 5 temperatures: 22°, 27°, 32°, 37° and 42°C; and the 3 species: *O. glumaepatula*, *O. alta* and *O. grandiglumis*.

It was verified that immersion in water, that provokes anoxia, delayed germination, what agrees with the behaviour of *O. sativa* in other authors' papers. *Oryza* is very well adapted to immersion, but, apparently, germination occurs during the period in

wich water level lowers and great extensions of land get emmersed. Tolerance to immersion is greater in *O. glumaepatula* than in the other species, what agrees with *in loco* and experimental observations that the former is more dependent on perennial water than *O. alta* and *O. grandiglumis*. The maximum germination temperatures were 22°C for *O. glumaepatula*, 27°C for *O. grandiglumis* and 32°C for *O. alta*. The increase in temperature caused the sensibility to immersion to augment. At 42°C, germination almost ceased in all species, as it does in *O. sativa*.

Apparently, 11 months after harvest, there still was seed dormancy. Constant temperatures are able to break dormancy in rice, although alternate ones are more efficient. In this paper, the best constant temperatures for breaking dormancy were: *O. glumaepatula*: 22° to 32°C; *O. alta*: 22° to 37°C; *O. grandiglumis*: 22° to 27°C.

The 37 morphophenologic characters measured were submitted to univariate and multivariate analysis. Polymorphisms were revealed for some qualitative characters and also a considerable quantity of intra- and interpopulational variability for several characters. The clinal pattern of intra-specific variability in *O. glumaepatula* was displayed in several degrees depending upon the character, but became clear with the association of the first two canonical variables. The causes of this modes of variation may be adaptation to environmental gradients and/or gene flow among near populations, that is possible once species have intermediate crossing rates and there are migration of individuals taken by the riverstream.

Multivariate analysis discriminated very well the three species, but there occurred a form intermediate between *O. alta* and *O. grandiglumis* as to the length of sterile lemmas, a character normally used in dicotomic keys. These forms suggest the occurrence of interspecific hybridization in sympatry areas, that seem to be rare.

Flowering distribution in *O. glumaepatula* is bimodal, with peaks in May-June and in October-November. In *O. alta* and in *O. grandiglumis*, it is unimodal with a peak in May-June. Most probably, the plants are sensitive to photoperiod. The flowering periods of populations of all species overlap so to annul the probability of temporal reproductive isolation. The isolation between diploids and tetraploids is cytological and among populations of *O. glumaepatula* it is likely to be geographic, though partial.

## LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 3.2.1. Espiguetas das 22 espécies do género <i>Oryza</i> .....	32
Figura 3.2.2. Distribuição das espécies do género <i>Oryza</i> , grupo <i>Officinalis</i> .....	45
Figura 3.2.3. Distribuição das espécies do género <i>Oryza</i> , grupo <i>Sativa</i> .....	45
Figura 4.3.1. Estuário dos rios Amazonas e Tocantins; localização das populações coletadas.....	104
Figura 4.3.2. Região da foz do rio Tapajós e do Lago Grande de Monte Alegre; localização das populações coletadas.....	105
Figura 4.3.3. Região entre a foz do rio Manacapuru e a foz do rio Solimões.....	106
Figura 4.3.4. Região da foz do rio Negro; ilhas situadas no rio Solimões e igarapés afluentes dele.....	107
Figura 5.1.1. Efeito da temperatura sobre $G$ e $N_v$ dentro de espécie e de imersão.....	129
Figura 5.1.2. Efeito da temperatura sobre $\sigma_t^2$ e $IVEr$ dentro de espécie e de imersão.....	130
Figura 5.1.3. Efeito da temperatura sobre $M$ e $V_m$ dentro de espécie e de imersão.....	134
Figura 5.2.1. Distribuição dos valores de Comprimento de Limbo e de Largura de Limbo em 20 populações.....	156
Figura 5.2.2. Distribuição de valores de Razão Comprimento/Largura de Limbo e de Comprimento de Lígula em 20 populações.....	159

## Lista de Figuras (Cont.)

Figura 5.2.3.	Distribuição de valores de Largura de Colmo e de Número de Folhas em 20 populações.....	160
Figura 5.2.4.	Distribuição de valores de Número de Colmos e de Comprimento de Colmo em 20 populações.....	164
Figura 5.2.5.	Distribuição de valores de Número de Ramificações no Colmo e do Índice de Prostração em 20 populações.....	166
Figura 5.2.6.	Distribuição de valores de Índice de Cobertura e de Coloração de Limbo em 20 materiais.....	170
Figura 5.2.7.	Distribuição de valores da Coloração da Bainha e da Coloração da Aurícula em 20 populações.....	173
Figura 5.2.8.	Distribuição de valores do Comprimento do Limbo da Folha Bandeira em 14 populações e do Número de Panículas por Colmo em 20 populações.....	174
Figura 5.2.9.	Distribuição de valores do Número de Panículas por Planta em 20 populações e do Número de Ramos por Panícula em 14 populações.....	176
Figura 5.2.10.	Distribuição de valores do Número de Antécios por Panícula em 14 populações e do Número de Antécios por Planta em 20 populações.....	180
Figura 5.2.11.	Distribuição de valores do Comprimento de Espigueta e da Largura de Espigueta em 14 populações.....	181
Figura 5.2.12.	Distribuição de valores da Razão Comprimento/Largura de Espigueta e do Comprimento do Primeiro Lema Estéril em 14 populações.....	185

## Lista de Figuras (Cont.)

Figura 5.2.13. Distribuição de valores do Comprimento do Segundo Lema Estéril e do Diâmetro de Arista em 14 populações.....	186
Figura 5.2.14. Distribuição de valores do Comprimento de Arista e do Comprimento de Antera em 14 populações.....	190
Figura 5.2.15. Distribuição de valores do Comprimento de Estigma e da Coloração de Estigma em 14 populações.....	191
Figura 5.2.16. Distribuição de valores da Coloração de Arista e do Comprimento de Panícula em 14 populações.....	194
Figura 5.2.17. Distribuição de valores de Dias Para Emergência e de Número de Dias para o Florescimento em 14 populações.....	199
Figura 5.2.18. Distribuição de valores da Amplitude de Florescimento e do Desvio Padrão dos Dias para o Florescimento em 14 populações.....	201
Figura 5.2.19. Distribuição de valores do Dia Médio de Florescimento em 14 populações.....	203
Figura 5.2.20. Distribuição do florescimento das populações 3.2. e 4.3. no decorrer do ano.....	204
Figura 5.2.21. Distribuição do florescimento das populações 4.7., 4.8. e 4.9. no decorrer do ano.....	205
Figura 5.2.22. Distribuição do florescimento das populações 4.10.A, 5.1., 6.16.e 6.14. no decorrer do ano.....	206
Figura 5.2.23. Distribuição do florescimento das populações 4.13., 4.1., 4.4., 4.12., 4.11.A. e 6.6. no decorrer do ano.....	207
Figura 5.2.24. Distribuição do florescimento das populações 6.8.1., 6.9., 6.10., 6.12., D.s.1. e D.s.2. no decorrer do ano.....	208

## Lista de Figuras (Cont.)

Figura 5.2.25. Distribuição do florescimento total das populações da ensaio e do florescimento total na natureza com base em exsicatas.....	209
Figura 5.2.26. Distribuição dos períodos de florescimento de todas as populações do ensaio.....	211
Figura 5.2.27. Distribuição dos valores da primeira variável canônica com base em 17 caracteres.....	217
Figura 5.2.28. Distribuição dos valores da segunda variável canônica com base em 17 caracteres.....	217
Figura 5.2.29. Distribuição dos valores da primeira variável canônica com base em 37 caracteres.....	218
Figura 5.2.30. Distribuição dos valores da segunda variável canônica com base em 37 caracteres.....	218
Figura 5.2.31. Distribuição dos indivíduos de 14 populações no plano variável canônica 1 x variável canônica 2 com base em 37 caracteres.....	220
Figura 5.2.32. Distribuição dos indivíduos de 14 populações no plano variável canônica 1 x variável canônica 3 com base em 37 caracteres.....	220
Figura A.1.1. Distribuição das espécies do gênero <i>Oryza</i> : <i>O. schlechteri</i> , <i>O. longiglumis</i> e <i>O. ridleyi</i> .....	257
Figura A.1.2. Distribuição das espécies do gênero <i>Oryza</i> : <i>O. brachyantha</i> , <i>O. granulata</i> e <i>O. meyeriana</i> .....	257

## LISTA DE TABELAS

	Página
Tabela 3.1. Espécies do gênero <i>Oryza</i> com número $2n$ e fórmulas genômicas.....	31
Tabela 3.2. Caracteres morfológicos das espécies sul-americanas do complexo <i>Officinalis</i> .....	37
Tabela 3.3. Descrição comparada das espécies de <i>Oryza</i> do grupo <i>Sativa</i> .....	49
Tabela 4.1. Fórmulas, símbolos e unidades das variáveis de germinação.....	96
Tabela 4.2. Lista dos códigos das populações, seu número de repetições e seu local de origem.....	99
Tabela 4.3. Trimestre mais seco e precipitação total durante o trimestre mais seco em cada população.....	123
Tabela 5.1.1. Análise de variância de 6 variáveis resposta do ensaio de germinação.....	126
Tabela 5.1.2. Teste de Tukey para as médias de imersão, em três níveis: global, dentro de espécie e dentro de temperatura.....	128
Tabela 5.1.3. Teste de Tukey para as médias de temperatura, em três níveis: global, dentro de imersão e dentro de espécie.....	136
Tabela 5.1.4. Teste de Tukey para as médias de espécies, em três níveis: global, dentro de imersão e dentro de temperatura.....	139
Tabela 5.2.1. Médias e desvios-padrões populacionais de 37 caracteres em 19 populações selvagens de <i>Oryza</i> .....	144
Tabela 5.2.2. Coeficientes das variáveis originais nas variáveis canônicas 1 e 2 da análise com 17 caracteres e 20 populações.....	221
Tabela 5.2.3. Coeficientes das variáveis originais nas variáveis canônicas 1 e 2 da análise com 37 caracteres e 14 populações.....	222

## Lista de tabelas (Cont.)

Tabela 5.2.4. Valores individuais máximos e mínimos de 37 caracteres de cada espécie de <i>Oryza</i> , e as populações em que foram observados.....	226
---	-----

## 1. INTRODUÇÃO

O gênero *Oryza* aparentemente surgiu logo no começo da história evolutiva das gramíneas, no Mesozóico, e suas espécies se espalharam por todas as regiões quentes e úmidas de todos os continentes. Das espécies atuais, que habitam a América, África, Ásia e Oceania, duas, *O. sativa* e *O. glaberrima*, surgiram através da domesticação a partir de espécies selvagens, respectivamente, *O. rufipogon*, na Ásia, e *O. barthii*, na África. Na América, onde habitam *O. glumaepatula* (*O. perennis*), *O. alta*, *O. latifolia* e *O. grandiglumis*, curiosamente nenhuma domesticação ocorreu.

Essas quatro espécies oferecem vários aspectos interessantes para serem estudados, além da não domesticação. São todos parentes selvagens do arroz, o cereal mais importante no Terceiro Mundo, e *O. glumaepatula* apresenta boa cruzabilidade com *O. sativa*, de modo que, por métodos convencionais ou não, as espécies são um reservatório gênico a ser explorado no melhoramento do arroz, como vem ocorrendo com as espécies asiáticas.

Além disso, elas são reputadas como excelentes forrageiras, especialmente apropriadas para ambientes alagadiços e, portanto, para a bubalinocultura.

São plantas hidrófitas, que se reproduzem tanto por via sexuada e seminal, como por via vegetativa, através de caules decumbentes e de partes destacadas da planta-mãe. Portanto são ótimo material para o estudo das estratégias reprodutivas envolvendo alocação de energia para os órgãos florais e para órgãos vegetativos envolvidos na reprodução, um assunto ainda não muito explorado.

A sua distribuição geográfica ainda é um campo aberto para a investigação, pois ainda não existe um mapa detalhado de sua localização. Sabe-se que pelo menos *O. alta* e *O. latifolia* ocupam uma amplitude muito grande de latitudes, estendendo-se, no Brasil, desde a Amazônia até Santa Catarina ( embora haja uma clássica confusão taxonômica entre as espécies, que dificulta sua distinção e pode invalidar aquela asserção). Isso implica numa diversidade muito grande de ambientes à qual as espécies devem responder com uma correspondente variabilidade genética. As estruturas genética e reprodutiva de populações de todas essas regiões ecogeográficas devem ser estudadas e relacionadas com a heterogeneidade ambiental.

Uma outra questão interessante é a dos padrões de fluxo gênico entre as populações. Sendo plantas hidrófitas, a dispersão de sementes parece ser bastante influenciada pela rede hidrográfica.

Ao lado da investigação destes problemas, o estudo de aspectos básicos da biologia, como ecologia de sementes e morfometria, é necessário, pois se sabe muito pouco a respeito disso, principalmente com relação às tetraplóides, *O. alta*, *O. grandiglumis* e *O. latifolia*. Com as espécies sul-americanas de *Dryza*

ocorre um fato curioso. A maioria dos estoques de germoplasma disponíveis no mundo é proveniente de muito poucas coletas, mormente realizadas em 1961 pelo Prof. Hiko-Ichi Oka, do Instituto Nacional de Genética, no Japão, de modo que a variabilidade não é muito grande. Hoje em dia, paradoxalmente, existem cada vez mais estudos sobre genética molecular desse material, enquanto que a caracterização de raças geográficas, e outros tópicos simples não mereceram muitos esforços de pesquisa. Como se verá no item seguinte, o objetivo geral deste trabalho foi começar a conhecer um pouco melhor a biologia básica das *Oryzae* americanas.

## 2. OBJETIVOS

A escolha da maioria dos objetivos foi bastante influenciada pelo fato de estarmos iniciando uma linha de pesquisa com um grupo de espécies ainda não explorado pelo Setor de Genética Ecológica do Departamento de Genética, embora aplicando a ela o arcabouço teórico costumeiro.

Como estas espécies continuarão a ser estudadas pelo autor depois do mestrado, a dissertação inclui tópicos que terão utilidade em pesquisas futuras, principalmente naquelas que reutilizarem métodos empregados aqui.

Foram os objetivos deste estudo:

- a) o levantamento histórico dos relatos sobre a ocorrência natural e a introdução de espécies de *Dryza* no Brasil.
- b) organizar e atualizar as informações sobre taxonomia clássica de *Dryza*, tema tradicionalmente caótico; incluímos todas as espécies, pois pretendemos obtê-las e realizar estudos comparativos com todas elas no futuro. (As não americanas estão no Anexo 1)

- c) verificar o efeito da imersão em água e de temperaturas constantes sobre a germinação das espécies *O. glumaepatula*, *O. alta* e *O. grandiglumis*.
- d) detectar e quantificar padrões de variabilidade fenotípica intra-e interpopulacional e interespecífica nas supracitadas espécies.
- e) obter o gráfico da densidade de florescimento ao longo do ano de cada população e espécie, elemento básico da estrutura reprodutiva.
- f) especular sobre as possíveis implicações ecológico-evolutivas tanto da variabilidade como do padrão de florescimento.
- g) especular sobre a origem das *Oryzae* sul-americanas.

### 3. REVISÃO DE LITERATURA

#### 3.1. HISTÓRICO DOS RELATOS SOBRE A OCORRÊNCIA E O USO DAS ESPÉCIES DE *Oryza* NO BRASIL (de 1500 ao começo do século XX)

Há um grande contraste na história dos relatos sobre a ocorrência e o uso das espécies de *Oryza* no Brasil. Por um lado, esta história é tão antiga quanto a da própria colonização portuguesa deste território, como se verá logo a seguir; por outro lado, nesses primeiros quatro séculos, muito pouca atenção tem sido dada à descrição, ao estudo da distribuição geográfica, à taxonomia e às técnicas de cultivo e de preparo pós-colheita. As razões para este descuido, que estão associadas à não domesticação do arroz na América do Sul serão tratadas na DISCUSSÃO. A seguir, são apresentados, em ordem preferencialmente cronológica, relatos das épocas colonial e imperial, feitos principalmente por estrangeiros (portugueses inclusive). Grande parte destes excertos foram já compilados por grandes botânicos como Joaquim Monteiro Caminhoá (CAMINHOÁ, 1877) e Frederico Hoehne (HOEHNE, 1937), sendo este último a referência basilar.

A confusão entre a espécie cultivada *O. sativa*, importada, e as outras *Dryzae* nativas, a grande quantidade de sinônimos latinos e a teoria errônea de Hoehne de que o arroz teria sido domesticado no Brasil tornaram a literatura antiga razoavelmente complicada. Nesta seção tentamos desemaranhá-la, adicionando anotações aos termos discutíveis ou anacrônicos, mas um trabalho futuro de nossa autoria deverá dar um tratamento mais sistemático e enciclopédico aos diversos nomes científicos e vulgares.

O primeiro relato acerca do arroz selvagem brasileiro foi escrito pelo piloto da esquadra de Pedro Álvares Cabral, em 1500, dias após o descobrimento: "*Pela volta da tarde (isto é, no dia imediato ao que foi celebrada a missa sob uma tenda e em altar improvisado), tornamos às naos e no dia seguinte determinou-se fazer aguada e tomar lenha; pelo que fomos todos à terra e os naturaes vieram connosco para ajudar-nos. Alguns dos nossos caminharam até uma povoação onde elles habitavam, cousa de umas três milhas distante do mar, e trouxeram de lá papagaios, e uma raiz chamada inhame, que é o pão que usam e algum arroz (...)*". Para contestar a confusão que o piloto pudesse ter feito entre arroz e milho, que os portugueses não conheciam, Hoehne nota que nenhuma distinção de tipo de arroz foi feita, diferenciando-o dos arrozes já conhecidos por eles e aduz ainda um trecho seguinte da mesma obra, "*A terra é abundante de árvores, e de águas, milho, inhame e algodão*". Esta frase é um bom indício de que os portugueses tomaram contato com o milho, nomearam-no e diferenciaram-no do arroz (embora os

portugueses não tivessem conhecimento prévio de *Zea mays*, possuíam a palavra milho, do latim *millium*, usada para outros cereais). Portanto há bons indícios para se crer que a distribuição geográfica de pelo menos uma espécie de *Oryza* selvagem estendia-se, e pode ainda estender-se, ao litoral da Bahia. Esta informação, que não foi encontrada em nenhum herbário pesquisado, é de suma importância metodológica, pois coloca esta região nos roteiros de coleta de material para as próximas pesquisas.

Ao citar Andreas Sprecher von Bernegg, que, na sua obra *Tropische und Subtropische Weltwirtschaftspflanzen*, conta o milho como o único cereal da América, Hoehne incorre no erro de julgar o arroz aqui existente antes de Cabral como a mesma espécie *O. sativa* da Ásia. Como veremos adiante, não existem muitas evidências em favor desta hipótese.

A referência seguinte encontra-se na História da Província de Santa Cruz, de Pero de Magalhães de Gandavo, publicada em 1576. Entre descrições de outras espécies, lê-se o trecho: "*Além deste mantimento, há na terra muito milho zaburro de que se faz pão muito alvo (...) E muito arroz*". Aqui Hoehne admite que esse arroz poderia ser *O. sativa* (que, segundo ele, teria sido domesticada também no Brasil) ou outra espécie cultivada pelos aborígenes. De um modo ou de outro, uma espécie domesticada. Entretanto, Hoehne estava convencido de que o arroz asiático só havia sido introduzido no país em 1745, no Maranhão, segundo informação de von Bernegg, em quem ele acreditava piamente. Por causa disto, Hoehne sustentava que o arroz cultivado só poderia ser autóctone. Nada impede de crer-se, porém,

que o arroz asiático tenha sido importado antes desta data.

No "Tratado Descritivo do Brasil" de 1587, talvez a maior obra descritiva da agricultura e dos recursos vegetais do Brasil no século XVI, seu autor, Gabriel Soares de Souza, inclui um item referente ao arroz: "*Arroz se dá na Bahia melhor que em outra nenhuma parte sabida, porque o semeiam em brejos e em terra enxuta; como for terra baixa é sem dúvida que o ano dê novidade (i.é, safra); de cada alqueire de semente se recolhe de quarenta para sessenta alqueires, o qual é tão grado e formoso como o de Valência; e a terra em que semea, se a tornam a limpar, dá outra novidade, sem lhe lançarem semente nova, serão a que lhe cahiu ao colher a novidade. Levaram a semente do arroz ao Brasil de Cabo Verde, cuja palha, se a comem os cavallos lhes faz muito mormo, e, se comem muito d'ella, morrem disso*". Pode-se notar aqui o fato de ser uma cultura introduzida, e não nativa. Surpreendentemente Hoehne sugere que Soares de Souza tenha cometido um engano com respeito à importação, por causa da data de 1745 fixada por von Bernegg.

Com o mesmo tipo de raciocínio, ele se utilizou de uma informação presente na "História do Brasil", do frei Vicente do Salvador, escrita em 1627, para reforçar a idéia de que *D. sativa* já existia no Brasil antes de 1500: "*Dá-se também em todo o Brasil muito arroz, que he o mantimento da Índia Oriental, e muito milho zaburro, que he o das Antilhas e Índia Occidental*". Neste trecho o frei dá uma importante indicação, ainda que passível de outra

interpretação, sobre a introdução da cultura. Ela viria da Índia (a "Índia Oriental").

Ainda no século XVII, em 1662, o ouvidor-geral do Grão Pará e Maranhão, o português Maurício de Heriarte, escreveu a "Descrição do Estado do Maranhão, Pará e Rio das Amazonas", que está publicada em VARNHAGEN (1975). Ao descrever a região do rio Trombetas, diz: "*Da banda do Norte, que he da outra banda do rio das Amazonas, está o rio das Trombetas, mui povoado de índios de diferentes nações; como são Conduris, Bobús, Aroases, Tabás, Curiatós e outros muitos; e todos com os próprios ídolos, cerimônias e governo que têm os Tapajós (...). No distrito deste rio ha cantidade de lagos grandíssimos, onde se cria (termo impróprio: a espécie era selvagem) grande cantidade de arroz sem se semear; he bom, mas algum tanto vermelho por dentro, de que os índios se aproveitão. Fazem delle vinho e contratam com outras nações*" (págs 180-181). Nota-se que os índios não semeavam o arroz, o que vem a significar que apenas coletavam, não tendo portanto a(s) espécie(s) passado pelo primeiro requisito da domesticação. O próprio fato de o grão ser vermelho reforça esta idéia. E não o comiam, servindo apenas para a feitura de uma espécie de saquê, que deveria ter fins rituais.

Hoje em dia se sabe que a cultura Konduri (Conduri) habitou a complexa região de lagos entre os rios Trombetas e o Nhamundá desde o século XI até serem exterminados no século XVII. Sítios arqueológicos da região foram estudados por Peter Paul Hilbert desde 1950 e continuam a ser estudados por seu filho Klaus

Peter Hilbert desde 1989. Suspeita-se que fossem aparentados com os incas. Reforçando a informação de Heriarte, LEITE (1989) comenta que os Konduri se utilizavam de arroz selvagem, mas comete um provável contra-senso na expressão "(...) eram cultivadores de um tipo de arroz selvagem". Se o cultivavam, provavelmente já não era selvagem; e vice-versa, ou seja, se era selvagem, é mais provável que apenas o colhessem, como aliás descreveu primeiramente Heriarte.

Voltando à obra de HOEHNE (1937), encontra-se menção a Sebastião da Rocha Pitta, autor da "História da América Portuguesa, desde o anno de mil e quinhentos do seu descobrimento até o de mil setecentos e vinte e quatro". Entre várias outras culturas, está listado o arroz: "*Produção do arroz. É immensa no Brasil a produção do arroz, igual na bondade ao de Hespanha, ao de Itália e melhor que o da Ásia, e pudera servir de pão, como na Índia, se em o nosso clima se não accomodarão os corpos mais à farinha da mandioca, que melhor os nutre, porém continuamente se usa delle por regalo, assim guisado em muitas viandas, como em outros vários compostos. Na Província da Bahia os alqueires que se colhem não têm número; são tantos nas dos Ilheos, e do Porto Seguro, que sahe para várias partes em sé rios, como a farinha. Este grão tem circunstância maravilhosa na do Pará, porque penetrados aquelles Serões, se experimentou, que os naturaes o colhem sem o sementearem, produzindo-o naturalmente a terra em dilatadíssimos brejões, com abundância e sem cultura; mas não só para a parte do Norte se acha esta singularidade, porque pelo Sul muito além de São Paulo, nas novas Minas do Quiabá (região do pantanal, como explica Hoehne) se vio o*

arroz produzindo na mesma forma, e o grão maior que todos os deste gênero".

Este trabalho é importante e interessante por três motivos. Em primeiro lugar corrobora a observação de Heriarte, em 1662, de que no Pará o arroz era apenas colhido, portanto não era domesticado; além disso, involuntariamente ele sugere que uma possível explicação para a não domesticação do arroz na América seria a existência da mandioca, que exerce a mesma função nutricional com mais eficiência (e é de mais fácil cultivo e conservação); e relata a existência de arroz no Pantanal. Entretanto, o uso das palavras "produção" e "colhem" introduz um elemento de dúvida ao texto, pois podem referir-se tanto a plantas selvagens como domesticadas, e ambos os casos são plausíveis (exceto no Pará), embora o autor não pareça fazer essa diferença. Um arroz "igual na bondade ao de Hespanha" tratar-se-ia ou de exagero na avaliação de *O. glumaepatula* ou de variedade de *O. sativa* lá introduzida a partir do litoral.

Hoehne agrega mais este relato à sua hipótese pouco aceitável, argumentando que Rocha Pita não refere que o arroz fora importado. Pode-se neutralizar o argumento dizendo-se que ele tampouco refere que o arroz era nativo. Hoehne pondera que Rocha Pita escreveu em 1724, antes de 1745, a data oficial, segundo von Bernegg, para a introdução do arroz asiático no Brasil, e portanto aquele arroz não poderia ser o asiático. Nada impede que Bernegg esteja errado. O fato de nos sertões o arroz ser colhido sem semeadura faz com que Hoehne infira que a espécie era a *O. sativa*

americana, o que é improvável, pois, sem sementeira, a espécie não seria cultivada (ou literalmente, *sativa*).

O livro "Navegação feita da cidade do Gram Pará (i.é. Belém) até a bocca do rio Madeira, pela escolta que por este subiu às minas de Matto Grosso, por ordem mui recomendada de Sua Majestade Fidelíssima, no anno de 1749", escrito no mesmo ano de 1749 por José Gonçalves da Fonseca, nos dá conta, pela primeira vez de forma clara, da diferenciação entre a(s) espécie(s) selvagem(ens) existentes no Pantanal, de pior qualidade, e a espécie cultivada, certamente *O. sativa* na acepção moderna do termo, de qualidade superior. O relato é também importante por descrever populações imensas de arroz selvagem no rio Madeira, um rio muito pouco citado em herbários como área de ocorrência de *Oryzae* nativas: "*A tres se prosseguiram, nos rumos acostumados, dous pequenos estirões, e se seguiram cinco gyros de ribanceiras innundados por uma e outra margem, e com tantas bocainas que com grande difficuldade se atinava com a rãe do rio, acrescendo mais por haver neste mui continuados capinaes de arroz e outras hervas, que tecidas umas com outras na superficie da água deixam mui estreito passo à navegação. O arroz de que aqui se faz menção, e de que ha immensidade, não só na rãe do rio mas também pelos seus lagos e pantanaes, é producção espontânea da natureza, que depois de sazonado costuma ser alimento e juntamente desperdício de vários animais voláteis (i.é, aves), por não haver morador que aproveite a sua colheita, para qual não há necessidade de mais trabalho, do que andar em canoinhas por entre os campinaes, que com qualquer movimento largam as espigas (i.é,*

panículas) os seus casulos (i.é, antécios), de sorte que em breve tempo se desfruta deste gênero de seara continuada com tal freqüência, que raro era o espaço de caminho, em que rão houvesse esta providência totalmente inútil à necessidade da escolta, em razão de passar ella em estação imprópria de se aproveitar". Um pouco mais adiante, ele menciona finalmente o arroz cultivado, plantado em terras altas do Mato Grosso: "A terra em que se acham situadas estas fazendas, é alta, isenta de innundações ainda em cheias extraordinárias, é plana, e produz boas mattas, que continuam até as serras das Torres, que lhe ficam ao poente. As mesmas fazendas produzem os legumes do paiz com fertilidade, milho com abundância, e também arroz de muito boa qualidade, que na grandeza do grão e sabor rão tem inferioridade ao de Veneza: porém o que se colhe pelos pantanaes, produzido pela natureza, sem cultura (note-se o contraste: o outro era de fato uma cultura), rão tem bondade que o faça appetecido, e só por necessidade se pode admittir o seu uso". Embora Hoehne também use este relato como prova da existência de arroz cultivado autóctone, com o que discordamos, desta vez a própria data (1749) permitiria que, mesmo com pouca probabilidade, o arroz da Carolina introduzido no Maranhão apenas 4 anos antes já tivesse sido introduzido no Mato Grosso. Isto dispensaria a necessidade da autoctonia.

\* Anos depois, já fora do âmbito cronológico da obra de Hoehne, o jesuíta João Daniel, que viveu no Pará na primeira metade do século XVIII e foi expulso do Brasil com todos os jesuítas em 1757, escreveu na prisão, em Portugal, o "Tesouro descoberto no rio

Amazonas" (DANIEL, 1976). Nesta obra, ele descreve aspectos de distribuição geográfica, dispersão de sementes, fenologia, morfologia e uso culinário do que parece, à primeira vista, ser *O. glumaepatula*: "*Com esta mesma abundância (do milho) são as searas do arroz, com uma notável especialidade, que duvido se ache em todo o mais mundo, e é que no Amazonas há searas (termo impróprio, pois não era cultivado) muito extensas de arroz de sua natureza (i.é, nativo), que em muitas paragens nasce por si mesmo, como em outras nasce a erva e feno. Admiram-se estes grandes arrozaes pelo meio dos lagos e rios em águas baixas, onde por si nascem e crescem todos os anos; e do mesmo grão, que vai caindo, renasce segunda seara, e assim se faz perpétuo naqueles lugares. Nasce na vazante dos rios e lagos, e posto que logo tornem a encher, nunca fica alagado (i.é, submerso), mas vai pulando e crescendo tanto quanto alteram as águas ( a planta acompanha o nível das águas), de modo que sempre fica superior à mesma água, ainda que esta cresça muitas braças e se conserve por muitos dias e semanas sem diminuição (...); e se houvesse quem aproveitasse essas searas podia encher muitas embarcações (...). Porém, como os índios não usam dele e os europeus são tão poucos, só servem para sustento dos pássaros, especialmente patos, marrecas e muitos outros, e o mais vai caindo nos rios e boiando nas águas; apenas alguns missionários, que os têm ao pé de casa, mandam apanhar algum, quanto lhes baste para provimento de sua casa. Faz-se (i.é, cresce) muito depressa, e com a mesma (pressa) amadurece este arroz, de sorte que apenas espiga e deita as barbas, em oito dias ou pouco mais amadurece; é algum tanto mais miúdo que o*

de Veneza e tem suas praganas (i.é, aristas) semelhantes à cevada (dados que indicam ser a espécie selvagem): é ordinariamente vermelho na aparência, mas quem usa dele sabe a mestria de o fazer rã o só branco, mas tão alvo quanto o da Europa; e toda a mestria é misturar com ele algumas camisas (palhas?) de milho nos piões quando o descascam, e já sae branco, e quando o querem cozer esfregá-lo bem e fica alvíssimo. A causa de rã o se aproveitarem dele os brancos, nem se usar nas povoações é porque sua condução (lavoura) é mui custosa, por rã o haver naquele estado embarcações de carreira e aluguel (...)" . Em outra parte do tratado, ele acrescenta: "...naturalmente e sem algum cultivo o estão produzindo todos os anos (...); se dá tão bem que cada sementeira, se há cuidado em o mundar, dá duas ou três colheitas, como dissemos quando descrevemos a fertilidade daquelas terras; e ainda há o arroz manso, isto é, o arroz da Europa (i.é, *O. sativa*, sentido moderno), que por ser mais gráido e limpo costumam cultivar muitos moradores (brancos); se podem fazer searas perpétuas, como são as searas do arroz natural a que chamam, para distinção daquele, arroz bravo, só com o repetir na mesma terra duas ou três sementeiras e rã o lhe deixar crescer o mato nem arbustos, que já dali por diante ficarão terras permanentes, sem necessidade de mais repetir as sementeiras, especialmente sendo em terras úmidas ou alagadas no tempo das cheias".

Como observa o antropólogo Antonio Porro<sup>1</sup>, cabe verificar se a técnica de branqueamento do arroz nativo, por atrito com camisas de milho é técnica européia ou indígena. Se for indígena

é quase certo que também era usado como alimento sólido pelos índios, porque como bebida fermentada não haveria razão para branqueá-lo. Infelizmente não foram encontradas referências sobre a origem da técnica. O máximo que encontramos, e é bem pouco, foi uma foto cedida pelo professor Akihiko Ando (ESALQ/USP), que a recebera do autor, um americano, mostrando arroz selvagem sendo assado num recipiente normalmente usado para a feitura de farinha de mandioca, e aparentemente misturado com um material que poderia ser palha de milho fragmentada. Infelizmente, a prática não pôde ser verificada durante nossa recente expedição ao rio Negro (junho/julho de 1992).

Em 1772, "*um Bando (Proclamação) do Governador do Maranhão cominava as penas de multa, cadeia, calceta e surra segundo a penalidade das pessoas aos que continuassem na cultura do arroz vermelho da terra, em vez do branco da Carolina (E.U.A.), único permitido*" (HOEHE, 1937). É difícil interpretar o significado deste "arroz vermelho da terra". Ele pode ser a raça invasora derivada do próprio arroz da Carolina introduzido no Maranhão 27 anos antes; pode ser a raça invasora derivada do arroz *O. sativa* introduzido no litoral da Bahia desde o século XVI; ou ser também uma variedade antiga e inferior. Ainda pode ser uma mistura de uma variedade antiga com a invasora que a infesta; ou ser derivado de uma espécie selvagem nativa; como evidência desta última hipótese, está o comentário de Sérgio B. de Holanda (HOLANDA, 1982) a respeito da agricultura maranhense do século XVIII: "(...) *A lavoura das*

espécies indígenas e alienígenas foi incentivada -- algodão, cacau, cravo, café e arroz (...)

O arroz e o algodão, de todos esses gêneros agrícolas, foram os que mais mereceram o incentivo da companhia. Havia no Maranhão e na Amazônia o arroz selvagem, o chamado arroz vermelho, nativo, mas de mercado inexistente por ser muito duro. Importado das Carolinas, nos territórios ingleses do norte, atendendo à solicitação do administrador José Vieira de Souza, a companhia fez distribuí-las em 1765 aos agricultores maranhenses. No primeiro momento, o sucesso foi desencorajador. A vinda, em 1766, de um técnico, de nome José Carvalho, ainda solicitação do referido administrador, que não se deixava vencer pelos primeiros resultados, levou a uma nova experiência - foi construído no Anil (rio que corta São Luís) um primeiro engenho d'água para seca do produto. Outros engenhos foram montados, entre eles o de Lourenço Belfort, um irlandês que se distinguia na paisagem social por uma série de iniciativas admiráveis. Em 1767, fez-se a exportação experimental para Lisboa: 285 arrobas. Provou bem. Vieram então ordens para que se incentivasse a lavoura da espécie, facilitando-se o braço escravo aos que se quisessem dedicar ao cultivo do arroz. Sucede que o ano de 1768 foi o ano da seca. A produção falhou, mas a companhia não desanimou e determinou que se prosseguisse no negócio, redistribuindo sementes. O sucesso foi conquistado. E já em 1771 faziam-se exportações totalizando, só um barco, 2847 arrobas e 23 libras. A companhia, por sugestão do governador Melo e Fóvoas, passou

a pagar o arroz a dinheiro amoeado, baixando o preço dos escravos africanos.

O frei José Mariano Vellozo em sua "Flora Fluminensis" de 1790 (VELLOZO, 1881), dedicou apenas uma linha ao arroz, classificado no grupo Hexandria Digynia do sistema lineano primordial: "143. *Oryza* 1. *O. sativa*. Observações: é coletado na lavoura". Esta escassez deve-se ao fato de a obra ser realmente muito limitada e talvez à insignificância da cultura no Rio de Janeiro à época.

CAMINHOÁ (1877) cita a obra "História das plantas alimentares e de gozo no Brazil", de T. Peckolt, em que o autor arrola as 14 espécies do gênero *Oryza* até então conhecidas, das quais 8 são na verdade sinônimos de *O. sativa*. Entre as "variedades" (que englobam espécies também, na nomenclatura do autor) existentes no século XIX no Brasil estão:

- O arroz branco da Carolina, também chamado de arroz do Maranhão, com grão grande e muito branco, que exigia inundações;
- o arroz branco da Bahia, variedade do anterior;
- o arroz indígena, de grão branco e pequeno que é cultivado no Maranhão e acha-se ali nas margens de alguns rios em estado selvagem;
- o arroz trigueiro, com grão de cor pardo-clara, que era cultivado em pequena escala em pântanos da Bahia;
- o arroz pachola branco, um arroz branco das montanhas que era muito cultivado em Santa Catarina e Rio Grande do Sul. O termo pachola era extremamente flexível, podendo designar desde *O.*

*officinalis* (ou o que se achava que era *O. officinalis*) até várias espécies que hoje são consideradas *O. sativa*. O pachola branco, designaram-no *O. mutica* (= *O. sativa*).

- o arroz vermelho das montanhas, principalmente cultivado nas províncias do Rio de Janeiro e Minas Gerais. A semente era recoberta de uma película de cor ferrugem muito aderente.
- o arroz pachola motiz, importado do Piemonte e cultivado no Rio Grande do Sul ( *O. sativa*).
- o arroz pachola vermelho das vargens, que prosperava bem nas baixadas, mas cujo grão se conservava mal e era muito exposto aos insetos.
- o arroz de espinho - *O. subulata*, arroz das montanhas com grão pequeno, branco, coberto de uma película; cultivado no Rio de Janeiro e no Rio Grande do Sul. Neste caso, ou Peckolt confundiu *O. subulata* com uma variedade de *O. sativa*, o que era comum naquela época, ou era de fato *O. subulata* (hoje em dia, *Rhynchoryza subulata*) e na realidade não cultivado mas apenas colhido, o que é pouco provável, ou, já que *O. subulata* é sinônimo de *O. caudata* Nees, confundiu-o com *O. caudata* Trinius, que é sinônimo de *O. sativa*.
- ainda havia o branco de rabo e o de Muruhy, ambos *O. sativa*, certamente.

Em 1877, é publicada também a "Flora Brasiliensis", de Martius (MARTIUS, 1877), em que são descritas 5 espécies de *Dryza*:

1) *O. sativa* Linné, da qual é apresentado desenho e que teria duas variedades: *O. latifolia* e *O. grandiglumis*, e que englobaria também a

*O. glumaepatula* Steudel, comum no Amapá e Suriname e a *O. caudata* Trinius, comum no Mato Grosso.

2) *O. subulata* Nees, que habita as bacias dos rios Uruguai e Paraná. É sinônimo da *O. caudata* Nees (não confundir com a *O. caudata* Trinius) e hoje chamada de *Rhynchoryza subulata*.

3) *O. monandra* Doell, que hoje é denominada *Leersia monandra*, e que teria, para o autor, duas variedades: *parviflora* e *grandiflora*.

4) *O. mexicana* Doell, que hoje é denominada *Leersia hexandra* Swart.

5) *O. hexandra* Doell, que hoje é denominada *Leersia hexandra* Swart.

Portanto, desta lista, apenas o primeiro item se referia ao que hoje se considera *Oryza*, e engloba, sob o mesmo nome, três espécies atualmente válidas. Mesmo um botânico do porte de Martius confundia espécies selvagens (*O. grandiglumis* e *O. latifolia*) com a cultivada, *O. sativa*, com todas as diferenças morfológicas gritantes entre os dois grupos, o que exemplifica um fato comum na literatura antiga sobre o arroz e introduz um componente permanente de dúvida no lidar com estes dados.

Alguns trechos do trabalho de YOUNG (1906) parecem indicar a presença de uma espécie selvagem e de híbridos entre esta espécie e *O. sativa* na região de Iguape, mas o texto é passível de mais de uma interpretação, por ser aquele autor mais um prático que um botânico:

"Tratando de variedades de arroz existentes no município de Iguape, não se pode deixar de incluir na lista a que é designada pelo nome de arroz vermelho. Parece-nos que esta variedade é a *Oryza sativa rufipogon*, ainda que modificada em certos

*característicos pelos efeitos climatológicos. (Esta espécie poderia ser a *Oryza rufipogon* = *O. glumaepatula*, espécie diplóide do complexo gênico primário do arroz asiático, mas não o encontramos ainda na região) (...). Outros autores declaram que o arroz vermelho é produto de sementes que caem dos cachos e ficam no terreno até o ano seguinte, para nesta ocasião nascer e produzir suas sementes, que são molles, não suportando o trabalho de beneficiamento. Não podemos concordar com uma mudança espontânea causada simplesmente pela demora das sementes sobre o solo, mas sim, acreditamos que todo arroz vermelho que existe aqui tem sido produzido pelo cruzamento da variedade rufipogon (Este trecho não é claro, parece tratar-se à primeira vista de uma discussão sobre os processos clássicos de origem de raças invasoras (HARLAN, 1975), um diretamente por escape da raça cultivada e outro, por cruzamento com a espécie selvagem, que ele chama de variedade rufipogon. Como a espécie *O. rufipogon* ainda não foi detectada na região, a espécie em questão seria provavelmente *O. alta*, mas esta não cruza com *O. sativa*, por ser tetraplóide e pertencer a outros grupos genômicos). Temos no município de Iguape lugares onde anualmente cresce grande quantidade de arroz vermelho sem que pessoa alguma trate de sua cultura, indo somente os moradores próximos cortar alguns cachos quando as sementes estão maduras. As folhas desta variedade são, geralmente, maiores do que as das variedades cultivadas. As plantas são mais altas, touceiras ralas, talos delgados e a inflorescência mais comprida e bastante galhada (ramificada), formando um cacho recto e espalhado (i.é, uma panícula laxa). Os cachos são bastante*

grandes como também o são em geral as sementes. (A descrição concorda com a de *O. alta* (ou *O. latifolia*), que existe na região. Poderia adequar-se a *O. glumaepatula*, mas com muito menos exatidão).

(...) Esta variedade de arroz tem grande semelhança com o arroz nativo (pelo que sabemos até agora, *O. alta/latifolia*), não somente pela sua persistência em terreno sem cultura, como também na forma de sua florescência (que distingue nitidamente as tetraplóides das diplóides) e conservação da vitalidade da semente (i.é, dormência) até a época própria da germinação. A natureza dotou todas as plantas com meios adequados à sua conservação, conforme o ambiente de cada uma; a cultura (melhor seria dizer, a domesticação), porém, modifica às vezes estes meios.

"Pela cultura contínua das variedades de arroz plantadas para alimentação, ellas já perderam, em grande parte, os meios naturais da conservação e si as sementes se acham em terreno húmido, com facilidade germinam antes da época (i.é, perderam a dormência).

"Isto não acontece com o arroz vermelho, cujas sementes supportam melhor a humidade e o calor sem germinarem até a estação apropriada, particularmente esta que é causada simplesmente pelos meios naturais que possuem para a reprodução da espécie. As cascas da semente não apodrecem tão rapidamente como as das variedades cultivadas (atributos selvagens). As sementes estão muito mais seguras nos cachos. Os tallos não seccam em tão pouco tempo e, ainda depois de seccos, não quebram facilmente, mas, sim, dobram, deixando os cachos pendentes durante muito tempo antes de caírem no

*clã*o (...) havendo, às vezes, de sessenta dias entre a data do aparecimento dos primeiros cachos maduros e os últimos' (não simultaneidade de florescimento; caráter selvagem).

Pode-se tentar explicar a origem deste arroz selvagem de Iguape com uma série de hipóteses:

1) A *O. sativa rufipogon* é uma variedade de *O. sativa* bastante diferente morfológicamente mas não resultante de introgressão. Hipótese bastante improvável, dada a semelhança com *O. alta*.

2) A *O. sativa rufipogon* é a raça invasora de *O. sativa*, resultado de cruzamento entre *O. sativa* e *O. glumaepatula* da região. Pouco provável, pela razão de (1) e por não haver registro de *O. glumaepatula* no estado de São Paulo.

3) *O. sativa rufipogon* é a raça invasora de *O. sativa*, resultado do cruzamento entre *O. sativa* e *O. alta*. Extremamente improvável, dada a barreira reprodutiva entre ambas.

4) *O. sativa rufipogon* é a raça invasora de *O. sativa*, resultado de escape de cultivo. Bastante improvável, pela razão de (1).

5) *O. sativa rufipogon* é uma raça invasora de *O. sativa* introduzida junto com a raça cultivada. Também pouco provável, em vista de (1).

6) *O. sativa rufipogon* é *O. alta* ou *O. latifolia*, não era plantada e era apenas coletada em regiões próximas à lavoura, o que era possível graças a um grande intervalo entre a maturação e a deiscência (o autor não diz em parte alguma que a variedade era plantada. Hipótese provável; necessita-se, porém, de um estudo in loco detalhado daquele intervalo para aumentar sua probabilidade.

7) *O. sativa rufipogon* é *O. alta* ou *O. latifolia*, um mutante

indeiscente, ("muito mais seguros nos cachos" (mais que as cultivadas)) porém ainda apresentando dormência. O selvagem era também coletado em seu habitat. Hipótese provável. A variedade descrita por Young era por demais parecida morfológica e fenologicamente com a selvagem para ser um cultivar. A sua aceitabilidade depende do mesmo estudo de (5).

8) *O. sativa rufipogon* é mesmo *O. alta/O. latifolia*, e Young se equivocou a respeito da maior permanência das espiguetas na panícula devido à freqüente adesão das aristas à raque e às outras espiguetas. Esta é a hipótese mais provável, em vista de nossas expedições ao Vale do Ribeira, em que constatamos a existência de *O. alta/O. latifolia* nas áreas alagadas, isolada de *O. sativa*, e a não existência de *O. rufipogon*.

### 3.2. TAXONOMIA DE *Oryza*

Desde que foi descrito pela primeira vez por Linné, em 1753, o gênero *Oryza* Linné tem sido objeto de intensa proliferação de nomes latinos e de freqüentes revisões. Quase 150 nomes foram propostos para as hoje aceitas 22 espécies do gênero. Parte da causa desta confusão é a grande variabilidade intraespecífica apresentada por muitas espécies e parte à pressa com que alguns taxonomistas as denominaram sem antes cotejá-las com outros tipos depositados em herbário.

Segue-se uma descrição morfológica do gênero, resultante da integração das descrições dadas por MARTIUS (1877), CHATTERJEE (1948) e CLAYTON & RENVOIZE (1986):

*Oryza* Linné. **Parte vegetativa:** Plantas moderadamente altas a altas; frouxa a compactamente cespitosas, às vezes rizomatosas; limbos lineares longos a estreitamente lanceolados, achatados, com margens lisas ou escábridas; lígulas membranosas a escariosas exsertas; **bainha** das folhas involutas. Terrestres ou aquáticas, habitando florestas úmidas e regiões alagadas dos trópicos e subtropicais.

**Parte reprodutiva:** Espiguetas curtamente pediceladas, obliquamente ou horizontalmente ligadas ao pedicelo, com articulação decídua, com compressão fortemente lateral, estreito-oblongas ou lanceolado-elíptico-oblongas, com um flósculo terminal hermafrodita composto de uma pálea e um lema, sobre 2 flósculos basais estéreis compostos de apenas 1 lema estéril cada; os lemas estéreis com 1/8 a

1/2 do comprimento da espiguetas, lineares a linear-lanceolados, subulados ou setáceos, eretos sem nervuras ou uni- a quíngüenervados, escariosos, subcoriáceos ou finamente membranosos (*O. grandiglumis* e *O. longiglumis* os têm maiores). **Glumelas férteis** (lema e pálea) crustáceo-pergaminosas, pergaminoso-papiráceas, coriáceo-cartáceas, compresso-carinadas, quase do mesmo comprimento; a inferior (**lema**) mais longa, assimétrica, quíngüenervada, mútica ou, mais freqüentemente, aristada; arista delgada e curta a grossa e longa, sempre terminal; o lema cobre uma parte das margens da pálea; a superior (**pálea**) mais estreita que o lema, às vezes mais longa, acuminada ou às vezes aristada, cuspidada, aguda ou obtusa, trinervada com nervuras laterais próximas às margens membranosas; **lodículas** 2, glabras, inteiras ou bilobadas; **estames** 6 ou menos (raro), com filete curto e capilar, e com anteras estreitas e lineares; **ovário** séssil, glabro com estilete curto terminando em dois estigmas plumosos, com pelos ramificados; **emergência lateral**; **Cariopse** lateralmente compressa, intimamente investida pela pálea e pelo lema ou aderente a eles; **hilo** filiforme com o mesmo comprimento da cariopse; **escutelo** oblíquo, ocupando quase a sexta parte da cariopse, às vezes maior com a borda voltada para a frente; o **eixo** do embrião é fusiforme-cilíndrico quase encoberto; **Glumas** 2, muito pequenas, reduzidas a alas anulares ou bilobadas na extremidade do pedicelo ou conspícuas, livres uma da outra; **Panículas** laxas ou contratas, com ramos simples ou divididos, em forma de racemo; a **ráquila** desarticula abaixo do flósculo inferior. Panícula e seus ramos terminados em espiguetas, os ramos dispostos espiraladamente,

as espiguetas dispostas em forma de racemo em cada ramo, assim como os próprios râmulos; râmulos aproximadamente triédricos.

**Embrião** de dois tipos: a) o epiblasto e o escutelo são lateralmente fundidos e as aurículas não desenvolvidas (complexo *sativa*), ou b) o epiblasto não é lateralmente fundido com o escutelo e as aurículas não são desenvolvidas (complexos *meyeriana* e *ridleyi*).

**A espiguetta de *Oryza*:** A característica morfológica mais peculiar e portanto mais valiosa taxonômica e evolutivamente é a estrutura da espiguetta, objeto de uma revisão abrangente de CHATTERJEE (1947). Surgiram três hipóteses para explicar a origem e a interpretação das peças da espiguetta. A primeira consistia em considerar as saliências cupulares localizadas na extremidade do pedicelo como simples excrescências não originárias da involução de nenhuma estrutura ancestral. Necessariamente, as duas escamas logo acima seriam as glumas e as duas seguintes, o lema e a pálea, que encobririam o flósculo. Em 1900, Stapf (citado por CHATTERJEE, 1947) propôs a hipótese, hoje amplamente aceita, de que os dois ânnulos na extremidade do pedicelo seriam as verdadeiras glumas, atrofiadas na maioria das espécies do gênero, mas bastante salientes em *O. ridley* e *O. australiensis*. Estas duas espécies têm distribuição geográfica bastante restrita e parecem estar isoladas há muito tempo, daí terem mantido características consideradas primitivas. A hipótese é sustentada por análises anatômicas de espiguetas em formação. As duas peças superiores seriam, então, lemas estéreis de flósculos que se teriam atrofiado; esta idéia é corroborada pela observação de

espiguetas anormais, que às vezes surgem por disfunções hormonais. Genes que foram desativados no curso da evolução mas ainda não desapareceram voltam a se expressar nessas espiguetas anormais e fazem surgir rudimentos de flósculos nas bases dos lemas estéreis, evidenciando a origem trifloscular da espiguetas de *Oryza*. Acima desses dois lemas, as duas escamas são interpretadas como lema e pálea férteis. A presença de dois verticilos de estames, totalizando seis, é um caráter primitivo, encontrado em outras Bambusoideae, a subfamília mais primitiva de Gramíneas. As outras gramíneas têm três estames. Uma má interpretação desse caráter levou PARODI (1941) e Peterson, citado por CHATTERJEE (1947) a lançar a terceira hipótese pela qual o lema e a pálea férteis seriam dois lemas férteis e o flósculo fértil seria o resultado da fusão de duas flores primitivas, cada qual com 3 estames. As páleas férteis de cada flor ter-se-iam atrofiado. Se isto fosse correto o putativo segundo lema deveria inserir-se acima do ponto de inserção da primeira flor, o que não ocorre. A hipótese de Stapf é aceita pela maioria dos botânicos (p. ex., VAUGHAN, 1989; LAUNERT, 1965; TATEOKA, 1964) embora CLAYTON & RENVOIZE (1986) considerem a de PARODI plausível e De Winter, 1951 e Schweickerdt & Marais, 1956, citados por DUISTERMAAT (1987), a aceitem. Ela explica o ponto de desarticulação aparentemente anormal da espiguetas. A espiguetas desarticula-se acima das glumas e abaixo dos lemas estéreis. Se se assumisse que as glumas fossem simples excrescências, a desarticulação seria abaixo das glumas, o que não é comum. Um outro ponto de disputa em torno da morfologia relacionado a este é a pálea

que normalmente é bicarenada e com duas nervuras principais nas gramíneas e unicarenada com 3 nervuras em *Oryza*. Os seguidores de PARODI (1941) argumentam que as três nervuras indicam a origem da pálea a partir do lema da suposta segunda flor. DUISTERMAAT (1987) lembra que páleas com diferentes números de nervuras também são encontradas em outras subfamílias sem que se apele para hipóteses complicadas como a de Parodi.

Divisão atual do gênero *Oryza*. A mais recente revisão do gênero *Oryza* foi feita por VAUGHAN (1989). Algumas espécies do gênero são consideradas primitivas, com restrita distribuição geográfica e geralmente isoladas, ao passo que outras, mais evoluídas, se agrupam em complexos de espécies e parecem ter sofrido especiação mais recente, apresentando evidências de relação evolutiva estreita, a julgar pela morfologia, citogenética, cruzabilidade e genética molecular. Duas espécies diplóides, *O. schlechteri* e *O. brachyantha* são peculiares o suficiente para não pertencerem a complexos. Duas espécies tetraplóides, *O. longiglumis* e *O. rydleyi* pertencem ao pequeno e primitivo complexo *rydleyi*. Um outro complexo pequeno e primitivo, o complexo *meyeriana*, é formado por *O. granulata* e *O. meyeriana*. Oito espécies diplóides e tetraplóides se agrupam no complexo *officinalis* e mais oito diplóides no complexo *sativa*. Duas espécies recentemente descritas, *O. indandamanica* e *O. rhyzomatis*, ainda não foram incorporadas oficialmente ao gênero, pois restam dúvidas sobre seu verdadeiro status taxonômico.

Apresenta-se a seguir, na Tabela 3.1, a listagem das

espécies atualmente válidas, segundo VAUGHAN (1989), e a descrição morfológica das espécies sul-americanas e das do complexo sativa. No Anexo 1 encontra-se a descrição morfológica das demais. A figura 3.2.1. mostra os desenhos das espiguetas de cada espécie.

Tabela 3.1 - Espécies do gênero *Oryza* L., com número 2n e fórmulas genômicas. (VAUGHAN, 1989)

Complexo	Espécie	2n	Fórmula genômica
-	<i>O. schlechteri</i> Pilger	24	?
-	<i>O. brachyantha</i> A. Chev. et Roehr.	24	FF
<i>ridleyi</i>	<i>O. longiglumis</i> Jansen	48	?
	<i>O. ridleyi</i> Hook.	48	?
<i>meyeriana</i>	<i>O. granulata</i> Nees et Arn.	24	?
	<i>O. meyeriana</i> Baill.	24	?
<i>officinalis</i>	<i>O. officinalis</i> Wall.	24	CC
	<i>O. minuta</i> Presl.	48	BBCC
	<i>O. eichingeri</i> A. Peter	24	CC
	<i>O. punctata</i> Kotschy	24/48	BB/BBCC
	<i>O. latifolia</i> Desv.	48	CCDD
	<i>O. alta</i> Swallen	48	CCDD
	<i>O. grandiglumis</i> Prod.	48	CCDD
	<i>O. australiensis</i> Domin.	24	EE
<i>sativa</i>	<i>O. sativa</i> L.	24	AA
	<i>O. nivara</i>	24	AA
	<i>O. rufipogon</i> Griff.	24	AA
	<i>O. glaberrima</i> Steud.	24	A <sup>g</sup> A <sup>g</sup>
	<i>O. barthii</i> A. Chev.	24	A <sup>g</sup> A <sup>g</sup>
	<i>O. longistaminata</i> A. Chev. et Roehr.	24	A <sup>l</sup> A <sup>l</sup>
	<i>O. glumaepatula</i>	24	A <sup>gp</sup> A <sup>gp</sup>
	<i>O. meridionalis</i>	24	A <sup>m</sup> A <sup>m</sup>

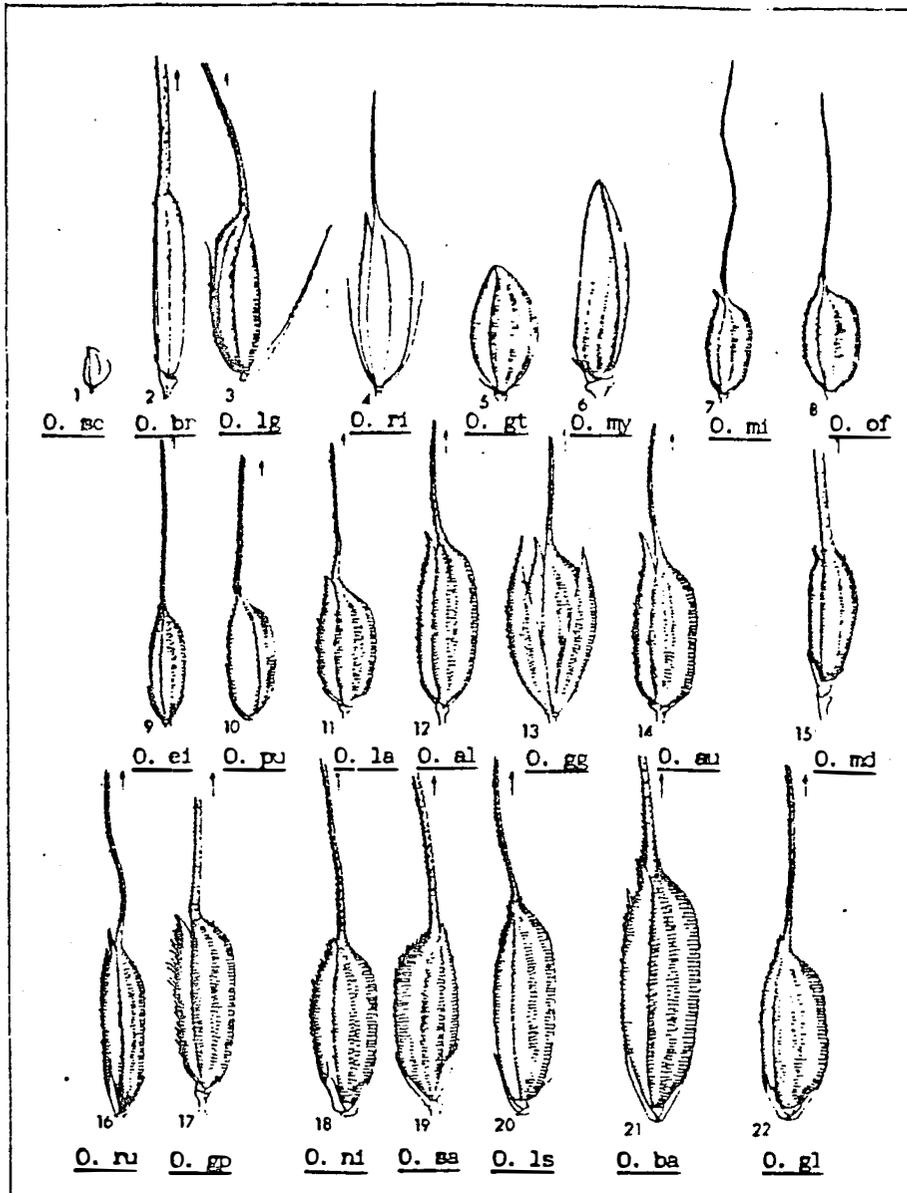


Fig. 3.2.1. Espiguetas das 22 espécies do gênero *Dryza* (aumento de 3,55 vezes). *O.s.*= *O. schlechteri*; *O.br.*= *O. brachyantha*; *O.lg.*= *O. longiglumis*; *O.ri.*= *O. ridleyi*; *O.gt.*= *O. granulata*; *O.my.*= *O. meyeriana*; *O.mi.*= *O. minuta*; *O.of.*= *O. officinalis*; *O.ei.*= *O. eichingeri*; *O.pu.*= *O. punctata*; *O.la.*= *O. latifolia*; *O.al.*= *O. alta*; *O.gg.*= *O. grandiglumis*; *O.au.*= *O. australiensis*; *O.md.*= *O. meridionalis*; *O.ru.*= *O. rufipogon*; *O.gp.*= *O. glumaeapatula*; *O.ni.*= *O. nivara*; *O.sa.*= *O. sativa*; *O.ls.*= *O. longistaminata*; *O.ba.*= *O. barthii*; *O.gl.*= *O. glaberrima* (de VAUGHAN, 1989).

Os superscritos do grupo AA foram adaptados; são nomes válidos atualmente, diferentes dos adotados na fonte original (HENDERSON, 1964).

### 3.2.1. As espécies sul-americanas.

O gênero tem 4 espécies sul-americanas oficialmente reconhecidas, *O. alta*, *O. latifolia*, *O. grandiglumis* e *O. glumaepatula*. As três primeiras são tetraplóides e pertencem ao complexo *officinalis*, também chamado de complexo *latifolia* por Tateoka (TATEOKA, 1962 (Taxonomic studies of *Oryza*. I. *O. latifolia* complex. Bot. Mag. Tokyo 75:418-427)). *O. glumaepatula* é diplóide e pertence a um complexo de espécies comumente chamado de *O. perennis*, embora alguns autores dêem a *O. perennis* o status de espécie e considerem *O. glumaepatula* e as demais espécies do complexo como formas ou raças continentais. A seguir, apresentamos o estado presente da taxonomia dessas 4 espécies, principalmente no que tange à morfologia. Embora algumas informações de ordem citotaxonômica sejam adiantadas, uma revisão abrangente sobre a hibridologia de *Oryza* está além do escopo desta dissertação e será publicada em outro lugar. A taxonomia das outras espécies do gênero, que não foram objeto deste estudo, é apresentada na forma de apêndice ao final da obra (Apêndice I).

**Complexo *officinalis* sul-americano (*O. alta*, *O. latifolia*, e *O. grandiglumis*).**

Quase todos os autores concordam que estas espécies são muito parecidas morfológicamente e alguns sugerem que as

diferenças entre elas seriam suficientes apenas para separá-las em subespécies (GOPALAKRISHNAN & SAMPATH, 1967). No entanto, a maioria prefere evitar confusão nomenclatural e mantém os três nomes específicos como válidos, o que foi adotado por VAUGHAN (1989).

As diferenças e semelhanças entre essas espécies são mostradas na tabela 3.2., que reúne e sintetiza informações de alguns especialistas (GOPALAKRISHNAN & SAMPATH, 1967; TATEOKA, 1963; TATEOKA, 1962 e BLACK, (1950).

Dos 40 caracteres usados na descrição da tabela 3.2., 26 não permitem uma separação clara das três espécies, seja porque os estados de caráter são idênticos, seja porque os intervalos de variação se interseccionam. Os 14 caracteres restantes são úteis em diferentes graus e com algumas ressalvas para a separação das espécies (estão marcados com \*). Os valores de diâmetro do colmo, largura do limbo, número total de ramificações da panícula, número total de nós da panícula, número de ramificações do nó basal da panícula, comprimento médio das ramificações do nó basal da panícula e comprimento médio das ramificações do nó apical são apresentados como médias, desacompanhadas dos intervalos de variação, que sabidamente existem. O valor taxonômico dessas informações se reduz bastante por causa disso, já que os intervalos podem se interseccionar, embora as médias separem grosseiramente em dois grupos: *O. alta*, de um lado, com valores geralmente menores e as outras duas do outro lado. Os últimos cinco caracteres listados, aliás, estão biologicamente correlacionados, pois são relativos a medidas e contagens na panícula, e a forma geral da panícula nesse

grupo é mais ou menos constante. Isto, portanto, diminui o valor taxonômico do grupo de caracteres.

*O. grandiglumis*, embora muito semelhante às outras duas espécies quanto à parte vegetativa e à morfologia da panícula, distingue-se delas inequivocamente pelo comprimento e forma dos lemas estéreis: eles são do mesmo tamanho e forma dos lemas férteis, o que é considerado um estado de caráter primitivo (GOMPALAKRISHNAN & SAMPATH, 1967), enquanto que *O. alta* e *O. latifolia* têm lemas estéreis atrofiados, não naviculares e curtos, um estado de caráter derivado. Em *O. sativa*, a atrofia do lema estéril e sua reversão são controladas por apenas um gene, o que sugere que também o seja no grupo *latifolia*. Mesmo assim, essa pequena diferença é considerada por todos os taxonomistas como suficiente para separar *O. grandiglumis* das outras.

Assim, o grande problema classificatório recai sobre a separação entre *O. alta* e *O. latifolia*. Tradicionalmente, o caráter mais usado tem sido o comprimento da espigeta (o do lema estéril também, pois que está correlacionado a este). O de *O. alta* é maior que 7 mm, e o de *O. latifolia*, menor que 7 mm. A distribuição de valores, porém, é justaposta, não há um intervalo separando as espécies, o que torna esse critério excessivamente arbitrário. Na verdade, existe um contínuo na distribuição deste caráter, assim como na de outros, e as espécies foram definidas arbitrariamente. Aparentemente, em *O. latifolia* houve uma compensação da diminuição do tamanho da espigeta pelo aumento do número de espigetas; de fato, este último caráter apresenta uma disjunção entre *O. latifolia*

e *O. alta*. Infelizmente, o número de módulos (no caso, a espiguetas) é um tipo de carácter muito pouco canalizado e com uma plasticidade fenotípica notadamente grande, não sendo, pois, um dos mais adequados à taxonomia. O significado ecológico desse *trade-off* entre os dois caracteres ainda não foi tema de nenhuma discussão na literatura, talvez por causa da figura errônea que se tem da distribuição geográfica dessas espécies.

As três espécies possuem o genoma alotetraplóide CCDD e se entrecruzam facilmente, apresentando apenas alguma debilidade de  $F_2$  e, às vezes, multivalentes na meiose de  $F_1$  (GOMPALAKRISHNAN & SAMPATH, 1967; MORINAGA, 1964), o que denota alguma homologia dentro de CC e DD. Híbridos podem ser encontrados na natureza, alguns dos quais com uma característica intermediária referente justamente à mais marcante distinção entre as espécies: espiguetas em que um lema estéril é parecido com o de *O. grandiglumis* e o outro, com o de *O. alta* (TATEOKA, 1962).

A semelhança morfológica e a débil barreira reprodutiva, dois critérios usados para reunir grupos em uma espécie, quando se considera o conceito biológico de espécie, levaram GOMPALAKRISHNAN & SAMPATH (1967) a sugerir o nome de *O. latifolia* para o grupo, com 3 subespécies: *O. latifolia* Desv. subsp. *latifolia* (para *O. latifolia*); *O. latifolia* Desv. subsp. *grandiglumis* (para *O. grandiglumis*) e *O. latifolia* Desv. subsp. *longispiculis* (para *O. alta*). A sugestão não foi aceita e a revisão de VAUGHAN (1989) reafirmou os três nomes originais e seu status específico.

Tabela 3.2. Caracteres morfológicos das espécies sul-americanas do complexo *officinalis*. Os valores de cada autor são colocados em linhas diferentes. Quando nenhuma indicação é feita, trata-se de GOMPALAKRISHNAN & SAMPATH (1967); T2 indica TATEOKA (1962), T3 indica TATEOKA (1963) e B. BLACK, 1950. Entre colchetes é fornecido o intervalo que soma as informações de todos os autores.

Caráter	<i>O. lat.</i>	<i>O. aita</i>	<i>O. grand.</i>
---------	----------------	----------------	------------------

Parte vegetativa: (\* - vide texto)

1) Hábito	perene	perene	perene
2) Rizoma *	ausente	ausente	fracamente desenvolvido
3) Altura da planta (m)	1,5-2,6 1-2 (B) (1-2,6) ereta	1,2-2,1 3-4 (B) (1,2-4) ereto ou decumbente	1,5-2,15 (1,5-2,15) ereta
4) Diâmetro do colmo (mm) *	7,0	5,0	7,0
5) Pilosidade do colmo	glabro	glabro	-
6) Cor do internódio	verde	verde	verde

Tabela 3.2. Cont.

Caráter	<i>O. lat.</i>	<i>O. alta</i>	<i>O. grand.</i>
7) Comprimento da bainha comparado ao do internódio *	mais longo	mais curto	mais longo
8) Tipo de margem da bainha	variável	franjada hispido-ciliada (B)	franjada
9) Pigmentação da bainha	variável	variável	variável
10) Cor da axila da folha	purpura	púrpura	purpura
11) Comprimento de limbo (cm)	70	58 25-80 (B) (25-80)	58
12) Forma de limbo	plana	plana, acuminada	lanceolada
13) Largura de limbo (cm) *	5,2	3,6 2,0-2,8 (B) (2,0-3,6)	4,5
14) Forma e textura da ligula	truncada, franjada, com pêlos entrelaçados. ciliado-fimbriada (B)	triângulo equilátero. franjada, com pêlos entrelaçados. lacerada ou hispido-cilia-	orbicular, franjada, com pêlos entrelaçados

Tabela 3.2. Cont.

Caráter	<i>D. lat.</i>	<i>D. alta</i>	<i>D. grand.</i>
15) Comprimento da ligula (cm)	0,9 0,1-0,4 (B) (0,1-0,9)	da (B), membrana- nacea. 1,0 0,5 (B)	0,8
16) Margem do limbo		escabrociliada	
17) Superfície do limbo	escábrida	escaberula	
Parte Reprodutiva			
18) Comprimento da panícula (cm)	46 20-30 (B) 50-60 (Hitch.) (20-60)	36 20-30 (B) (20-36)	4●
19) Forma da panícula	Aberta, ramos c/ 10-20 cm, os de baixo verticilados, adscendentes ou espalhados	Aberta, reclinada(B), c/ ramos +/- distantes, densamente pilosos nas axilas, ramos nus na metade inferior, os inferiores ver-	

Tabela 3.2. Cont.

Caráter	<i>D. lat.</i>	<i>D. alta</i>	<i>D. grand.</i>
20) Número total de ramificações da panicula. *	27	15	26
21) Número total de nós na panicula. *	10	9	9
22) Número de ramificações no nó basal da panicula. *	9	5	6
23) Comprimento médio das ramificações do nó basal da panicula. (expresso como % do comprimento da panicula). *	81	65	37
24) Comprimento médio das ramificações do nó apical (% do comprimento da panicula). *	17	10	16
25) Rigidez das ramificações da panicula. *	rígidas	pendentes	intermediárias

Tabela 3.2. Cont.

Caráter	<i>O. lat.</i>	<i>O. alta</i>	<i>O. grand.</i>
26) Compr. da região basal da panic. abaixo do primeiro nó (% do compr. total da panícula)	25,8-43	20,9-30	22,1-39
27) Número total de grãos por planta *	343-1121	198-258	216-347
28) Compr. da espiguetta (mm) *	4-7 (T3) 4,8-7,0 5-6 (B) (4-7)	7,0-7,6 >7 (T3) 8-9 (B) (7-9)	7,5-8,0 (7,5-8,0)
29) Largura da espiguetta (mm) *	1,9-2,5	2,2-2,6	2,8-3,0
30) Compr. do pedicelo. *	curto	longo	intermediário
31) Compr. da arista (cm)	3,7-4,8 0,8-2,7 (T2) 1-4 (B) 1-1,5 (Hitch.) (0,8-4,8)	6,1-9,0 1-4 (T2) 2-3 (B) (1-9)	0,0-0,9 0,0-? (B) (0,0-0,9)
32) Textura do lema e da pálea	pilosa	pilosa	pilosa

Tabela 3.2.

Caráter	<i>D. lat.</i>	<i>D. aita</i>	<i>D. grand.</i>
33) Comprim. do lema estéril *	1,2-2,0	2,2-2,8 4,0-4,5 (B) (2,2-4,5)	mesmo do lema fértil 7,5-8,0 (B)
34) Extensão da pilosidade do lema estéril	Ao longo da quilha e das margens	idem	idem
35) Presença da arista da pálea (aristula)	presente, mas não proeminente mucron (B)	presente, bem proeminente hispida. 1mm (B)	presente, bem proeminente
36) Cor da antera	chocolate ou amarela	amarela	amarela
37) Cor do estigma	púrpura ou branca	branca	branca
38) Forma da base da espigueta	+/- obtusa	idem	idem
39) Características do lema estéril		estreitos, acuminados, unínervos	lanceolados, naviculares
40) Características do lema fértil		microscopicamente foveolado, hispido na carina e nas margens	lanceoladas, naviculares

### A origem dos tetraplóides

GOMPALAKRISHNAN & SAMPATH (1967), depois de descartarem algumas hipóteses pouco prováveis, elaboraram a hipótese mais aceita atualmente. Segundo ela, o gênero *Oryza* originou-se antes da deriva continental do começo do Terciário, na Pangéia e se espalhou por todas as suas partes quentes e úmidas (que naquela época talvez tenham englobado a Europa atual) . Após a deriva continental, populações da *Oryza* primordial, ou mesmo das espécies já formadas, se isolaram em todos os continentes. Na América do Sul duas espécies, uma de genoma CC, que seria intimamente aparentada da atual *O. punctata* africana, e outra de genoma DD, com parentesco obscuro com as espécies atuais, se hibridaram e o híbrido sofreu poliploidização, dando origem às maiores espécies de *Oryza* do mundo, o que indica a heterose da combinação CCDD. Tais híbridos eliminaram seus pais por competição e posteriormente sofreram uma irradiação evolutiva, produzindo as três espécies atuais. Segundo os autores, o alotetraplóide primordial era mais parecido com *O. grandiglumis*, por serem seus lemas estéreis plenamente desenvolvidos considerados primitivos. *O. alta* e *O. latifolia* teriam sofrido atrofia dos lemas estéreis no decorrer de sua especiação. (Esta hipótese, embora aceitável em linhas gerais, necessita de alguns refinamentos; v. DISCUSSÃO.)

**Distribuição geográfica.** (Fig. 3.2.2.) Segundo VAUGHAN (1989), *O. grandiglumis* se restringe à parte central do vale Amazônico, incluindo as regiões dos estados do Amazonas, Pará, Acre e do Peru que ficam em torno da calha do Rio Amazonas. *O. alta*

habita uma área bem maior, que se estende continuamente da Península de Yucatán até o sudeste do Brasil e à Bolívia. A área de *O. latifolia* inclui a de *O. alta* mas suas fronteiras avançam para o norte do México, para o leste no Brasil e alcançam o norte da Argentina. Segundo essa representação, há uma vasta área de simpatria de *O. alta* e *O. latifolia*, que corresponde a quase toda a América tropical, e uma área menor, mas ainda assim apreciável, de simpatria das três espécies, em volta do Rio Amazonas.

**Complexo sativa.** Este é o grupo taxonomicamente mais confuso do gênero. Segundo VAUGHAN (1989), é composto pelas 8 espécies de genoma AA, todas diplóides, e inclui as duas espécies cultivadas, *O. sativa* e *O. glaberrima*. *O. sativa* foi domesticada na Ásia e se propagou pelo mundo, principalmente pelos trópicos, e se tornou o principal cereal do Terceiro Mundo; *O. glaberrima* foi domesticada no oeste subsaariano da África e sua área de cultivo e consumo restringe-se a essa região. Todas as espécies deste complexo se inter cruzam, apresentando diferentes graus de isolamento reprodutivo, mas raramente ele é completo. Os cromossomos pareiam-se razoavelmente bem na meiose do híbrido, mas a homologia não é completa, sendo o grupo genômico AA subdividido em grupos AA,  $A^G A^G$ ,  $A^1 A^1$ ,  $A^{GP} A^{GP}$  e  $A^m A^m$ . O grupo  $A^G A^G$  engloba *O. glaberrima* Steud. e sua ancestral selvagem, *O. barthii* Chev., ambas anuais. *O. barthii* era chamada até 1968 de *O. breviligulata* Chev. et Roehr., alusão a sua lígula curta em comparação com as asiáticas.

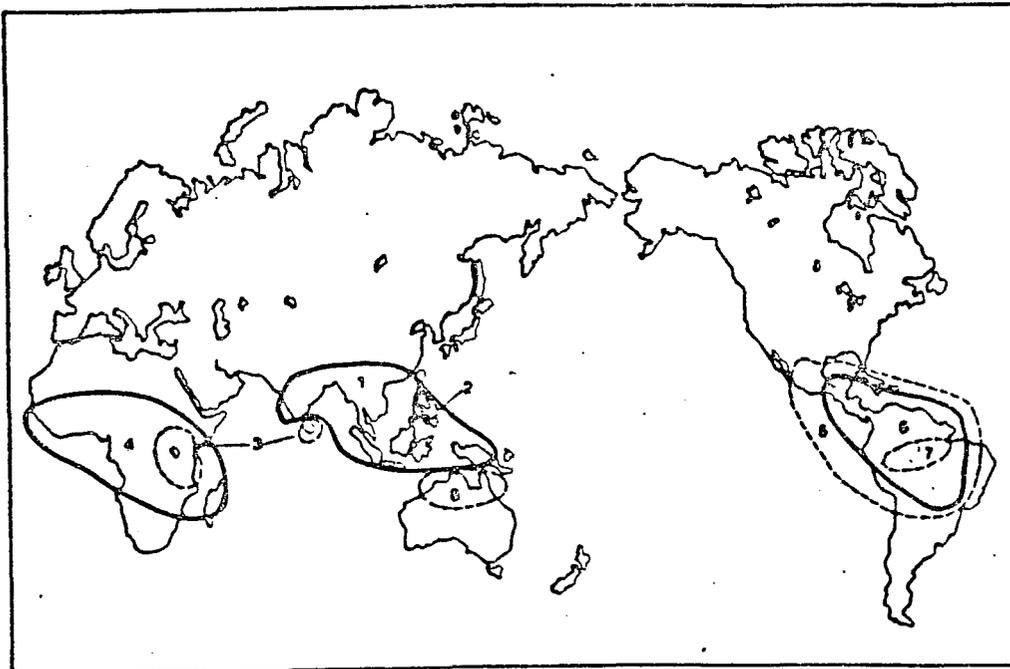


Figura 3.2.2. - Distribuição das espécies do gênero *Oryza*, grupo *Officinalis*: 1. *O. officinalis*; 2. *O. minuta*; 3. *O. eichingeri*; 4. *O. punctata*; 5. *O. latifolia*; 6. *O. alta*; 7. *O. grandiglumis*; 8. *O. australiensis*. Extraída de VAUGHAN (1989).

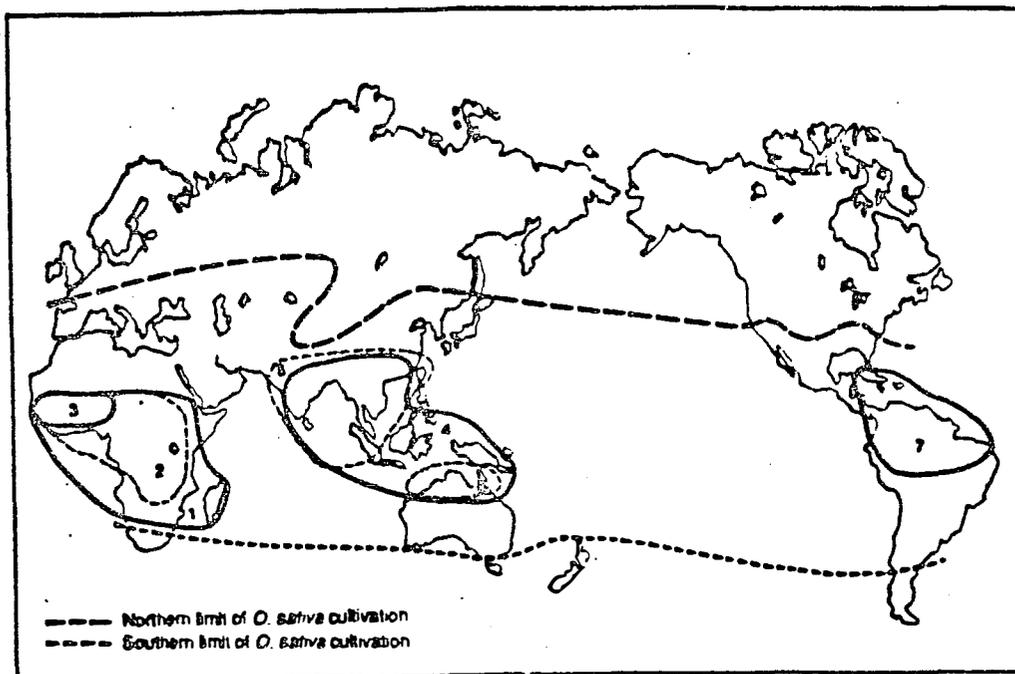


Figura 3.2.3. - Distribuição das espécies do gênero *Oryza*, grupo *Sativa*: 1. *O. longistaminata*; 2. *O. barthii*; 3. *O. glaberrima*; 4. *O. rufipogon*; 5. *O. nivara*; 6. *O. meridionalis*; 7. *O. glumaepatula*. Extraída de VAUGHAN (1989).

As espécies selvagens dos grupos AA (*O. rufipogon* e *O. nivara*), A<sup>1</sup>A<sup>1</sup> (*O. longistaminata*), A<sup>GP</sup>A<sup>GP</sup> (*O. glumaepatula*) e A<sup>m</sup>A<sup>m</sup> (*O. meridionalis*), mais aparentadas com *O. sativa*, são consideradas por alguns autores, principalmente geneticistas e ecólogos, como um grupo só, chamado *O. perennis* Moench ou complexo *perennis*, composto de raças geográficas continentais, respectivamente, asiática, africana, sul-americana e australiana. Embora formalmente usem agora os nomes estabelecidos por VAUGHAN (1989), biologicamente consideram-nas uma espécie pantropical em vias de especiação, com as barreiras reprodutivas entre elas provavelmente aumentando gradualmente devido ao isolamento geográfico. Os taxonomistas (primeiramente TATEOKA, 1963), entretanto, consideram o nome *O. perennis* desaconselhável não só para o grupo como para qualquer das espécies isoladamente.

TATEOKA (1963) chamou de *O. rufipogon* todos os parentes selvagens de *O. sativa* asiáticos e americanos (que hoje englobariam *O. rufipogon*, *O. nivara* e *O. glumaepatula*). Na Ásia, o arroz apresenta toda uma gama de ecótipos, desde o anual, que habita terrenos emersos que secam na estação seca, até o perene, que habita águas profundas (50 cm) e perenes, passando por todos os intermediários, resultantes dos cruzamentos entre os dois extremos (OKA, 1988). SHARMA & SHASTRY (1965) deram ao ecótipo anual o status de espécie, *O. nivara* ("neewara" significa "arroz bravo" na Índia), permanecendo o perene com o nome *O. rufipogon* ("barba vermelha", em alusão às aristas avermelhadas), nomes que foram adotados por VAUGHAN (1989).

Além da interfertilidade de *O. nivara* e *O. rufipogon*, contribui para a enorme variabilidade do complexo *perennis* na Ásia a interfertilidade de *O. sativa* com as duas selvagens, que produzem uma gama de híbridos extremamente diversificados, acomodados um tanto artificialmente pela designação *O. sativa* f. *spontanea* (não é válida segundo VAUGHAN (1989)). Esses híbridos, juntamente com raças ferais de *O. sativa* e raças invasoras de *O. nivara* e *O. rufipogon*, adaptadas às condições de cultivo, são chamados comumente de arroz vermelho, e infestam as lavouras, causando um problema sério. Na América, onde a cultura de *O. sativa* geralmente não é vizinha às populações de *Dryza* selvagens, o arroz vermelho é provavelmente originário apenas de raças mutantes do cultivar. Do ponto de vista biológico, *O. nivara*, *O. rufipogon* e todos os seus híbridos pertencem ao conjunto gênico primário (HARLAN, 1975) de *O. sativa*.

Nas Américas do Sul e Central, a representante do complexo *perennis* é *O. glumaepatula* Steud., denominada em alguns trabalhos como *O. paraguayensis* Steud., *O. cubensis* Ekman e *O. perennis* ssp. *cubensis* Tateoka et al. São escassíssimas as informações genéticas, ecológicas e fitogeográficas sobre essa espécie. Oka, realizador da primeira coleta de seu germoplasma na Amazônia, em 1961, caracterizou-o como perene a intermediário, sem formas anuais (OKA, 1988). A origem de *O. glumaepatula* é controversa. A autoctonia é defendida por CHANG (1979) e vários pesquisadores japoneses e chineses. Segundo essa hipótese, o complexo *perennis* se alastrara por Gondwana antes da deriva, e,

depois desta, as populações isoladas começaram a divergir, formando-se as atuais *O. glumaepatula*, na América, *O. longistaminata* na África, *O. rufipogon* na Ásia e *O. meridionalis* na Austrália. SECOND (1985), por outro lado, defende a hipótese de que *O. glumaepatula* teria migrado recentemente do Velho Mundo, talvez até junto com os colonizadores europeus. Embora a suposição seja bem inverossímil e tenha poucos defensores, VAUGHAN (1989), autor da obra mais abrangente e recente sobre taxonomia de *Oryza*, ainda lhe dá destaque e mantém o caráter controverso do tema.

A espécie africana do complexo *perennis*, *O. longistaminata*, é a mais diferenciada do grupo. Como seu nome indica, tem estames longos e protraídos, além de autoincompatibilidade parcial, o que lhe confere altas taxas de cruzamento. Há um programa para transferência desse caráter para *O. sativa* (NEVES *et al.*, 1989). As plantas podem se tornar invasoras agressivas graças ao seu rizoma bem desenvolvido, caráter que falta em seus parentes.

Freqüentemente em simpatria com *O. australiensis*, a espécie *O. meridionalis* Ng é a representante do complexo *perennis* na Austrália. É em muitos aspectos semelhante a *O. nivara*, mas tem aristas mais longas, espiguetas mais estreitas e uma panícula mais compacta.

A seguir, na tabela 3.3, damos uma descrição comparada, sempre que possível, das espécies do grupo *sativa*.

Tabela 3.3. Descrição comparada das espécies *J. sativa* (S), *J. rufipogon* (R), *J. nivara* (N), *J. glumaepatula* (GP), *J. barthii* (B), *J. longistaminata* (L), *J. meridionalis* (M) e *J. glaberrima* (GB). Síntese de VAUGHAN (1989) e DUISTERMAT (1987). (Parte I)

Caráter	S	R	N	GP
1.Ciclo	anual ou perene	perene	anual	perene
2.Sensibilidade ao fotoperíodo			não	
3.Forma	pequenas touceiras	touceiras		
4.Fecundidade			alta	
5.Estolões	ausentes	presentes		
6.Rizomas	ausentes	ausentes ou pouco desenvolvidos	ausentes	aus./ pouco desen.
colmo				
7.Inclinação	ereto a ascendente	decumb. e flutuante ou ascend. a ereto	semi-erectos a decumbentes	semi-erectos
8.Ramificação	intra-, raro extravaginal na base	intra- e extravaginal na base	intravag.	intravag.
9.Comprimento (cm)	50-190	70-90(-300)		
10.Enraizamento	usual na base e	usual na base e		

Tabela 3.3. (Cont.)

Caráter	S	R	N	GP
mento dos nós	nos nós submersos superiores	nos nós submersos superiores		
11.Pilosidade	glabro	glabro		
12.Textura	macia	macia		
13.Forma dos internós	tubulares,canelados	largamente tubulares, fortemente canelados	os basais esponjosos	
14.Pilosidade dos nós	glabros	glabros		
15.Forma das bainhas	inferiores infladas, sup. aderidas	infer. infladas sup. aderidas		
<b>Aurículas</b>				
16.Forma	linear-lanceoladas falcadas	às vezes presentes, linear-lanceoladas a lineares, falcadas		
17.Comprimento (mm)	1-5	1-7		
18.Largura (mm)	0,5-1,0	0,3-0,9		
19.Pêlos	2mm de compr.	glabras ou pilosas, até 1,5 mm de comprimento		
<b>Lígula</b>				
20.Forma	ovada a linear-	triangular a es-		

Tabela 3.3. (Cont.)

Caráter	S	R	N	GP
	lanceolada, aguda (raro obtusa). ras gada	treitamente tri- ang., aguda, ras gada		
21. Comprimento (mm)	(6-)10-36	9-38		
22. Largura (mm)	2,5-8.0	5-8		
23. Textura	herbácea, macia	herbácea, macia		
24. Nervação	nervada, c/ vênulas transversais	nervada, c/ vênulas transvers.		
25. Pilosid.	glabra	glabra		
<b>Limbo</b>				
26. Forma	linear	linear		
27. Comprimento (cm)	24-60	27-60		
28. Largura (cm)	0,6-2,2	0,7-2,5		
29. Pilosidade	glabro	glabro		
30. Textura	macia a escabrosa em ambos os lados	macia a escabr. em amb. os lados		
31. Textura das margens	escabrosa, raram. macia	escabrosa		
32. Nervação	nervura central protraída abaxial- mente, vênulas	nervura central protraída abax. vênulas transv.		

Tabela 3.3. (Cont.)

Caráter	S	R	N	GP
<b>Panicula</b>	transv. ausentes	ausentes		
33. Forma	levem. contraída	levem. contraída	inserta ou incom- pletam. exserta	
34. Comprimento (cm)	9-30	12-30		
35. Diâmetro (cm)	1-8	1-7		
<b>Pedúnculo e Eixo</b>				
36. Forma	terete, canelado	+/-terete, canelado	vigoroso, grosso	
37. Textura	macia ou tornando-se escabrosos terminalmente	macia ou tornando-se escabrosos terminalmente		
<b>Ramificações</b>				
38. Inclinação	ascendentemente patentes a +/- eretos; ondulados	ascend. patentes a +/- eretos; ondulados		
39. Pilosidade de	glabras, somente as axilas às vezes c/ um tufo de pêlos brancos	glabras, somente as axilas às vezes c/ um tufo de pêlos brancos		

Tabela 3.3. (Cont.)

Carater	S	R	N	GP
40. Disposi- ção	as proximais em vertic. de até 3; as mais longas c/ 2-13 cm; algumas simples, c/ 4-6 es- piguetas; outras c/ 1-3 ramos secun- dários, cada c/ 1- 5 espig.; a termi- nal c/ 4-7 espig.	as prox. em ver- tic. de até 5; as + longas c/ 2,5-12 cm; algu- mas simpl. c/ 5- 9 espig., outras c/ 1 ramo secun- dário c/ 2 esp.; a terminal c/ 6 espig.	menos ra- mifica- ções pri- marias que <i>D. ru-</i> <i>tipogon</i>	
<b>Pedículo</b>				
41. Forma	+/- clavado, adax. curvado p/ dentro	+/- clavado, a- dax. curvado p/ dentro		
42. Compri- mento (mm)	1-7	1-3		
43. Pilosida- de	glabro ou levemen- te pubescente adax- ialmente	glabro ou fina- mente pubescente		
<b>Espigueta</b>				
44. Forma	oblonga a oblongo- lanceolada, aguda ou acuminada	oblonga a obova- do oblonga, lan- ceolada, acumi- nada		
45. Inserção no pedicelo	oblíqua	oblíqua		

Tabela 3.3. (Cont.)

Caráter	S	R	N	GP
46. Dormência			alta	
47. Comprimento (mm)	7-10,9	7,3-11,4	6-8,4	> que de <i>O.</i> <i>rufip.</i>
48. Largura (mm)	(2,25-)2,65-4,6	1,95-4,4	1,9-3,0	> que <i>O. ru-</i> <i>fip.</i>
49. Espessura (mm)			1,2-2,0	
50. Razão compr./larg.	1,8-3,6	2,72-4,4		
51. Comprim. das glumas (mm)	0,2	0,3		
52. Decidui- dade	não	sim	sim	
<b>Lema estéril</b>				
53. Forma	ovado-oblongo a lanceolado	triang., lanceo- lado a linear- lanceolado		
54. Comprimento (mm)	1,45-3,95(-10,4)	1,25-7,5		
55. Largura (mm)	0,5-1,7	0,3-0,7		
56. Razão compr./larg.	0,2-0,4(-0,95)	0,17-0,42(-0,75)		

Tabela 3.3. (Cont.)

Caráter	S	R	N	GP
57. Margem	serrada p/ cima	serrada p/ cima		
58. Ápice	acuminado a cuspidado	agudo a acuminado		
59. Pilosidade	glabro	glabro ou piloso na nervura central ou margens		
60. Textura	herbácea	herbácea		
Lema fértil				
61. Forma	oblongo a lanceolado, levem. sulcado e finamente reticulado	obovado, obovado-lanceolado a lanceolado, lev. sulcado e finam. reticulado		
62. Comprimento (mm)	6-10,2	7-11		
63. Largura (mm)	1,6-3,1	1,4-2,2		
64. Margem	encurvada p/ dentro	encurvada p/ dentro		
65. Ápice	acuminado	acuminado		
66. Pilosidade	coberto por pêlos vítreos	coberto por pêlos vítreos		
67. Textura	óssea	óssea		
68. Cor	às vezes purpúreo na base ou no ápice	às vezes purpúreo no ápice		

Tabela 3.3. (Cont.)

Caráter	S	R	N	GP
<b>Arista</b>				
69. Tamanho e forma	variável. +/- reta até 60(-150)mm, fina a vigorosa	variável. até 110mm, vigorosa	grossa. 40-100mm	> que de <i>D. rufip.</i>
70. Superfície	antrorsamente escabérula	antrorsamente escabérula		
71. Base	calosa	calosa		
<b>Pálea</b>				
72. Forma	como o lema, lanceolada a linear-lanceolada	como o lema, linear-lanceolada		
73. Comprimento (mm)	5,8-9,5	6,9-10,5		
74. Largura (mm)	0,9-1,65	0,75-1,2		
75. Margem	estreitam. escariosa, não encurvada p/ dentro	estreitam. escariosa, não encurvada p/ dent.		
76. Ápice	agudo a acuminado, não sulcado	acuminado, não sulcado		
<b>Arista</b>				
77. Tamanho (mm) e forma	0,2-0,45, (patento-)ereta	0,3-2,3 ereta		
<b>Lodículas</b>				
78. Forma	obovadas a obovado-lanceoladas	obovadas a obovado-lanceola-		

Tabela 3.3. (Cont.)

Caráter	S	R	N	GP
		das. oblongas		
79. Comprimento (mm)	0,7-1,3	0,5-1,6		
80. Largura (mm)	0,25-0,6	0,2-1,1		
81. Ápice	retuso	truncado		
82. Textura	escariosas a +/- carnosas, nervuras +/- distintas	escariosas a +/- carnosas, nervuras distintas		
<b>Anteras</b>				
83. Comprimento (mm)	0,8-2(2,5)	(3,5-4-6,2	1,5-2	>3
84. Cor	Branças ou amarelas	amarelas ou marrons		
<b>Estigmas</b>				
85. Cor	brancos, amarelos, vermelhos ou púrpura-escuros	púrpura-escuros. às vezes marrons		
<b>Cariopse</b>				
86. Forma	ovoide ou elíptica a lanceolada, cilíndrica	oblonga, lanceolada a obovado-lanceolada, cilíndrica		
87. Comprimento (mm)	5,1-7,5	5,2-6,7		

Tabela 3.3. (Cont.)

Caráter	S	R	N	GP
88.Largura (mm)	2,2-3,8	1,4-2,0	>2,0	
89.Cor	amarelo-esbranqui- çado, marrom a fosco	vermelho-acasta- nhado		
90.Tamanho	0,2-0,3 vezes o da cariopse	0,17-0,23 o da cariopse	1,0-1,5	

Tabela 3.3. Descrição comparada das espécies *D. sativa* (S), *D. rufipogon* (R), *D. nivara* (N), *D. glumaepatula* (GP), *D. barthii* (B), *D. longistaminata* (L), *D. meridionalis* (M) e *D. glaberrima* (GB). Síntese de VAUGHAN (1989) e DUISTERMAT (1987). (Parte II)

Caráter	M	GB	B	L
1.Ciclo	anual ou perene	anual	anual	perene
2.Sensibilidade ao fotoperíodo				
3.Forma	às vezes pequenas touceiras	ereta		
4.Fecundidade				
5.Estolões	ausentes			
6.Rizomas				presen- -tes
colmo				
7.Inclinação	ereto a geniculado		ereto a decumben- te	ereto
8.Ramificação	intravaginal na base			
9.Comprimento (cm)	100-200			
10.Enraizamento	nos inferiores a-			

Tabela 3.3. (Cont.)

Caráter	M	GB	B	L
mento dos nós	denas			
11.Pilosidade	glabro			
12.Textura	macia			
13.Forma dos internós	pelo menos os inferiores. largam. tubulares. fortemente canelados			
14.Pilosidade dos nós	glabros			
15.Forma das bainhas	inferiores levem. infladas, super. +/- aderidas			
<b>Aurículas</b>				
16.Forma	quando presentes, linear-lanceoladas, falcadas, serradas na base			
17.Comprimento (mm)	5,5-6,0			
18.Largura (mm)	0,5-0,9			
19.Pêlos	glabras			
<b>Lígula</b>				
20.Forma	ovada a linear-			

Tabela 3.3. (Cont.)

Caráter	M	GB	B	L
	lanceolada, aguda rasgada			
21. Comprimento (mm)	13-25			
22. Largura (mm)	4			
23. Textura	herbácea, macia			
24. Nervação	nervada, c/ vênulas transversais			
25. Pilosidade	glabra			
<b>Limbo</b>				
26. Forma	linear			
27. Comprimento (cm)	18-30			
28. Largura (cm)	0,9-1,2			
29. Pilosidade	glabro	glabro		
30. Textura	face super. escabrosa, inf. macia			
31. Textura das margens	escabrosa			
32. Nervação	nervura central saliente, vênulas transversais au-			

Tabela 3.3. (Cont.)

Caráter	M	GB	B	L
<b>Panicula</b>	sentes			
33. Forma	contraída	levem. contraída		laxa
34. Comprimento (cm)	11-24			
35. Diâmetro (cm)	2-4			
<b>Pedúnculo e Eixo</b>				
36. Forma	terete, canelada			
37. Textura	macia ou tornando-se escabrosos terminalmente; glabros			
<b>Ramificações</b>				
38. Inclinação	+/- eretas, onduladas			
39. Pilosidade	escabrosas, só as axilas às vezes c/ um tufo de pêlos brancos			

Tabela 3.3. (Cont.)

Caráter	M	GB	B	L
40. Disposição	as proximais em verticilo de até 2 as mais longas c/ 2-6.5 cm; c/ 5 a 7 espiguetas	sem ramif. secundárias ou terciárias, só primárias		
<b>Pedicelo</b>				
41. Forma	clavado, adax. curvado p/ dentro			
42. Comprimento (mm)	1-3			
43. Pilosidade	glabro			
<b>Espiguetas</b>				
44. Forma	obovado-lanceolada, aguda			
45. Inserção no pedicelo	oblíqua			

Tabela 3.3. (Cont.)

Carater	M	GB	B	L
46. Dormência				
47. Comprimento (mm)	6,5-8,9	2,9-3,6	7,8-11,0	
48. Largura (mm)	2,1-2,5		2,8-3,4	
49. Espessura (mm)				
50. Razão compr./larg.	3,1-3,8			
51. Comprim. das glumas (mm)	0,3-0,4			
52. Deciduidade	sim	ausente a parcial	sim	sim
<b>Lema estéril</b>				
53. Forma	ovado-lanceolado			
54. Comprimento (mm)	1,3-3		2,1-5,0	
55. Largura (mm)	0,5			
56. Razão compr./larg.	0,25-0,35			

Tabela 3.3. (Cont.)

Carater	M	GB	B	L
57. Margem	serrada p/ cima. as vezes			
58. Ápice	acuminado	agudo	agudo	
59. Pilosidade	glabro. nervos c/ alguns pêlos			
60. Textura	herbácea			
<b>Lema fértil</b>				
61. Forma	obovado-lanceolado. levem. sulcado e finamente reticulado			
62. Comprimento (mm)	6,9-8,0			
63. Largura (mm)	1,6-1,7			
64. Margem	encurvada p/ dentro			
65. Ápice	acuminado			
66. Pilosidade	coberto por pêlos vítreos	quase totalmente glabros		
67. Textura	óssea		hispida	
68. Cor	às vezes purpúreo no ápice			

Tabela 3.3. (Cont.)

Caráter	M	GB	B	L
<b>Arista</b>				
69. Tamanho (mm) e forma	70-120, vigorosa			
70. Superfície	antrorsamente escabérula			
71. Base	calosa			
<b>Pállea</b>				
72. Forma	como o lema. linear-lanceolado. não sulcada			
73. Comprimento (mm)	6,7-7,8			
74. Largura (mm)	0,95			
75. Margem	estreitam. escariosa, não encurvada			
76. Pilosidade		quase totalmente glabra		
77. Ápice	acuminado			
<b>Arista</b>				
78. Tamanho (mm) e forma	0,30-0,35 (patento-) ereta	0,3-2,3 ereta		
<b>Lodículas</b>				
79. Forma	obovado-lanceoladas	obovadas a obovado-lanceoladas		

Tabela 3.3. (Cont.)

Caráter	M	GB	B	L
		das, oblongas		
80. Comprimento (mm)	0,5-0,7	0,5-1,6		
81. Largura (mm)	0,2-0,3	0,2-1,1		
82. Ápice	obtuso	truncado		
83. Textura	escariosa . nervu- ras +/- distintas	escariosas a +/- carnosas, nervu- ras distintas		
<b>Anteras</b>				
84. Comprimento (mm)	1,6-2,2	(3,5-)4-6,2		>3
85. Cor	amarelas	amarelas ou mar- rons		
<b>Estigmas</b>				
86. Cor	púrpura-escuros	púrpura-escuros, às vezes marrons		
<b>Cariopse</b>				
87. Forma	lanceolada, cilin- drica	oblonga, lanceo- lada a obovado- lanceolada, ci- lindrica		
88. Comprimento (mm)	6,0-6,4	5,2-6,7		

Tabela 3.3. (Cont.)

Carater	M	GB	B	L
89.Largura (mm)	1,7-2,0	1,4-2,0		
90.Cor	marrom-avermelha- da	vermelho-acasta- nhado		
91.Tamanho	0,15-0,25 vezes o da cariopse	0,17-0,23 vezes o da cariopse		

Algumas colunas da tabela 3.3 apresentam muitas lacunas. Houve dificuldade de recuperar a literatura referente a *O. barthii*, *O. glaberrima* e *O. longistaminata*. *O. nivara* é quase igual a *O. rufipogon*, segundo VAUGHAN (1989) e DUISTERMAT (1987); as principais diferenças são o maior número e largura de sementes, a anualidade e o menor grau de emergência das panículas de dentro da folha bandeira de *O. nivara*. Outras características reprodutivas e ecológicas também separam, embora nunca descontinuamente, as duas espécies, tais como menor taxa de cruzamento, maior esforço reprodutivo, maior arista e outros. No entanto, descrições detalhadas item a item de *O. nivara* não foram encontradas.

#### Distribuição geográfica. (Fig. 3.2.3.)

*O. sativa*: Sri Lanka; Índia (Maharashtra, Uttar Pradesh, Assam); Bangladesh; Myanmar (antiga Birmânia) (Mandalay); Tailândia (Chiang Mai, Petchabun, Chainat, Bangkok, Chantaburi, Ratchaburi); Camboja (Battambang); Sul do Vietnã (Song Be, Long An); China (Kwangsi, Kwangtung); Taiwan (Taoyuan); Malásia: Sumatra (Palembang), Maláia (Perlis, Kedah, Malacca), Singapura, Java (Jacarta, Priangan), Kangean, Bornéu (W. Kutai), Filipinas (Mindanao), Nova Guiné (Merauke, E. Sepik, Planaltos Ocidentais); Austrália (Território Setentrional, Queensland: Cook, North Kennedy).

*O. meridionalis*: Austrália: Território Setentrional, Port Darwin, R. Adelaide, Munmarlary, Ilha Elcho, Lagoon, Queensland, Dist. de Cook: 30 milhas ao sul de Cooktown, confluência dos rios Morgan e MacIvor.

*O. nivara*: Sul e Sudeste da Ásia, Indonésia.

*O. glumaepatula*: Norte da América do Sul, América Central e Caribe.

*O. barthii*: África, ao sul do Saara até a África Central ao norte de Angola e Zimbabwe. Os limites orientais não atingem o litoral.

*O. glaberrima*: África Ocidental subsaariana.

*O. longistaminata*: Quase toda a África Subsaariana com exceção da África do Sul e do Chifre da África; Madagascar.

### 3.3. Germinação e dormência em *Oryza*

As espécies cultivadas de *Oryza* apresentam dormência com duração variável de uma variedade para outra. POPINIGIS (1974) situa a amplitude dos períodos de dormência conhecidos entre 0 e 12 meses. As variedades de arroz plantadas no Estado de São Paulo em geral possuem uma dormência reduzida, por volta de 14 dias, mas existe variabilidade para o caráter. Enquanto a variedade IAC-435 apresenta apenas 7 dias, a IR-8 apresenta 35 dias (FONSECA *et al.*, 1983). MURTHY *et al.* (1990) listam 39 variedades indianas de arroz, das quais 8 têm uma semana de dormência, 6 têm duas semanas, 12 têm três semanas, 5, quatro semanas, 3, cinco semanas e 5, seis semanas. Estes e outros pesquisadores indianos identificaram uma aparente correlação entre o período de maturação do grão no campo ou a duração do ciclo de vida da variedade e a duração do período de dormência das sementes. Mas eles próprios reconheceram a existência de algumas exceções, cujo número foi aumentando com pesquisas realizadas na África e no Sudeste Asiático (GRIST, 1975); atualmente essa correlação não parece muito convincente. Há alguma evidência de que as variedades do tipo *indica* são em média mais dormentes que as do *japonica* e que *O. glaberrima* por sua vez supera as duas em duração de dormência, mas o mecanismo da dormência é aparentemente igual nos três tipos (ELLIS *et al.*, 1983).

Como salientam GRIST (1975) e ELLIS *et al.* (1983), a dormência em arroz apresenta problemas e vantagens. Problemas para

os tecnólogos de sementes, que precisam realizar testes de vigor em sementes recém-colhidas e para os técnicos de bancos de germoplasma, que têm de testar a viabilidade de acessos armazenados em relação à viabilidade inicial, que muitas vezes deve ser medida ainda no período dormente. Problemas também para melhoristas e agricultores de regiões tropicais, que desejam em geral colher 2 ou 3 safras no mesmo ano para ganhar tempo ou dinheiro. Em contraste, a dormência é vantajosa para a rizicultura de regiões úmidas, em que o risco de chover por ocasião da colheita é muito grande. A dormência impede a viviparidade, (que é característica de diversas variedades, como as coreanas Taebackbyeo e Daeseongbyeo, em que se recomenda a aplicação de hormônios 20 dias após o florescimento, para induzir a dormência (SA *et al.*, 1988), ou as variedades IR 24 e OM 80, plantadas no Vietnã (BUU & LOAN, 1990)), e a germinação no chão onde se empilha o grão colhido. O Sudeste Asiático é uma típica região onde a viviparidade deve ser evitada, pois chove durante a época da colheita (MURTHY *et al.* 1990), assim como várias regiões do Brasil. É vantajosa também para os agricultores que plantam arroz só numa estação: depois de colhido, o grão permanece viável, porque dormente, até o início do próximo plantio.

A vasta literatura sobre dormência em arroz foi revisada até 1983 por ELLIS *et al.* (1983), que listam 14 métodos de quebra de dormência. O mecanismo pelo qual todos estes métodos funcionam pôde começar a ser objeto de especulação a partir da comprovação de que a dormência em arroz é causada por dois inibidores (HAYASHI, 1988). Este autor fracionou o extrato de

sementes e cascas através de cromatografia de papel e de gás, eluindo cada fração e testando sua ação hormonal por meio do teste padrão do crescimento em aveia e do teste de germinação de embriões excisados e cultivados em meio de cultura. Duas frações, A e B, identificadas respectivamente como ácido abscísico (ABA) e um composto indólico (ácido indol-acético (AIA)?), mostraram-se capazes de inibir tanto a germinação como o crescimento da aveia. O ácido abscísico tem uma atividade inibitória muito maior que o composto B e ambos estão igualmente distribuídos pelas glumelas, endosperma e embrião. As concentrações dos inibidores nas sementes da variedade dormente Hadsaduri foram medidas desde o 20º dia após o florescimento até o 68º. Elas caíram gradativamente sob condições naturais, ao mesmo tempo em que a dormência diminuía. Em variedades com diferentes graus de dormência, inclusive grau zero, verifica-se que a concentração de inibidor decresce abruptamente após a maturação nas variedades não dormentes, e decresce gradativamente nas dormentes, com a mesma velocidade com que estas perdem a dormência.

Sob condições artificiais, isto é, sob tratamento para quebra de dormência, verificou-se a mesma correspondência entre a queda na concentração das frações A e B e a diminuição do grau de dormência. Em uma atmosfera de 100% de  $O_2$  por dois dias, a quebra da dormência foi marcante, mas em atmosfera anóxica, a quebra foi nula. Isto indica que o oxigênio está envolvido na degradação do inibidor. A hipótese é de que o ácido abscísico é oxidado enzimaticamente sempre que o oxigênio consegue penetrar a semente. A hipótese de que os processos oxidativos removem o AIA do embrião, quebrando a

dormência, foi aventada independentemente por KAPUR et al. (1988). Aparentemente, embora o  $O_2$  seja necessário para a germinação, há limites quanto às concentrações aceitáveis. LUO et al. (1987) relatam que, após 5 dias de exposição a uma atmosfera de  $O_2$  puro, as sementes do arroz não conseguem mais se recuperar e morrem.

Tomando como ponto de partida esta explicação fisiológica da dormência do arroz, resta a tarefa de explicar o mecanismo de quebra de dormência de cada uma das técnicas já desenvolvidas. A facilidade desta tarefa varia muito com a técnica. As técnicas de quebra de dormência dividem-se em dois tipos: a aplicação de agentes físicos às sementes e a aplicação de agentes químicos. Há, evidentemente, técnicas mistas.

#### 1) Agentes físicos.

##### a) Calor.

Entre os agentes físicos, o calor é o mais usado, sendo aliás, o procedimento padrão recomendado pelo IRRI a aplicação de  $50^\circ C$  por 4 dias a seco (SESHU et al., 1988). FONSECA et al. (s/d.) cita também os tratamentos  $50^\circ C$  por 2 dias e  $50^\circ C$  por 7 dias, produzindo respectivamente 85% e 97% de germinação, e HAYASHI (1987) cita  $50^\circ C$  por 10 dias de germinação. A porcentagem de germinação além da qual um lote deixa de ser considerado dormente é de 80% (MURTHY et al., 1990). Altas temperaturas ou alternância de temperaturas causam rompimentos dos tecidos do lema, da pálea, do pericarpo e da testa, que podem ser observadas sob microscopia eletrônica (HAYASHI, 1987). As fendas permitem o acesso do oxigênio

aos tecidos internos da semente, e ocorre a degradação dos hormônios inibidores. Há uma correlação positiva entre a temperatura, o grau de dano às estruturas de proteção e a velocidade de quebra de dormência.

Há controvérsias sobre a eficiência relativa da alternância de temperaturas e das temperaturas constantes sobre a eficiência das diferentes temperaturas dentro de cada um dos dois regimes. ELLIS *et al.* (1983) testaram um gradiente bidimensional de temperaturas alternadas em que a temperatura do período de 16 h tomava valores de 12°C a 38°C e a temperatura do período de 8 h também tomava valores neste intervalo, o que incluía, logicamente, tratamentos com temperaturas iguais nos dois períodos, isto é, temperaturas constantes de 12° a 38°C. Foram submetidas a teste variedades de *O. sativa japonica*, *O. s. indica*, *O. s. javanica* (pouco dormentes) e *O. glaberrima* (fortemente dormentes). Em *O. s. japonica*, sob temperaturas constantes, ocorreu germinação entre 16° e 38°C. A temperatura constante ótima foi de 20°C e o regime alternado ótimo foi de 37°/16°C (16h/8h), com resultado superior (100%) à temperatura constante. As combinações melhores incluíam sempre temperaturas altas ou médias. Os regimes recomendados pela International Seed Testing Association (ISTA, 1976) para *O. sativa* são 30°C e 20/30°C.

Em *O. s. indica*, sob temperaturas constantes, ocorreu germinação entre 19° e 38°C. A temperatura constante ótima foi de 27°C e o regime alternado ótimo foi de 34°/27°C, também diferentes das recomendações do ISTA (1976).

Em *O. s. javanica*, sob temperaturas constantes, ocorreu germinação entre 16° e 38°C. A temperatura constante ótima foi de 34°C. Os regimes alternados em que tanto a temperatura por 16 h como aquela por 8 h eram maiores que 30°C foram muito eficientes (quase sempre 100%) e indistintos.

Em *O. glaberrima*, testada sem pré-tratamentos, a germinação sob temperaturas constantes ocorreu entre 23° e 38°C. A temperatura constante ótima foi de 35°C, mas mesmo esta alcançou apenas 30%. Os regimes alternados ótimos foram de 35°C por 16 h e 12° a 28°C por 8 h, que causaram maior porcentagem de germinação do que 35°C constantes. Nenhuma germinação ocorreu em combinações com menos de 23°C por 16 h simultâneas com menos de 20°C por 8 h. Devido à dormência profunda, as porcentagens de germinação máximas e as velocidades de germinação foram bastante pequenas. O pré-tratamento a 0,5 M HNO<sub>3</sub> por 12 h permitiu um aumento em ambas as variáveis. Sob temperaturas constantes, o intervalo no qual ocorreu germinação foi o mesmo, 23 a 38°C. A temperatura constante ótima foi de 34°C também. Os regimes alternados mais eficientes foram os de 34°/(12° a 27°C), 38°/(12° a 30°C) e de (23° a 34°C)/38°C.

O objetivo desses testes era determinar um único tratamento que pudesse ser padronizado para os 4 tipos de arroz, que conjugasse alta porcentagem final de germinação e alta velocidade de germinação. Infelizmente o tratamento com HNO<sub>3</sub> era prejudicial a *O. sativa* e os tratamentos ótimos para as subespécies desta espécie eram insuficientes para a quebra da dormência de *O.*

*glaberrima*. Por isso, a solução foi um tratamento misto, a ser citado mais à frente.

Em alguns casos, constatou-se a eficiência da estratificação a 3°C na perda da dormência.

b) Luz. A luz ainda é um fator controvertido. Aumentou a germinação em alguns poucos casos e sobre outros não teve nenhum efeito.

c) Remoção ou dano das estruturas de proteção (lema, pálea, pericarpo e testa). Geralmente isto tem efeitos consideráveis sobre a queda da dormência em *D. sativa*, já que os inibidores existem em todas as estruturas (HAYASHI, 1987), mas quase nenhum sobre *D. glaberrima*.

d) Pós-maturação. As sementes maduras passam por um período chamado de pós-maturação ("afterripening"), em que um gradual processo de transformações químicas acaba por conduzir a semente a uma progressiva perda de dormência. A eficiência desse processo está ligada ao teor de umidade da semente. LEOPOLD *et al.* (1988) demonstraram que, em *D. sativa* invasora, armazenada por seis semanas a 25°C, o intervalo que maximiza a porcentagem de germinação (a 22°C por sete dias) é de 6 a 14% de umidade (com base no peso seco) (ELLIS *et al.* (1983) recomendam 11% a 47°C). Dentro deste intervalo, à medida que aumenta a idade da semente, diminui seu grau de dormência. Com teores de umidade durante a armazenagem menores que 4% e maiores que 24%, a germinação após seis semanas cai a zero. Os autores argumentam que as reações químicas envolvidas na pós-maturação sob armazenamento são principalmente oxidações. A teores de umidade abaixo de 4% a energia livre necessária para tais

reações é tão alta que as tornaria impossíveis; acima de 24% a atividade metabólica desencadeada pela umidade compete por oxigênio com aquelas oxidações, inibindo-as também. Estes resultados coadunam-se com a hipótese da oxidação do ácido abscísico e do composto indólico.

## 2) Agentes químicos

a) **Alta tensão de oxigênio** durante o armazenamento ou germinação é estimulante, como era de se esperar, mas ELLIS *et al.* (1983) afirmam que o arroz pode germinar em ausência de oxigênio, contanto que a dormência já tenha sido superada.

b) **Agentes oxidantes** como peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ ) e hipoclorito de sódio (HClO) são bastante efetivos na quebra de dormência, certamente por oxidarem o ABA e o AIA.

c) **Nitrato, nitrito e azul de metileno**, como aceptores de elétrons, podem participar de processos oxidativos e contribuir para a queda dos níveis de inibidores. O nitrito e o nitrato provocam naturalmente a lixiviação do ácido abscísico do mesófilo (Kaiser & Hartung, 1981, citados por PETRUZZELLI, 1988); talvez façam o mesmo na semente.

d) **Produtos finais da fermentação**, como etanol e  $CO_2$  podem ser estimulantes da germinação.

e) **Compostos sulfídricos**. Alguns podem ser estimulantes.

f) **Ácidos fortes**. Os pré-tratamentos com ácido sulfúrico ou tampões com  $pH < 2,0$ , especialmente 1,1, quebram a dormência. Talvez o

mecanismo envolvido seja a degradação das estruturas protetoras, e não diretamente a oxidação enzimática.

g) **Hormônios de crescimento**, como ácido giberélico, cinetina, ácido indolacético e etileno mostram um pequeno efeito. A interação entre estes hormônios exógenos e os endógenos é desconhecida.

h) **Inibidores da respiração**. Uma forte evidência de que as oxidações da respiração competem com a oxidação do ABA e do AIA (LEOPOLD *et al.*, 1988) é o estímulo à germinação provocado pelos inibidores da respiração tais como cianeto de potássio, azida sódica, hidroxilamina, sulfeto de hidrogênio e monóxido de carbono.

i) **Ácidos monocarboxílicos**. Os ácidos fórmico, acético, propiônico, butírico, valérico e capríco exercem uma função estimulante sobre a germinação de sementes dormentes, em concentrações que variam de 4 a cerca de 50 mM. Sua ação é dependente do pH, pois as formas moleculares eficientes são as não dissociadas, ou seja, protonadas. A sensibilidade das sementes intactas a esses ácidos aumenta com o tempo, sugerindo que, com a pós-maturação, aumenta a permeabilidade das estruturas protetoras da semente. A relação destes ácidos com a oxidação dos inibidores não está clara. Talvez a redução do pH por eles causada aumente a permeabilidade das membranas celulares, facilitando a difusão dos inibidores (COHN *et al.*, 1987). Quanto maior a lipofilicidade das moléculas do ácido, o que se traduz neste caso no tamanho da molécula, maior a atividade estimulatória (COHN *et al.*, 1989).

j) **Álcoois, aldeídos, cetonas e ácidos fracos**. Álcoois como o metanol, o isopropanol, o etanol, o butanol, o propanol, o pentanol;

aldeídos como o acetaldeído, o propionaldeído; ácidos fracos como o succínico, o láctico, o glicólico, o trimetilacético, além dos citados no item (i); cetonas como a butirolactona têm todos a propriedade de quebrar a dormência e estimular a germinação. Assim como os ácidos monocarboxílicos em particular, também se verifica nestes outros compostos a correlação entre lipofilicidade (ou hidrofobicidade) e eficiência como estimulante. É provável que os compostos lipofílicos tenham maior facilidade de atravessar a cutícula da semente, que é composta de lipídios e, uma vez no interior da semente, sejam transformadas em outros compostos, estes sim com ação sobre a oxidação dos inibidores (COHN, 1989).

k) **Fusicoccina**. A fusicoccina é um glicosídeo produzido pela bactéria *Fusicoccum amygdali*, efetivo na eliminação da dormência em várias espécies. Em combinação com o regime de temperaturas alternadas 34°C/11°C, indicado por ELLIS et al. (1983) como o melhor na quebra da dormência do arroz, esta substância mostrou-se eficaz na quebra de dormência em *O. glaberrima*, elevando a porcentagem de germinação de 9% (controle) para 98% em 14 dias. Nas três subespécies de *O. sativa*, nem mesmo a alternância de temperaturas foi necessária - a 30°C constantes, a fusicoccina elevou a porcentagem a cerca de 100% em 4 a 8 dias (PETRUZZELLI, 1988).

### 3) Métodos mistos

ELLIS et al. (1983) desenvolveram um tratamento que se revelou eficiente para *O. glaberrima*, *O. sativa japonica*, *O. sativa javanica* e para as variedades mais dormentes de *O. s. indica*,

que consiste em embeber as sementes em 0,1 M  $\text{HNO}_3$  por 24 h a  $20^\circ\text{C}$ , depois embebê-las por mais 24 h em 0,25 M  $\text{H}_2\text{O}_2$  e finalmente germiná-las em 0,01 M 2-mercaptoetanol num regime de 16 h a  $34^\circ\text{C}$  e 8 h a  $11^\circ\text{C}$ . Este método elimina totalmente a dormência e não causa danos a variedades de *O. glaberrima* menos dormentes.

Para as variedades menos dormentes de *O. s. indica*, basta o regime de  $34^\circ\text{C}/11^\circ\text{C}$ .

Em programas de melhoramento, em que se usam grandes quantidades de sementes, eles preconizam apenas o tratamento com 0,1 M  $\text{HNO}_3$  por 16 a 24 h seguidos de 3 a 7 dias de secagem ao sol, para superar dormências fracas ou moderadas. Para as mais fortes, sugerem a inclusão da embebição com 0,25 M  $\text{H}_2\text{O}_2$  antes da secagem.

### 3.4. Caracterização do ambiente.

**Geologia.** Apesar de alguns estudos importantes feitos sobre a estrutura geológica da Amazônia, ainda resta muito a ser conhecido sobre a região (IBGE, 1977). A estrutura básica é o escudo cristalino pré-cambriano indiviso, sobre o qual repousa o manto sedimentar de até 5000m. O escudo aflora ao norte do rio Amazonas, onde recebe o nome de Escudo das Guianas, abrangendo o norte do estado do Amazonas, quase todo o de Roraima, o norte do Pará e quase todo o Amapá. Em direção ao sul, vem a depressão central do embasamento, sobre a qual estão os sedimentos silurianos, devonianos, carboníferos, cretáceos e cenozóicos e a própria calha

do Amazonas. Ao sul do rio Amazonas, o escudo aflora novamente, formando o Escudo Brasileiro, abrangendo o centro-sul do Pará, praticamente todo o estado de Rondônia e uma pequena parte do sul do Amazonas. A bacia é, pois, uma fossa interesudal.

Formando uma faixa ao longo das duas margens do Amazonas, em praticamente todo o percurso do rio, estão os terrenos quaternários. Eles mantêm uma largura de até 50-100 km na maior parte do rio, mas na região da confluência do Amazonas com o Madeira, a faixa se alarga muito, atingindo até 200km. Toda a região do delta-estuário do Amazonas, incluindo toda a ilha de Marajó, mais o litoral do Amapá são compostos de terrenos quaternários. Alguns dos afluentes do Amazonas também apresentam faixas marginais quaternárias, especialmente o Negro. Por serem as regiões mais baixas e alagadas, essas várzeas e campos alagados quaternários coincidem com as áreas de maior concentração de *Oryza*. Um ambiente especialmente adequado para o crescimento de *Oryza* são as típicas ilhas de formato fusóide, formadas por deposição de sedimentos clásticos, cheias de lagos enormes (alguns, aliás, chamados "Lago do Arroz" ou "Lago do Arrozal", que se comunicam com os paranás laterais por uma infinidade de furos; as próprias ilhas são, muitas vezes, elas próprias percorridas por paranás.

Paralelas à faixa central quaternária, dispõem-se as faixas de terrenos terciários (a formação Barreiras), largas no ocidente, abrangendo quase todo o Amazonas e o Acre, e estreitas da foz do Negro em diante. Na metade final do percurso brasileiro do rio surgem, paralelas às do Terciário, as faixas do Paleozóico,

margeando o Pré-Cambriano. Algumas manchas de Mesozóico se espalham por Rondônia, Amazonas e Acre.

Os sedimentos do Paleozóico foram depositados num lago interno que sofreu várias transgressões marinhas durante toda essa era. A área do lago correspondia aproximadamente à atual planície Amazônica, com 2.000.000 de km<sup>2</sup>. A não ser durante as transgressões, o lago ficava isolado do oceano e estava dividido em compartimentos, a saber: a bacia do Acre, a bacia do Alto Amazonas, a bacia do Médio Amazonas e a bacia do Marajó. Essas bacias eram separadas umas das outras por arcos (*horsts*), ou seja, ondulações do escudo cristalino, no sentido norte-sul ou noroeste-sudeste, que impediam a comunicação ordinária entre as bacias. Além destes arcos, ainda o arco do Tocantins separava a bacia do Marajó da bacia do Maranhão. Depois da sedimentação do Paleozóico e do Mesozóico, a altitude da planície atingiu um nível suficiente para impedir transgressões marinhas e a partir de então sua evolução foi em condições exclusivamente continentais. Durante o Terciário Inferior, houve a deposição dos sedimentos da formação Barreiras, aparentemente originados em condições mais secas. Os mares interiores se tornaram mares de água doce cada vez menores e talvez aí se tenha iniciado a invasão das *Dryzae* a partir dos planaltos circunjacentes. No Terciário Superior, os Andes se solevaram a oeste da bacia, criando, graças às chuvas orográficas e ao derretimento das neves, condições excepcionalmente úmidas na Amazônia Ocidental, diferenciando-a da Amazônia Oriental. A direção da drenagem, agora impedida a oeste, voltou-se definitivamente para o Atlântico. No final do Terciário, os arcos

que dividiam as bacias, inclusive o de Gurupá, foram completamente cobertos pelos sedimentos, transformando a superfície da Amazônia numa planície contínua. Devido a uma falha tectônica, a bacia do Marajó afundou 4 km no oceano, e a desembocadura do rio Amazonas passou a ser logo depois do arco de Gurupá. A bacia de Marajó passou então a ser coberta de sedimentos marinhos e fluviais até que esses aflorassem ao nível do mar, dando origem às atuais ilhas do estuário-delta.

A maior parte das populações de *Oryza* está localizada nas várzeas. As várzeas são terrenos sazonalmente alagados, de origem holocênica. Existem três tipos de várzeas, todos eles habitats dos arrozos selvagens: as *várzeas de rios*, às margens imediatas dos rios; as *várzeas de chuvas*, afastadas dos rios, cujas variações de nível dependem das chuvas; e as *várzeas de marés*, situadas próximo ao litoral, e que oscilam de acordo com as marés.

Devido à pequena declividade do terreno em todas as direções (da fronteira com o Peru até Marajó, uma distância de 3000 km, o declive é de apenas 65m; no sentido transversal, do Escudo das Guianas até o Amazonas, o declive é de 200m), as cheias fazem com que as águas se difundam por uma área muito grande, perdendo força e velocidade. Como resultado, ocorre grande deposição de sedimentos nas margens, principalmente os pesados, formando cordões longitudinais mais altos que as áreas afastadas do rio. Isso acaba originando lagos que só têm comunicação através de furos ou igarapés na seca e se fundem ao rio na cheia. A pouca declividade gera também os meandros. Incapazes de cavar seu leito à força, os rios desviam

dos menores obstáculos em inúmeras voltas. Muitas vezes, uma alça do rio se separa do curso d'água, originando lagos alantóides chamados de "sacados".

*Oryza* ocorre nos três tipos de rios amazônicos: brancos, negros e claros. Os brancos, de cor parda, são carregados de muitos sedimentos, pois originam-se nos Andes, onde a declividade acentuada favorece a erosão; os negros originam-se de escudos cristalinos, sem tanta erosão, e, sem muito ímpeto, atravessam planícies muito planas com extensas margens de igapó. A mata de igapó produz muita biomassa, que se decompõe e dá a característica cor de "coca-cola" à água. A concentração dos produtos de decomposição é favorecida pela velocidade mínima das águas. Os rios de águas claras descem dos planaltos cristalinos, sem carregar muita argila. Quando atravessam a formação Barreiras, passam a carregar grande quantidade de areia, que vai formar inúmeras praias às margens desses rios. A velocidade não permite o acúmulo de produtos de decomposição vegetal. Não parece haver compartimentação de espécies por tipo de rio. Tanto *O. glumaepatula* como *O. alta* ou *O. grandiglumis* ocorrem em águas brancas, negras e claras.

**Clima.** As informações climáticas relevantes para este trabalho, a saber, os regimes de precipitação pluvial, serão por conveniência apresentadas na seção Material e Métodos.

## 4. MATERIAL E MÉTODOS

### 4.1. Coleta de material

Serviu de guia para a coleta de material uma listagem de 148 exsicatas de *Oryza* dos herbários do Instituto de Botânica de São Paulo, do Centro de Pesquisa Agropecuária do Trópico Úmido (CPATU) da Embrapa, em Belém (PA), do Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia (INPA) em Manaus (AM) e do Museu Arapaense em Macapá (AP). Os locais de coleta de cada exsicata foram transportados para o mapa da Amazônia e assim foi construída uma figura preliminar da distribuição do gênero na área. Em seguida, foram escolhidas seis macrorregiões onde os pontos de ocorrência mais se concentravam: 1-Belém; 2-Macapá; 3-Marajó; 4-Monte Alegre; 5-Santarém e 6-Manaus (estes Algarismos constam do código de identificação das populações). Nestas regiões se centrou a viagem de coleta.

A escolha da época mais adequada de coleta pautou-se pelo histograma de frequência de coleta de exsicatas mostrado na figura 5.2.43. Das 101 exsicatas que traziam a data da coleta, a maioria (56) fora coletada com antécios maduros de maio a agosto.

Por um problema burocrático, nossa viagem de coleta começou apenas em julho de 1988 e durou aproximadamente 40 dias.

O roteiro da viagem foi o seguinte:

1- Região de Belém. 09/07/88: localidades de Jabaroca e Cumaru, na Zona Bragantina do Pará, entre Belém e São Luís (MA). Não foi encontrada nenhuma população de *Oryza*. 11/07/88: Vila do Caraparu, município de Santa Isabel, onde foram amostradas duas populações de *O. glumaepatula*.

2- Região de Macapá. 12 a 15/07/88: lago do Museu Amapaense, localidade de Curralinho, lagoa dos Índios, rio Matapi e rio Vila Nova. Nessas localidades foram amostradas seis populações de *O. glumaepatula* e *O. alta*.

3- Região de Marajó. 16 a 18/07/88: fazenda São Miguel e Baixo da Laranjinha, ambos à margem do lago Arari, no município de Santa Cruz do Arari, onde se amostraram duas populações de *O. glumaepatula*.

4- Região de Monte Alegre. 24/07/88 a 05/08/88: localidade de Pariçó (vila de pescadores); região dos lagos defronte a Monte Alegre, inclusive os lagos Branco e Tachipá; lago Grande de Monte Alegre, inclusive a fazenda de Cacoal Grande da EMBRAPA; localidade de Maloca, à margem do rio Amazonas e a própria área urbana de Monte Alegre. Foram amostradas nessas áreas nove populações de *O. glumaepatula* e seis de *O. alta*.

5- Região de Santarém 06 e 07/08/88: localidades de Periquito, Mapiri e Enseada do Jari, na foz do rio Tapajós, onde

foram amostradas três populações de *O. glumaepatula* e lago Maicá, onde se achou apenas 1 planta de *O. glumaepatula*.

6- Região de Manaus. 08 a 12/08/88: localidades de Mauazinho e Paraquaqueara; Vila do Careiro; Ilhas da Marchantaria, Xiborena e Catalão, lago do Comprido e paraná Rosa Branca. No município de Manacapuru, o lago do Meriti e do Calado. Nesta macrorregião, foram amostradas 4 populações de *O. glumaepatula* e 11 de *O. grandiglumis*.

Embora se tenha pretendido coletar material das quatro espécies de *Oryza* de que se tem conhecimento no Brasil, nenhuma população foi encontrada de *O. latifolia*.

O transporte entre as macrorregiões foi feito por linha aérea ou por navios de linha. Dentro de cada macrorregião, a coleta era feita a bordo de barcos de diversos tamanhos alugados ou emprestados no próprio local ou, mais raramente, a pé. Os deslocamentos dentro das macrorregiões eram feitos freqüentemente de caminhonete, caminhão, automóveis de passeio ou grandes navios.

A dificuldade na delimitação das populações variava de local para local. Nos paranás próximos a Manaus, as plantas se distribuíam ao longo das margens de maneira mais ou menos contínua, embora a densidade fosse bem baixa. Nesses casos, consideramos todo o contínuo como uma só população. Em outros, como no lago Arari, faixas de cerca de 300 metros de largura por vários quilômetros de extensão constituídas predominantemente de *O. glumaepatula* em altas densidades orlam o lago, de modo que duas amostragens distantes

quilômetros entre si foram consideradas duas populações distintas, embora haja um grau de arbitrariedade nisso.

Já a população 6.14, do lago do Meriti, era nitidamente delimitada, quase que desprovida de outras espécies que não *D. glumaepatula* e com um formato quase regular, constituindo um exemplo por assim dizer didático de população. As demais populações apresentavam graus de dificuldade de delimitação intermediários.

A coleta foi feita por família materna, ou seja, todas as sementes de cada panícula eram recolhidas em um saco de papel Kraft e este era então numerado. Devido ao fato de a coleta ser realizada de barco, era freqüentemente difícil aleatorizá-la idealmente. Em muitos casos, foram realizadas transecções em várias direções. Tentamos coletar preferencialmente as panículas que carregassem muitos antécios maduros, mas como não estivéssemos ainda bem treinados na identificação dos limites deste estágio, acabamos por coletar muitas panículas (e mesmo amostras inteiras) imaturas. Os sacos de papel com panículas da mesma população eram reunidos em sacos maiores e estes rotulados com o código da população.

Como a maioria das populações estava submersa, era impossível enxergar a base das touceiras de onde se irradiavam os colmos emersos. Para não coletar panículas de um mesmo indivíduo, procuramos espaçar as coletas mas, uma vez que os colmos podem chegar a 7-8 metros na horizontal, pouco abaixo da tona, não é impossível que o mesmo indivíduo tenha sido amostrado mais de uma vez, a despeito de todo o cuidado.

Determinamos um tanto arbitrariamente que o tamanho mínimo de amostra seria 50 indivíduos. A maioria das populações tinha mais de 50 indivíduos, mas, como o florescimento é distribuído ao longo dos meses, no dia específico da coleta apenas uma fração dos indivíduos estava frutificando; alguns ainda estavam em estado vegetativo e outros já haviam degranado completamente. Assim, a maioria das amostras tem menos de 50 unidades.

#### 4.2. Ensaio de germinação de sementes

##### 4.2.1. Organização do material

Este ensaio foi projetado para detectar diferenças entre espécies e não populações, pois não havia sementes suficientes para isso. Foram formados *bulks* de 2.000 sementes de *D. glumaepatula*, 2.000 sementes de *D. alta* e 1.000 sementes de *D. grandiglumis*, totalizando 5.000, sendo as sementes providas de três fontes: a) sementes que caíram dentro do barco de coleta, em decorrência dos choques deste com as plantas próximas durante toda a viagem e que representavam razoavelmente bem todas as populações visitadas; b) sementes de panículas acondicionadas em sacos cuja identificação por acidente se perdeu ou ficou ilegível; c) sementes amostradas propositadamente em famílias identificadas. Este último procedimento foi necessário para completar o número total mencionado acima.

Todo o material coletado foi trazido para o laboratório de Genética Ecológica do Departamento de Genética da ESALQ. As panículas foram debulhadas manualmente e os antécios vazios ou imaturos foram descartados. Os antécios cheios foram transferidos para sacos de papel menores. Foi feita a contagem do número de antécios por panícula e a totalização por população.

O material foi mantido a temperatura ambiente por algum tempo e depois transferido para caixas de plástico herméticas desumidificadas com sílica-gel e resfriado a 4°C.

#### 4.2.2. Delineamento experimental, instalação e leitura.

Foi utilizado o delineamento fatorial, com 4 níveis de tratamentos (2 x 5 x 3):

- a) Condições de imersão (I): dois tratamentos: com imersão (I.1) e sem imersão (I.2)
- b) Temperatura (T): cinco tratamentos: (T.1)=22°C, (T.2)=27°C, (T.3)=32°C, (T.4)=37°C e (T.5)=42°C.
- c) Espécie (E): três tratamentos: *O. glumaepatula* (E.1), *O. alta* (E.2) e *O. grandiglumis* (E.3).

Conseqüentemente, houve  $2 \times 5 \times 3 = 30$  tratamentos, com 2 repetições, sendo cada parcela constituída de uma caixa com 50 sementes.

O modelo matemático assumido decompõe a variável dependente medida nos seguintes componentes:

$$\begin{aligned}
 Y_{ijkn} = & \mu + I_i + T_j + E_k + (I_i \times T_j)_{ij} + \\
 & + (I_i \times E_k)_{ik} + (T_j \times E_k)_{jk} + \\
 & + (I_i \times T_j \times E_k)_{ijk} + \varepsilon_{ijkn}
 \end{aligned}$$

em que  $\mu$  é a média paramétrica,  $I_i$  é o efeito das condições de imersão,  $i=1$  ou  $2$ ,  $T_j$  é o efeito da temperatura,  $j=1$  a  $5$ ,  $E_k$  é o efeito da espécie,  $k=1$  a  $3$ , os termos entre parênteses representam as interações dos vários fatores (há interações de 1a. e 2.ª ordens) e  $\varepsilon_{ijkn}$  é o erro correspondente à  $n$ .ésima repetição do tratamento  $ijk$  ( $n=1$  a  $2$ ).

#### - Instalação do ensaio

Depois de bem misturadas as sementes de cada *bulk* de espécie, de modo a torná-lo o mais homogêneo possível, as sementes eram tratadas com o fungicida Arasan não mercurial em pó. Eram retiradas as glumelas estéreis de *O. grandiglumis* para que não atrapalhassem a visualização da emergência da radícula da base do antécio. Portanto, as sementes de *O. grandiglumis* mantinham apenas a pálea e o lema fértil.. Nas sementes de *O. alta* e *O. glumaepatula* os lemas estéreis são bem pequenos e não afetam a visualização da germinação e foram mantidos.

As parcelas consistiam de 50 sementes colocadas em caixas plásticas (Gerboxes) com dimensões  $10,7\text{cm} \times 10,7\text{cm} \times 3,3\text{cm} = 377,82\text{ cm}^3$ , com tampa. Nos tratamentos sem imersão, duas folhas de

papel de filtro sobrepostas eram colocadas no fundo da caixa, ocupando toda a sua área. As folhas eram umedecidas e, após se retirar o excesso de água entornando a caixa, as 50 sementes eram dispostas sobre o papel com pinça esterilizada. Toda a operação era realizada sobre balcão esterilizado com álcool e na presença de uma lamparina a álcool acesa.

Nos tratamentos com imersão, as duas folhas de papel eram dispensadas. As caixas eram preenchidas com 170 ml de água destilada autoclavada a 120°C e 1 atm e depois eram mergulhadas as 50 sementes.

As parcelas eram dispostas aleatoriamente nas prateleiras das estufas. Os tratamentos com temperaturas 22°C, 27°C e 32°C foram mantidos em estufa do tipo NK System Temperature Gradient Chamber, Modelo TG - 100 - AD, no laboratório de Radiogenética do CENA/USP. Este tipo de estufa não fornece temperaturas acima de 35°C, motivo pelo qual os tratamentos com 37°C e 42°C tiveram que ser realizados separadamente em estufa incubadora para BOD Fanem, Modelo 347-G, no Laboratório de Genética Ecológica. Por causa do espaço disponível dentro dessas duas estufas, o ensaio não pode ser conduzido inteiro mas teve que ser dividido no tempo. Como as condições ambientais dentro da estufa são bem uniformes, os confundimentos com o efeito dos tempos em que cada grupo de tratamentos foi testado e com o tipo de estufa foram assumidos como desprezíveis.

### - Leitura do ensaio

A avaliação de cada tratamento foi feita durante 30 dias. Diariamente, e sempre no mesmo horário, as caixas eram retiradas da estufa para contagem das sementes germinadas nas 24 horas precedentes. As sementes germinadas eram retiradas com pinça esterilizada, sempre na presença da lamparina acesa e armazenadas em outras caixas, para formarem um *bulk* que depois foi transplantado para canteiros ao ar livre. Este *bulk* foi cultivado para fornecer material para experimentos futuros.

Foi considerada semente germinada aquela que lançara pelo menos 1 mm de estrutura inequivocamente identificada como raiz. Algumas sementes apresentam uma tumefação na região do embrião sem que lancem raízes posteriormente. Tais sementes não são consideradas germinadas.

Os dados primários do ensaio foram portanto, os números  $n_t$  de sementes germinadas correspondentes a cada dia  $t$  ( $t = 1$  a  $t = 30$ ), para cada parcela.

### - Testes de tetrazolium

Ao final de cada etapa do ensaio, compreendendo um grupo de tratamentos, as sementes remanescentes eram submetidas ao teste do tetrazolium, descrito a seguir. Cada semente era cortada longitudinalmente com uma lâmina de barbear, de modo a seccionar o embrião ao meio. Apenas uma das metades da semente era mantida, a

outra era descartada. As meias-sementes de cada parcela eram acondicionadas em frascos plásticos contendo uma solução de 0,1 g/l de tetrazolium-tz em quantidade suficiente para cobri-las. Os frascos eram tampados e incubados em estufa BOD a 30°C por uma noite. Após este período, eram contadas as sementes com embrião vivo, que se cobria de rosa, e as sementes cujos embriões mantinham-se incolores, que morreram.

#### - Variáveis de Germinação

O intuito do ensaio foi investigar as diferenças quanto à germinação de sementes das três espécies, *O. glumaepatula*, *O. alta* e *O. grandiglumis* e também os efeitos da imersão em água e da temperatura, assim como de suas interações, sobre a germinação. A informação obtida a partir do ensaio foi de três tipos: (1) a porcentagem de germinação; (2) medidas do tempo de germinação (ou da velocidade de germinação, intrinsecamente relacionadas àquelas) e (3) a variância do tempo de germinação. Os itens (1) e (3) foram medidos de uma forma só. Para as medidas do item (2) recorreremos a 8 algoritmos diferentes, a fim de compará-los e discutir suas vantagens e desvantagens.

As fórmulas das variáveis, os seus nomes, as suas dimensões e unidades de medida estão arroladas na tabela 4.1.

O Índice de Velocidade de Emergência (IVE) foi o nome abreviado por LOVATO (1991) para o Índice de Velocidade de Emergência no Campo citado por POPINIGIS (1974), e que foi citado

por FRANKLAND (1975) com o nome de Emergence Rate Index (ERI).

Tabela 4.1. - Fórmulas, símbolos e unidades das variáveis de germinação.

Variável	Símbolo	Fórmula	Dimensão
Unid.			
Porcentagem de germinação	G	$\frac{N_g}{N_v}$	Adimensional
Tempo médio de germinação (LABOURIAU, 1970)	$\bar{t}$	$\frac{\sum_{t=1}^{\tau} (n_t \cdot t)}{N_g}$	(T) dia
Velocidade de germinação (LABOURIAU, 1970)	$V_L$	$\frac{1}{\bar{t}}$	(T) <sup>-1</sup> dia <sup>-1</sup>
Índice de brotamento com base no n <sup>o</sup> de sementes vivas (modificado de MALUF, 1978)	$IB_v$	$\frac{\sum_{t=1}^{\tau} (D-t) \cdot n_t}{N_v}$	(T) dia
Índice de brotamento com base no n <sup>o</sup> de sementes germinadas (modificado de MALUF, 1978)	$IB_g$	$\frac{\sum_{t=1}^{\tau} (D-t) \cdot n_t}{N_g}$	(T) dia

Índice de velocidade de

emergência (POPINIGIS, 1974)  $IVE \sum_{t=1}^T \left( \frac{n_t}{t} \right) \quad (T)^{-1} \text{sem/dia}$

$$\text{ou} \sum_{i=1}^n \frac{1}{t_i}$$

Variável	Símbolo	Fórmula	Dimensão
Unid.			

Índice relativo de velocidade  
de emergência (modificado de  
POPINIGIS, 1974)

$IVE_R \sum_{t=1}^T \left( \frac{p_t}{100 \cdot t} \right) \quad (T)^{-1} \text{dia}^{-1}$

$$\text{ou} \sum_{t=1}^T \left( \frac{n_t}{N_V \cdot t} \right)$$

$$\text{ou} \quad IVE/N_V$$

Tempo mediano de germinação

M      M, tal que

$$\sum_{t=1}^M n_t = \frac{N_V}{2} \quad (T) \quad \text{dia}$$

Velocidade mediana de  
germinação

$$V_M \quad \frac{1}{M} \quad (T)^{-1} \text{dia}^{-1}$$

Variância do tempo de  
germinação

$$s_t^2 \quad \sum_{t=1}^T \frac{[n_t (t-\bar{t})^2]}{N_G - 1} \quad (T)^2 \text{dia}^2$$

#### 4.2.3. Análise estatística

Os dados foram submetidos a uma análise de variância pelo modelo fatorial e as médias, comparadas pelo teste de Tukey a 5%, utilizando-se o pacote estatístico SANEST.

#### 4.3. Ensaio de caracterização morfo-fenológica.

##### 4.3.1. Origem do material

A quantidade de antécios imaturos ou chochos foi muito grande, a ponto de reduzir o número de famílias, dentro de cada população, habilitadas a participar dos experimentos.

Este fator, somado ao florescimento gradual e distribuído pelo ano a que já nos referimos, e à morte de alguns indivíduos plantados, contribuiu para que o número de repetições de cada população do ensaio fosse desbalanceado (tabela 4.2.).

Foram incluídas neste trabalho nove populações de *O. glumaepatula*, cinco populações de *O. alta*, cinco populações de *O. grandiglumis* e duas famílias de uma variedade de *O. sativa*.

Os códigos de identificação, o número de sementes usadas e o local de origem de cada população, assim como suas coordenadas geográficas e distância em relação ao ponto extremo nordeste da ilha do Marajó (ponto 0) são fornecidos na tabela 4.2. Os mapas com a indicação dos locais de coleta de cada população são fornecidos nas figuras 4.3.1., 4.3.2., 4.3.3. e 4.3.4.

Tabela 4.2. Lista dos códigos das populações, seu número de repetições e seu local de origem.

Espécie	Popul.	N.º de sementes	Local de origem, coordenadas e distância
<i>O. glumaepatula</i>	3.2	9	Baixo da Laranjeira, às margens do lago Arari, no Centro-Leste da Ilha do Marajó, município de Santa Cruz do Arari (PA). 0°37'48" S , 49°05'53" W. 92,5km.
<i>O. glumaepatula</i>	4.3	11	Colônia do Pariçó, em um furo que liga o rio Gurumatuba ao Amazonas, no Município de Monte Alegre (PA). 1°55'37" S, 53°56'27" W. 655km.
<i>O. glumaepatula</i>	4.7	13	Lagos entre os rios Gurumatuba e Amazonas, defronte à cidade de Monte Alegre, município homônimo (PA). 2°02'10" S , 54°04'01" W. 667km.
<i>O. glumaepatula</i>	4.8	9	Lago Branco, entre os rios Gurumatuba e Amazonas, defronte à cidade de Monte Alegre, município homônimo (PA). 2°02'10" S , 54°04'01" W. 667km.

Tabela 4.2. (Cont.) Lista dos códigos das populações, seu número de repetições e seu local de origem.

Espécie	Popul. N.º de sementes	Local de origem, coordenadas e distância
<i>O. glumaepatula</i> 4.9	13	Lago Tachipá, entre os rios Gurupatuba e Amazonas, defronte à cidade de Monte Alegre, município homônimo (PA). 2°02'10" S , 54°04'01" W. 667km.
<i>O. glumaepatula</i> 4.10.A	10	Canal que liga o rio Amazonas ao lago Grande de Monte Alegre, município de Monte Alegre (PA). 2°23'46" S , 54°25'09" W. 710km.
<i>O. glumaepatula</i> 5.1	11	Localidade de Periquito, na foz do rio Tapajós, município de Santarém (PA). 2°25'55" S , 54°04'39" W. 757km.
<i>O. glumaepatula</i> 6.14	8	Lago do Meriti, próximo ao rio Solimões, município de Manacapuru (AM). 3°17'49" S , 60°36'23" W. 1411km.
<i>O. glumaepatula</i> 6.16	10	Lago do Comprido, próximo à margem direita do Solimões, alguns quilômetros a montante de Manaus, no município homônimo (AM). 3°21'02" S , 59°55'60" W. 1347km.

Tabela 4.2. (Cont.) Lista dos códigos das populações, seu número de repetições e seu local de origem.

Espécie	Popul.	N.º de sementes	Local de origem, coordenadas e distância
<i>O. alta</i>	4.1	11	Cooperativa dos pescadores, às margens do rio Gurumatuba, dentro do perímetro urbano de Monte Alegre (PA). 2°00'49" S , 54°00'34" W. 667km.
<i>O. alta</i>	4.4	9	Lagos entre os rios Gurumatuba e Amazonas, defronte à cidade de Monte Alegre (PA), mun. homônimo 2°02'10" S , 54°04'01" W. 667km.
<i>O. alta</i>	4.11.A	14	Localidade de Jacaré, às margens do Lago Grande de Monte Alegre, próximo à fazenda Cacoal Grande, município de Monte Alegre (PA). 2°18'54" S , 54°28'53" W. 718km.
<i>O. alta</i>	4.12	15	Localidade de Pinduca, às margens do Lago Grande de Monte Alegre, próximo à fazenda Cacoal Grande, município de Monte Alegre (PA). 2°18'54" S , 54°28'53" W. 718km.

Tabela 4.2. (Cont.) Lista dos códigos das populações, seu número de repetições e seu local de origem.

Espécie	Popul.	N.º de sementes	Local de origem, coordenadas e distância
<i>O. alta</i>	4.13	13	Enseada da <b>Maloca</b> , às margens do rio Amazonas, a jusante da cidade de Monte Alegre, município homônimo (PA). 1°57'14" S , 53°54'02" W. 635km.
<i>O. grandiglumis</i>	6.6	7	Coletada ao longo do paraná <b>Rosa Branca</b> , que liga o rio Solimões ao lago do Comprido, próximo a Manaus (AM). 3°17'43" S , 59°54'17" W. 1347km.
<i>O. grandiglumis</i>	6.8	14	Paraná principal que atravessa a Ilha da <b>Marchantaria</b> , no rio Solimões, próximo a Manaus (AM). 3°15'11" S , 59°58'35" W. 1337km.
<i>O. grandiglumis</i>	6.9	14	Localidade de <b>Paraquequara</b> , próximo ao perímetro urbano de Manaus, à margem esquerda do Amazonas, a jusante da cidade (AM). 3°03'50" S , 59°50'00" W. 1322km.
<i>O. grandiglumis</i>	6.10	9	Ponta do <b>Catalão</b> , no rio Solimões, próximo a Manaus (AM). 3°08'06" S , 59°56'26" W. 1337km.

Tabela 4.2. (Cont.) Lista dos códigos das populações, seu número de repetições e seu local de origem.

Espécie	Popul. N.º de sementes	Local de origem, coordena- das e distância
<i>O. grandiglumis</i> 6.12	14	Lago do Calado, que é ligado ao rio Solimões, entre Manacapuru (AM) e Manaus (AM).  3° 17' 49" S , 60° 35' 51" W. 1405km.
<i>O. sativa</i>	O.s.1 27 e O.s.2	Progênies de duas plantas da variedade IAC-165, coletadas no campo experimental do departamen- to de Genética da ESALQ/USP.
Total	241	

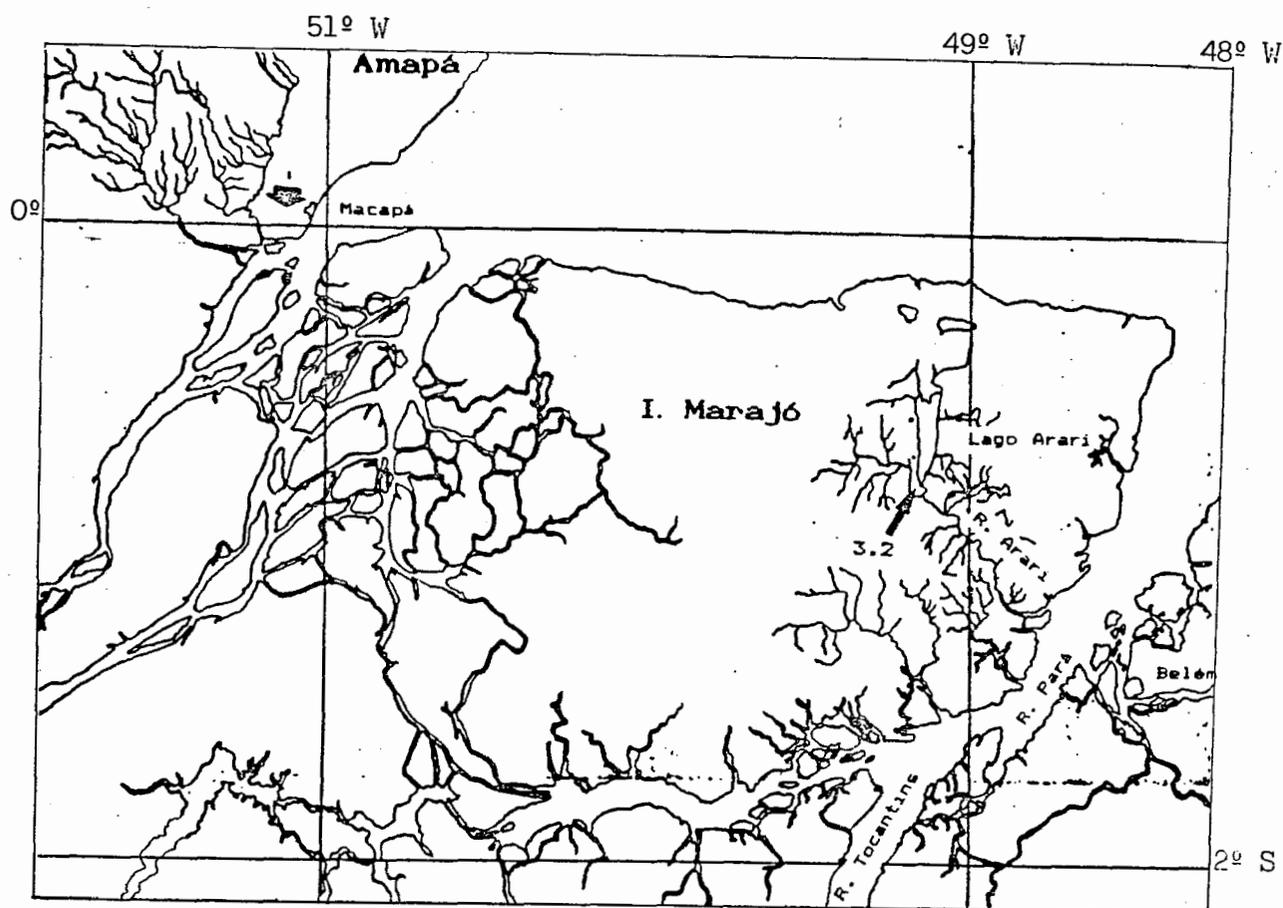


Figura 4.3.1 - Estuário dos rios Amazonas e Tocantins; mostra-se a localização das populações do Amapá (que não foram utilizadas) e da Ilha do Marajó (uma das quais foi utilizada). Os códigos e as localidades estão na tabela 4.2.

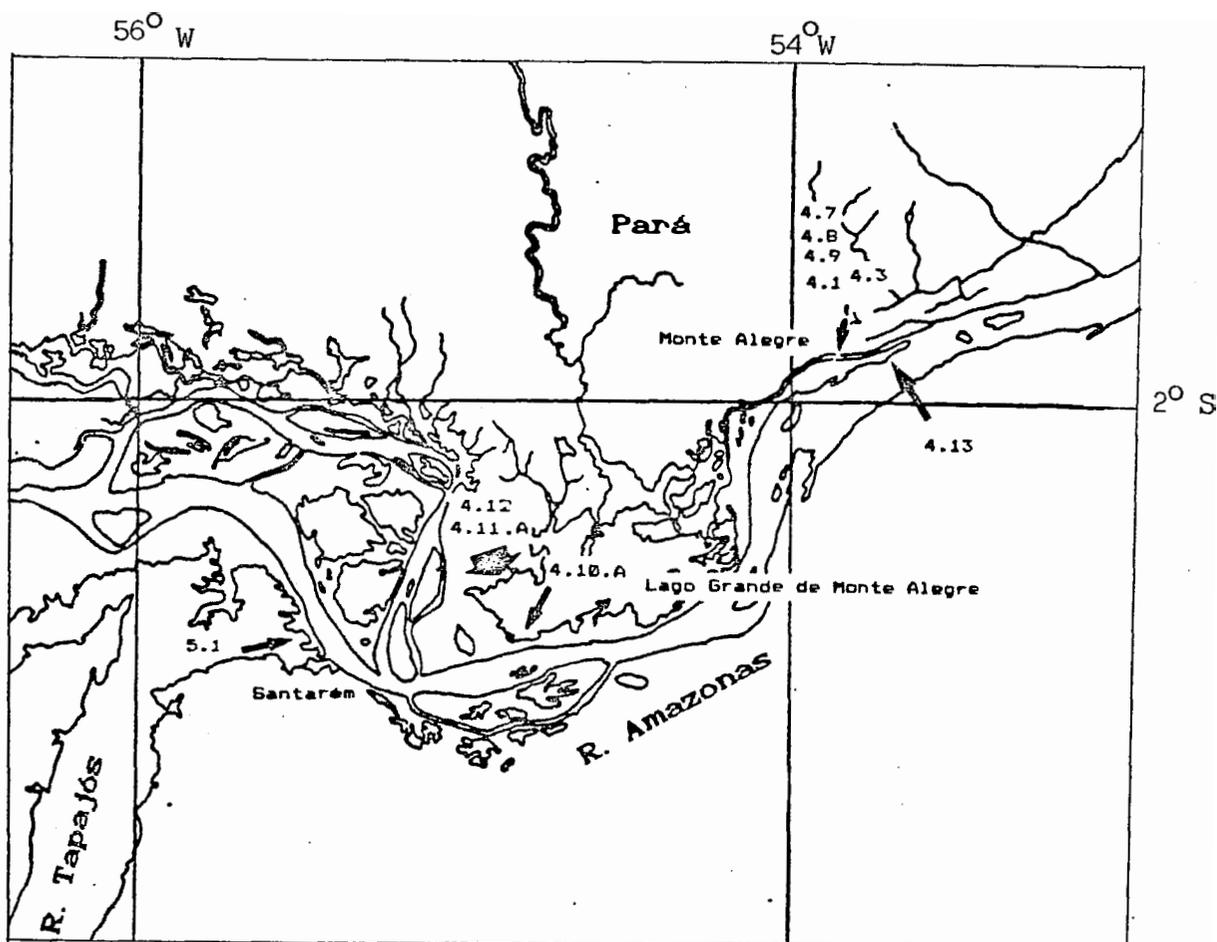


Figura 4.3.2 - Região da foz do rio Tapajós e do Grande Lago de Monte Alegre; mostra-se a localização das populações de Santarém, Cacoal Grande e Monte Alegre. Os códigos e as localidades acham-se na tabela 4.2.

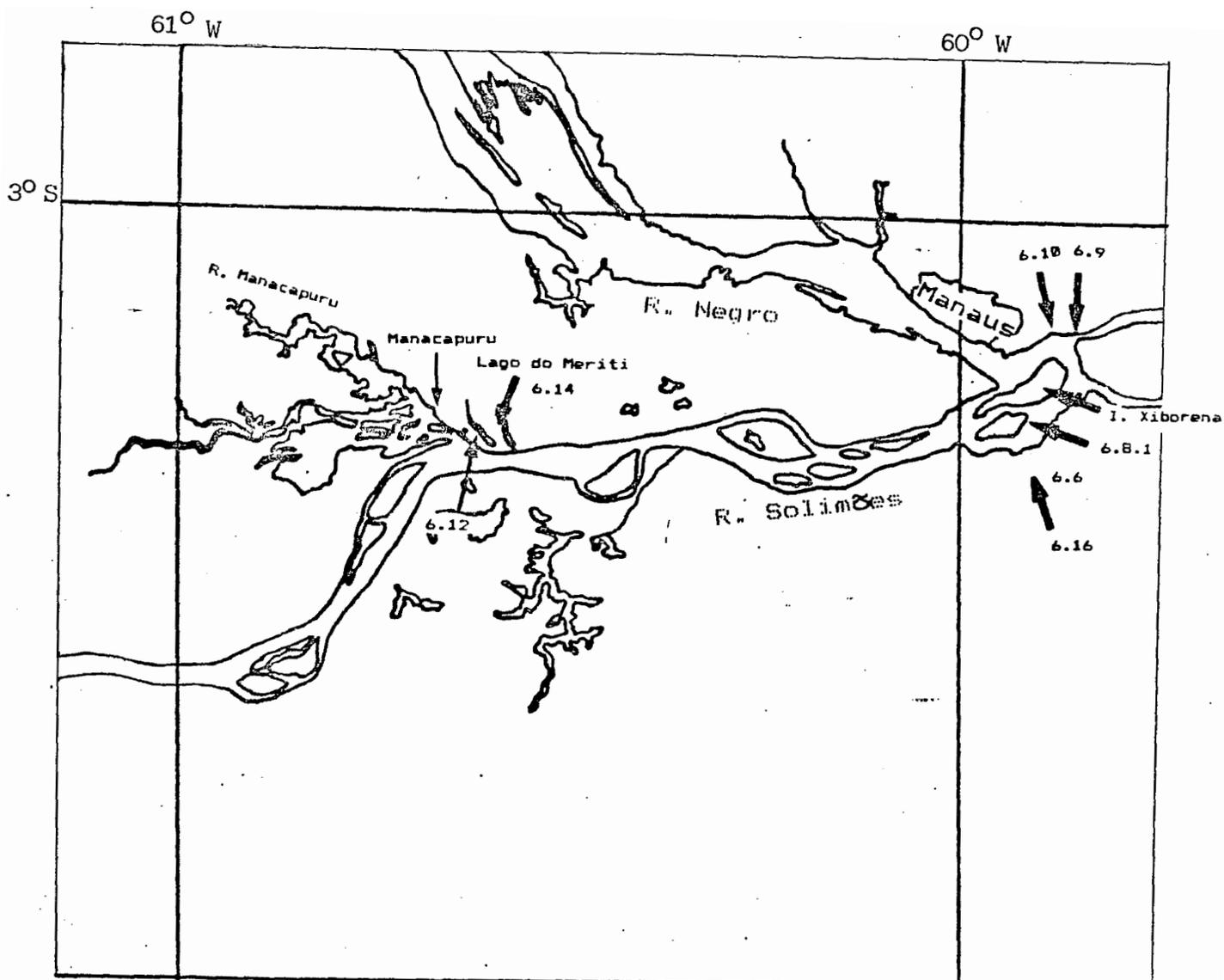


Figura 4.3.3 - Região do rio Solimões entre a foz do rio Manacapuru e a foz do Solimões; lago do Calado, próximo a Manacapuru. Os códigos e as localidades acham-se nas tabelas 4.2.

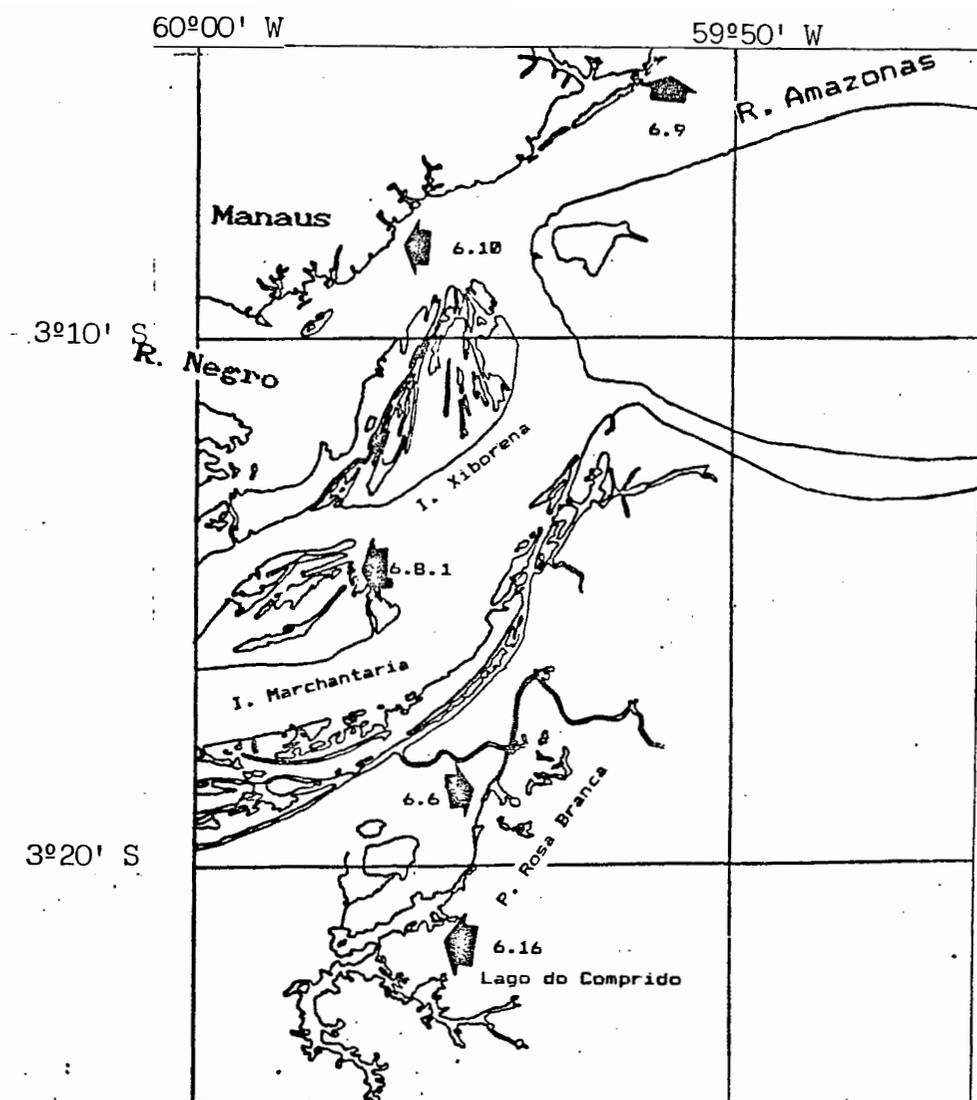


Figura 4.3.4 - Região da foz do rio Negro; ilhas situadas no rio Solimões e igarapés afluentes dele. Os códigos e as localidades acham-se na tabela 4.2.

Cada semente utilizada na instalação deste experimento representava a progênie de um indivíduo coletado na natureza. Nenhum desses indivíduos foi representado mais de uma vez.

O primeiro algarismo do código de identificação da população indica a macrorregião em que foi coletada: 3- Marajó; 4- Monte Alegre (município); 5- Santarém; 6- Manaus e Manacapuru.

#### 4.3.2. Delineamento Experimental e Instalação.

O ensaio teve delineamento totalmente casualizado. Como se tratou de um ensaio de caracterização morfofenológica, os tratamentos foram simplesmente as 21 populações listadas na tabela 4.2. Cada parcela (=1 vaso) comportava apenas um indivíduo. Devido aos problemas já referidos, houve 45 parcelas faltantes.

As sementes selecionadas e tratadas com o fungicida Arasan para o ensaio foram primeiramente plantadas em canteiros de isopor com células de 3 cm x 3 cm x 7 cm em vermiculita mais matéria orgânica, dentro de casa de vegetação, em 16/12/89. Os canteiros eram irrigados duas vezes por dia, mas as células não ficavam inundadas pois eram furadas. Nesta fase, até o transplante para vaso, em 26/01/90 (41 dias em casa de vegetação), não houve aplicação de fertilizantes nem herbicidas.

O experimento em vasos foi instalado num terreno plano, cercado, de cerca de 300 metros quadrados, no campo experimental do Departamento de Genética. Cada plântula representando uma progênie coletada na natureza foi transplantada

dos canteiros de isopor para um vaso de cerâmica de 30 cm de diâmetro por 30 cm de altura e 5 Kg de solo. Foi usado um solo fértil, proveniente de um bosque recém-derrubado. Os vasos eram irrigados à saturação duas vezes ao dia, de modo que as plantas nunca sofreram estresse hídrico. A saturação hídrica reproduz as condições naturais de seu habitat, é uma forma de uniformizar facilmente este fator ambiental para todas as parcelas e maximiza a absorção de nutrientes em *Oryza*.

Todos os vasos receberam regularmente uma dose uniforme de uréia e de fertilizante NPK. Não houve aplicação de inseticidas ou herbicidas, e o fungicida Arasan só foi aplicado nas sementes plantadas; nenhum outro fungicida foi usado.

#### 4.3.3. Quantificação de caracteres

Foram avaliados caracteres de variação contínua e discreta, morfológicos e fenológicos, vegetativos e reprodutivos. Em alguns casos a quantificação envolveu medida, em outros, contagem. Ao todo foram avaliados 40 caracteres, listados abaixo com suas respectivas abreviaturas convencionadas para este trabalho.

##### I) Caracteres Morfológicos

###### - Vegetativos

1.CLB- Comprimento de limbo. Medido com régua, em centímetros e precisão de 1 mm, da articulação do limbo com a bainha até a extremidade distal, normalmente acuminada. Foram medidos os

limbos das três mais recentes folhas de cada colmo, excetuando-se a folha bandeira, dos três maiores colmos de cada planta. Há portanto nove medidas por parcela no máximo. A medição era feita sempre que a folha parecia ter chegado ao máximo de seu crescimento e seu ápice começava a amarelecer. As nove medidas foram promediadas em cada parcela.

2.LL- Largura do limbo. Medida da mesma forma que CLB, (9 medidas por planta), na porção mais larga da folha.

3.RCLL- Razão comprimento/largura de limbo. Foi calculada para cada uma das nove folhas com os valores respectivos de CLB e LL; depois foi calculada a média da parcela.

4.CLG- Comprimento de lígula. Medida com régua em centímetros até 1 mm de precisão em cada uma das nove folhas em que se mediam CLB, LL e RCLL. Como a lígula de *Oryza*, assim como a de muitas gramíneas, é assimétrica e dilacerada, convenciamos que seu comprimento fosse a menor distância entre o ápice da franja mais longa e a base da lígula. Este caráter foi medido simultaneamente aos anteriores, e os nove valores, promediados por parcela.

5.LC- Largura de colmo. Medida com régua em milímetros com precisão de 0,5 mm, simultaneamente aos caracteres anteriores, dos mesmos três colmos. O valor final foi a média de três colmos.

6.NF- Número total de folhas por planta. É o número acumulado de folhas produzido pela planta até o nonagésimo dia após o transplante para vaso. O número noventa foi escolhido porque é a máxima idade para a qual todas as plantas têm dados. O NF foi obtido da tabela de crescimento com base em número de folhas, que apresenta

o número de folhas a intervalos de uma a duas semanas de duração (esta tabela não é mostrada) . Não foi feita nenhuma restrição ao tamanho da folha.

7.NC- Número total de colmos por planta. É o número acumulado de colmos produzido pela planta até o nonagésimo dia após o transplante para vaso (vide item 6 supra). O NC foi obtido da tabela de crescimento com base em número de colmos, medidos nos mesmos dias que NF.

8.CC- Comprimento de colmo. É o comprimento do primeiro colmo da planta, que geralmente é também o maior. Foi medido do colo do colmo, rente ao solo, até a lígula da folha mais recente, no nonagésimo dia após o transplante para vaso. Seria difícil medir o comprimento até a extremidade real do colmo, o meristema apical, visto que este, em gramíneas, está encoberto pelas longas bainhas das folhas jovens. Nas plantas de porte ereto, equivale à altura máxima da planta; nas plantas prostradas, ao raio máximo da planta.

9.NRC- Número de Ramificações no Colmo. Foi contado o número de ramificações desde a base do colmo junto ao solo até sua(s) extremidade(s), excluindo as ramificações secundárias.

10.IP- Índice de Prostração. Em *Oryza*, assim como em gramíneas em geral, o ângulo formado pelo colmo e a vertical pode variar dentro da mesma planta. Como cada planta tem muitos colmos, a medida deste carácter com o transferidor seria inviável. Foi feita então uma avaliação visual com base no aspecto médio dos colmos de cada planta seguindo a escala de notas: 1- ereta (aprox.  $0 - 22,5^\circ$ );

2- semi-ereta (aprox.  $22,5^{\circ}$  -  $45^{\circ}$ ); 3- semi-prostrada (aprox.  $45^{\circ}$  -  $67,5^{\circ}$ ); 4- prostrada (aprox.  $67,5^{\circ}$  -  $90^{\circ}$ ).

11. IC- Índice de Cobertura do vaso. Este índice indica a porcentagem da área do vaso coberta pelos órgãos da planta. Não é intrinsecamente correlacionada com IP pois este não leva em conta o número de colmos nem o diâmetro dos colmos ou o número de folhas. Foi feita uma avaliação visual seguindo uma escala de notas de 0 (quase 0% de cobertura) a 10 (praticamente 100% de cobertura).

12. CLL- Coloração do Limbo. Este caráter apresentou variação discreta, com dois estados: verde e arroxeadado. Para que fosse analisado junto com os caracteres de variação contínua, estes estados foram transformados em 0 e 2, respectivamente.

13. CLBA- Coloração da Bainha. Distinguiram-se três estados para este caráter: verde, arroxeadada e roxa, que foram transformados em 0, 1 e 2, respectivamente. Pode ser que tanto este caráter como o anterior, CLL e a coloração de arista, considerada um pouco mais adiante, apresentem distribuição contínua, mas para os fins deste trabalho, esta escala pareceu suficiente.

14. CLAU- Coloração da aurícula. Distinguiram-se três cores de aurícula: branca, arroxeadada e roxa, que foram transformadas em 0, 1 e 2, respectivamente. Na verdade a coloração "arroxeadada" é bem mais próxima do branco que do roxo, assemelhando-se a um "branco sujo". Consideramos difícil atribuir uma valor numérico ao "arroxeadado" mais condizente com o teor de pigmento que ele contém, de modo que a escala é apenas ordinal e não proporcional.

- Reprodutivos

15. CLFB- Comprimento do limbo da folha bandeira. A folha bandeira é a última folha a surgir num colmo. Só aparece quando o meristema apical está se diferenciando na futura panícula, embora, por razões fisiológicas, nem sempre o desenvolvimento da panícula se complete e ela saia de dentro do cartucho (bainha) da folha bandeira (às vezes por causa de doença). De modo geral, esta folha, cujos fotossintetizados são conduzidos majoritariamente para a panícula, é mais curta que as demais e tem uma relação comprimento/largura maior. Devido ao papel desta folha na nutrição das flores, este caráter foi incluído entre os reprodutivos. Foram medidos os limbos das folhas bandeiras dos três maiores colmos de cada planta. Os limites de limbo considerados e a precisão foram os mesmos de CLB. O valor da parcela é a média das três folhas.

16. NPC- Número de panículas por colmo. Foram contados os números de panículas, independentemente de seu tamanho, dos cinco colmos mais espessos (e, geralmente, mais altos) de cada planta. O valor da parcela é a média desses cinco colmos. O valor poderia ter sido obtido do quociente entre o número total de panículas por planta (NPP) e o número de colmos por planta (NC), mas, como no momento da contagem de colmos sempre há mais colmos pequenos e ainda sem nenhuma panícula do que colmos paniculados, tal quociente seria apenas uma média sem muito valor morfológico. O NPC como calculado aqui dá uma idéia mais precisa do número médio de panículas que um

colmo pode ter, desde que tenha tido tempo para desenvolver todas as suas panículas potenciais.

17. NPP- Número de panículas por planta. As panículas foram sendo coletadas à medida que amadureciam e guardadas em sacos de papel identificados por parcela. Ao final do experimento, em janeiro de 1991, o número de panículas foi contado, sem restrição.

18. NRP- Número médio de ramificações por panícula. Foi medido apenas o número de ramificações (equivalente ao número de axilas, e não ao número de ráquulas) primárias, isto é, derivados diretamente da raque. O número de ramificações é igual ao número de ápices de ráquulas primárias mais o número de ramificações secundárias menos 1. O valor de NRP da parcela foi a média aritmética dos valores de todas as panículas produzidas pela planta.

19. NAP- Número médio de antécios por panícula. Foi computado o número de antécios de cada panícula produzida pela planta e calculada a média aritmética de todos eles para produzir o valor de parcela. Como os antécios são deiscentes, quando não foi possível coletá-los antes que caíssem, foi computada a cicatriz deixada na ráquila como sendo um antécio.

20. NAPL- Número total de antécios por planta. Os valores deste caráter, que é uma medida direta da fecundidade, foram obtidos simplesmente somando os números dos antécios de cada panícula da planta.

21. CEN- Comprimento da espiguetas. Foi medido com régua, em cm, com precisão de 1 mm, em 5 espiguetas tomadas ao acaso em cada planta. O comprimento considerado foi da inserção do

primeiro lema estéril no pedicelo até a junção da arista e do lema fértil.

22. LEN- Largura de espiguetas. Foi medida com régua em cm, com precisão de 1 mm, a largura máxima da espiguetas no sentido quilha da pálea-quilha do lema, nas mesmas cinco espiguetas do item 21.

23. RQLE- Relação comprimento/largura das espiguetas. Esta medida, calculada com base nos dados obtidos dos itens 21 e 22, fornece uma indicação parcial da forma do antécio.

24. CLE1- Comprimento do primeiro lema estéril. O primeiro lema estéril é o proximal e o segundo, o distal. A medição foi feita com régua, em cm, com precisão de 1 mm, em 3 antécios tomados ao acaso em cada planta. Como os dois lemas são decussados e a base é estreita, um não se sobrepõe ao outro e não há problemas na medição.

25. CLE2- Comprimento do segundo lema estéril. Análogo ao anterior.

26. DAR- Diâmetro de arista. Para a medição do diâmetro de arista, do comprimento de antera (CATR) e do comprimento de estigma (CE), dois antécios foram coletados ao acaso de cada planta do experimento por ocasião de sua antese, acondicionados em frascos plásticos com água e mantidos a 0°C em congelador. Como a época de antese apresenta grande variabilidade intra-individual, intra-populacional, intra-específica e interespecífica, a coleta se estendeu desde abril até novembro de 1990 e daí a necessidade do congelamento para que a medição de todas fosse feita de uma só vez,

ao final da época de pico de florescimento. Os dois antécios eram dissecados com pinça, separando-se as anteras, os pistilos e os lemas férteis. Todas essas peças eram então montadas com água e lamínula sobre a lâmina de microscopia, que era colocada num projetor de lâminas. As sombras dos órgãos eram projetadas sobre uma tela branca horizontal com aumento de 47 vezes. Os diâmetros das aristas foram medidos com régua em cm, precisão de 1 mm e depois os valores foram divididos por 47 e promediados, de modo que o valor final de parcela foi expresso em milímetros com precisão de décimo de milímetro. Como o diâmetro basal é maior que o apical, convencionamos medi-lo a uma distância da base correspondente a um terço do comprimento total.

27. CATR- Comprimento de antera. O método de avaliação foi o mesmo do item 26-DAR. A antera de *Oryza* está dividida em duas tecas, separadas por um septo. Por vezes uma das tecas protraí-se mais do que a outra em uma das extremidades, ou nas duas, ou uma teca em uma extremidade e a outra na oposta. De qualquer forma, o comprimento medido foi o máximo, isto é, do ápice da teca mais protraída em uma extremidade ao ápice da mais protraída na outra extremidade. Uma alternativa teria sido medir as duas tecas e tirar a média.

28. CE- Comprimento do estigma. O método de avaliação está descrito no item 26 (DAR). O estigma de *Oryza* é bipartido logo acima da inserção no ovário e é pobremente diferenciado do estilete. A densidade das papilas, que caracterizam o estigma, decresce em direção ao ovário, mas mesmo na junção entre este e o estilete

podem-se notar algumas. O comprimento de cada um dos dois lobos do estigma foi medido desde a sua extremidade distal até a papila mais proximal. O valor da parcela foi a média aritmética de 4 lobos.

29. CLES- Coloração do estigma. Este caráter, ao menos no presente trabalho, apresentou variação discreta, com apenas dois estados: branco e roxo. Para que fosse analisado junto com os caracteres de variação contínua, esses estados foram transformados em 0 e 2, respectivamente.

30. CLAR- Coloração da arista. Distinguiram-se 3 estados deste caráter: incolor, avermelhada e vermelha. A arista incolor não apresenta pigmento algum, a vermelha é inteiramente pigmentada e a avermelhada apresenta regiões incolores e regiões vermelhas. Ver nota do item 13 (CLBA).

31. CAR- Comprimento de arista. Foi considerada a distância entre a junção da arista e o lema fértil e a extremidade da arista. O valor da parcela é a média referente a cinco antécios tomados ao acaso das panículas do experimento, os mesmos de que se mediram as dimensões de antécio (LEN, CEN e RCLE). Foi medido com régua em cm e precisão de 1 mm.

32. CP- Comprimento de panícula. As panículas foram sendo coletadas ao longo do período de florescimento e armazenadas em sacos. Ao final do experimento, todas as panículas de cada planta foram medidas. O comprimento considerado foi desde a extremidade do eixo central, a raque, até o primeiro nó situado logo abaixo da primeira inserção de ramos primários. Mesmo nas panículas sem

nenhuma ramificação esse nó é bem conspícuo e serve para delimitar a panícula.

## II) Caracteres Fenológicos

### - Vegetativo

33. DPE- Dias para a emergência. São os dias decorridos entre o plantio das sementes e a emergência da plântula. Este caráter foi avaliado ainda nos canteiros de isopor, dentro da casa de vegetação. Todas as sementes foram plantadas a uma mesma profundidade.

### - Reprodutivos

34. NDF- Número de dias para o florescimento. A partir de primeiro de abril de 1990, começaram a ser feitas avaliações diárias do florescimento, que continuaram até 21 de janeiro de 1991. Em cada avaliação, era anotado o número de panículas por indivíduo surgidas naquele dia e as panículas eram marcadas com uma etiqueta de papel para não serem recontadas depois. Da planilha contendo estes dados, extraíram-se o número de dias para o florescimento (NDF), a amplitude de florescimento (AMF), o desvio padrão individual da data de florescimento (DDF) e o dia médio de florescimento (DMF) de cada planta. O número de dias para o florescimento é o número de dias decorridos entre o plantio da semente e o florescimento da primeira panícula. As datas de florescimento foram agrupadas em intervalos de 15 dias e com base nestes dados foram feitos histogramas de

distribuição de florescimento ao longo dos meses para cada população e para as espécies em conjunto. Foi feito também um gráfico esquematizando, lado a lado, as distribuições de florescimento de todas as populações, para revelar as intersecções entre os períodos de florescimento e possíveis barreiras reprodutivas temporais (fig. 5.2.26).

35. AMF- amplitude de florescimento. É a diferença entre o número de dias para o florescimento da última panícula e o da primeira, em cada planta. Os detalhes do método de avaliação estão descritos no item 34 (NDF).

36. DDF- Desvio padrão intraindividual da data de florescimento. É uma medida da dispersão temporal do florescimento em cada indivíduo. Foi obtido calculando o desvio padrão das datas de florescimento de cada panícula do indivíduo, com base na planilha descrita no item 34.

37. DMF- Dia médio de florescimento. É a média das datas de florescimento de todas as panículas da planta.

#### 4.3.4. Análise estatística

Como houvesse muitas parcelas faltantes, a planilha de dados original foi modificada, dando origem a duas planilhas: na primeira, foram incluídos todos os indivíduos para os quais não havia um registro completo de todos os caracteres, o que resultou em uma planilha com 14 populações e 37 caracteres; na segunda, foram

deletados todos os caracteres para os quais não havia um registro completo para todas as populações, resultando uma planilha com 20 populações e 17 caracteres.

Ambas as planilhas foram usadas na análise de variância univariada; para os 17 caracteres completos, a segunda foi utilizada; para os 20 restantes, a primeira. Para cada caráter, foram realizadas duas análises de variância: uma simples, considerando como fontes de variação apenas as populações e o resíduo, seguida de um agrupamento de médias pelo teste de Tukey; e uma análise de variância para regressão linear, em que o caráter em questão era a variável dependente e a Precipitação Total no Trimestre Mais Seco (PTMS), a variável independente. Tentou-se criar uma variável independente que representasse numericamente o grau de estresse hídrico a que as populações estão submetidas na estação seca. É esse estresse que determina o grau de anualidade das populações, ou seja, a porcentagem de plantas que morrem a cada ano com a idade de um ano ou menos. A variável ideal seria o número de dias por ano em que a população é submetida a um grau de umidade do solo abaixo do ponto de saturação, mas esses dados não estão disponíveis. A pluviosidade anual total também não é adequada porque as chuvas são irregularmente distribuídas pelo ano e as regiões que recebem precipitações máximas totais também passam por períodos de seca mais graves. A PTMS é boa porque leva em conta as irregularidades da precipitação num dado local ao longo do ano e permite quantificar graus diferentes de seca em locais distintos. Fomos levados a escolher uma variável climatológica por duas razões:

a) sua variação, *grosso modo*, acompanha a de grande parte dos caracteres morfológicos analisados, e de maneira razoavelmente coerente com o que se espera em vista das conclusões apresentadas por OKA (1988) sobre *Oryzae* asiáticas. b) outras variáveis não se mostraram promissoras - a simples distância geográfica não pareceu adequada, pois uma regressão significativa sobre ela indicaria a migração como fator preponderante na determinação do padrão de variação, e, como se verá na discussão, isso não parece ser tão evidente; o tipo de rio, ou seja, as características químicas e sedimentológicas da água, tampouco pareceu ser determinante porque populações próximas, porém habitando rios de tipos diferentes, são ainda assim morfo- e fenologicamente parecidas.

A PTMS foi obtida somando-se as precipitações mensais de cada região estudada, publicadas pelo MINISTÉRIO DO INTERIOR (1984), do trimestre mais seco, informação também fornecida nessa obra (tabela 4.3.).

Todas as análises univariadas foram feitas numa planilha programada em LOTUS 123. O nível de significância da análise de regressão foi de 5% e não de 1%, para que se pudessem detectar mesmo clines lineares menos pronunciados. Deve-se ter em mente que a função linear não é a única maneira pela qual a morfofenologia possa estar associada à PTMS. Portanto, a não significância do teste não implica que PTMS não a esteja influenciando.

A análise multivariada constou do desenvolvimento de variáveis canônicas, formadas por combinação linear de todos os caracteres que não apresentavam parcelas faltantes, em que os coeficientes são determinados de modo a maximizar as diferenças entre os indivíduos. O desenvolvimento de variáveis canônicas e a associação entre variáveis canônicas foi feito com base em cada uma das planilhas, com o módulo Modelos Lineares Multidimensionais do pacote estatístico SISML, de autoria do Prof. Cássio de Mello Godói, da ESALQ. Apenas as distribuições das variáveis canônicas I e II, para cada planilha, em função da população e apenas as associações entre as variáveis canônicas I e II e I e III com base nos 37 caracteres são apresentadas. A distribuição das variáveis canônicas permite uma visualização sintética de possíveis tendências clinais na variação, assim como uma possível separação de grupos. A associação de variáveis canônicas nos eixos de um plano cartesiano amplifica a nitidez dessa visualização.

## 5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 5.1. Análise dos efeitos de imersão, temperatura e espécie sobre a germinação.

**Considerações Gerais.** Os primeiros grupos de tratamentos foram instalados em 30/06/89, cerca de 11 meses após a colheita das sementes no campo. O ensaio não foi, portanto, desenhado convenientemente para estudar os mecanismos de quebra de dormência nem as alterações da dormência no decorrer do tempo, mas tão-somente as variações intra-e interespecíficas motivadas pela imersão e temperatura em sementes numa etapa intermediária na perda da dormência. Estudos de dormência seriam mais eficientes se acompanhassem as reações das sementes desde o momento da coleta, especialmente por ser a imaturidade do embrião um dos supostos mecanismos de dormência nas espécies selvagens, além daquelas propostas para a espécie cultivada. Mesmo sem uma análise diacrônica, foi possível avaliar o estado da dormência presente um ano após a coleta.

Por causa do exposto no Anexo 1, decidimos excluir das análises as variáveis  $\bar{t}$ ,  $IB_V$ ,  $IB_G$ ,  $V_L$  e  $IVE$ , que foram julgadas inadequadas, e atentar apenas para  $G$ ,  $\sigma_t^2$ ,  $IVE_R$ ,  $M$ ,  $V_M$  e  $N_V$ , que são mais significativas. A tabela 5.1.1. mostra as probabilidades associadas aos F's (os níveis de significância) de todos os componentes de variação do

experimento, inclusive as interações duplas e triplas. Consideramos significativos os F's com probabilidades menores que 0.05.

#### A) Efeito das condições de imersão.

Em nível global, a imersão em água provocou uma diminuição significativa na sobrevivência de sementes, medida por  $N_v$  (tabs. 5.1.1. e 5.1.2.), efeito que se manifestou coerentemente dentro de cada espécie, sem interações. A interação com a temperatura e a tripla, no entanto, foram significativas, de modo que se devem analisar as médias em todas as combinações de fatores (fig. 5.1.1., D-F). Em quase todos os casos, as médias com imersão foram de fato menores que as com emersão, embora raramente a diferença tenha sido significativa. Em alguns poucos casos, a situação se inverte, com a imersão causando aumento de sobrevivência, mas mesmo então, a diferença não é significativa. Provavelmente, as interações desapareceriam caso houvesse uma maior quantidade de sementes para ser selecionada na montagem do experimento.

**Tabela 5.1.1.** Análise de variância de 6 variáveis-resposta do ensaio de germinação com base no modelo linear apresentado no texto, mostrando as probabilidades associadas aos F's maiores que o obtido no experimento ( $P > F$ );  $N_V$  = número de sementes vivas; M = Tempo Mediano;  $IVE_R$  = Índice de Velocidade de Emergência Relativo;  $V_M$  = Velocidade Mediana; G = porcentagem de germinação;  $\sigma_t^2$  = variância do tempo de germinação; C.V. = Causa de Variação; I = Imersão; E = Espécie; T = Temperatura; G.L. = Graus de Liberdade. O nível de significância adotado neste trabalho foi o de 0,05.

C.V.	G.L.	$N_V$	M	$IVE_R$
I	1	0,00011	0,00001	0,00001
E	2	0,00001	0,00001	0,00001
T	4	0,00001	0,00070	0,00001
IxE	2	0,37503ns	0,00001	0,00043
ExT	8	0,00001	0,00003	0,00009
IxT	4	0,00001	0,00001	0,00004
IxExT	8	0,00023	0,00001	0,18068ns
I		0,00001	0,00270	0,13393ns
E		0,00001	0,00009	0,00254
T		0,00014	0,00001	0,02146
IxE		0,00002	0,01402	0,00006
ExT		0,00251	0,00079	0,02683
IxT		0,00039	0,02141	0,11209ns
IxExT		0,19754ns	0,12047ns	0,05964

Além de ter diminuído a sobrevivência, em nível global a imersão desacelerou o metabolismo da germinação, diminuindo a velocidade de germinação, medida por M,  $V_M$  e  $IVE_R$ , e a quantidade total de sementes germinadas durante o experimento, G. Apesar de sistematicamente aumentar o tempo mediano (M) e diminuir  $V_M$ ,  $IVE_R$  e G dentro de todas as espécies

(figs. 5.1.1., 5.1.2., 5.1.3. e tab. 5.1.2.), o efeito da imersão não chegou a ser significativo a 0.05 em *O. glumaepatula* (M, IVer e G), o que causou parte da interação I\*E. Este fato pode indicar que, nessa espécie, as sementes estão mais adaptadas à germinação em condições inundadas, e portanto apresentam menos sensibilidade à anoxia causada pela imersão, enquanto que as espécies tetraplóides estão mais adaptadas à germinação em condições de maior aeração do solo. Este fato se coaduna bem com duas fontes independentes de evidência: 1) não foi observada *in loco*, na Amazônia, nenhuma população de *O. glumaepatula* fora d'água, enquanto que *O. alta* e *O. grandiglumis* ocorriam tanto dentro d'água como nos terrenos úmidos, mas emersos, das várzeas, e principalmente nestes últimos. 2) em um experimento preliminar e sem requintes estatísticos, instalado em canteiros do departamento de Genética, em que o solo não permanecia saturado, quase todos os indivíduos de *O. glumaepatula* morreram, ao passo que os de *O. alta* e *O. grandiglumis* cresceram vigorosamente e já rebrotaram várias vezes. Os gráficos e a tabela 5.1.2. mostram claramente que, dentro de cada temperatura, a imersão retardou a germinação (com exceção de G em *O. glumaepatula*-27 e 32°C); o que causou as interações foi unicamente a heterogeneidade quantitativa das diferenças entre imersão e emersão dentro de espécie e de temperatura.

**Tabela 5.1.2.** Teste de Tukey para as médias de imersão, em três níveis: global, dentro de espécie e dentro de temperatura. Nível de significância de 0,05. Médias associadas à mesma letra não diferem significativamente. Nos casos em que não houve interação dispensaram-se as letras.

Tratamento	$N_V$	M	$IVE_R$	$V_M$	G	$\sigma_t^2$
Emerção	33,47a	4,38 b	0,172a	0,267a	70,57a	7,84a
Imersão	28,40 b	7,65a	0,105 b	0,164 b	59,99 b	5,80a
d. de <i>D.gl</i>	Em 35,40	3,86a	0,162a	0,289a	65,19a	9,68a
	Im 32,40	4,59a	0,137a	0,238b	63,41a	10,64a
d. de <i>D.al</i>	Em 41,40	2,90b	0,244a	0,374a	79,35a	1,02b
	Im 35,00	6,11a	0,126b	0,170b	73,96a	6,67a
d. de <i>D.gr.</i>	Em 23,90	6,40b	0,111a	0,140a	67,19a	12,81a
	Im 17,80	12,24a	0,054b	0,085b	42,62b	0,09b
d de 22°C	Em 39,67a	5,87b	0,16a	0,181a	96,24a	6,42
	Im 41,50a	7,38a	0,128b	0,143a	88,62a	7,22
d. de 27°C	Em 37,00a	5,40b	0,191a	0,221a	92,48a	8,79
	Im 35,17a	6,65a	0,144b	0,176a	88,60a	11,89
d. de 32°C	Em 37,33a	5,14b	0,245a	0,279a	83,92a	9,30
	Im 33,33a	7,64a	0,161b	0,182b	74,63a	7,80
d. de 37°C	Em 40,67a	3,95b	0,259a	0,303a	80,24a	7,50
	Im 10,67b	8,31a	0,094b	0,160b	47,32b	1,00
d. de 42°C	Em 12,67b	1,55b	0,000a	0,353a	0,00a	7,16
	Im 21,33a	8,25a	0,000a	0,160b	0,83a	1,00

Porcentagem de Germinação (G) x Temp. dentro de Esp. e Imersão

Número de Sementes Vivas (Nv) x T. dentro do E.I.

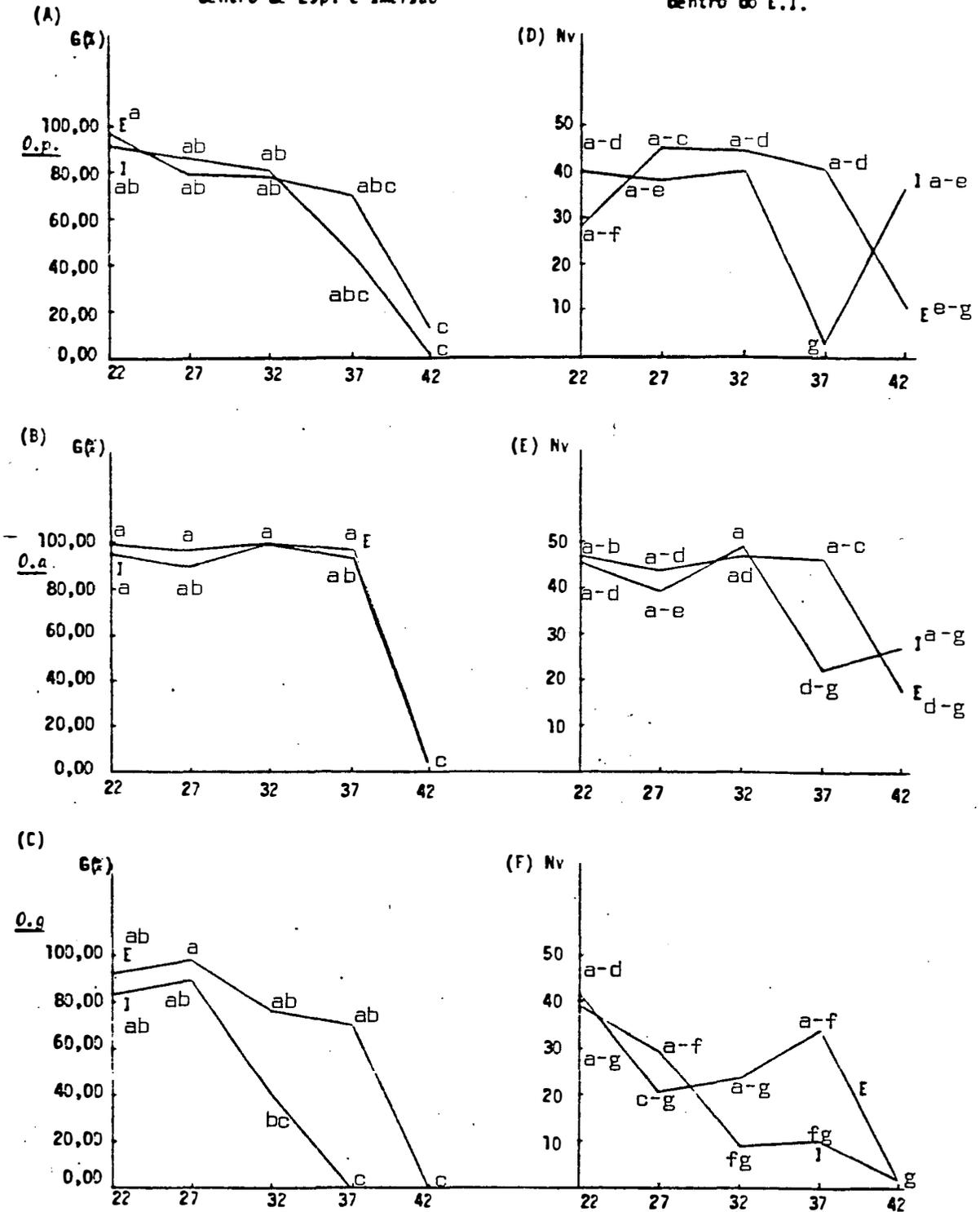


Fig. 5.1.1. Efeito da temperatura sobre G e Nv dentro de espécie e de imersão. As escalas verticais nos gráficos da mesma variável são iguais. Letras iguais representam médias não significativamente diferentes. Em alguns casos, mostram-se intervalos de letras.

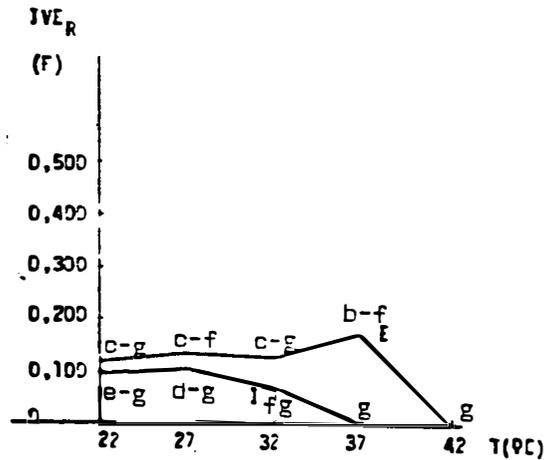
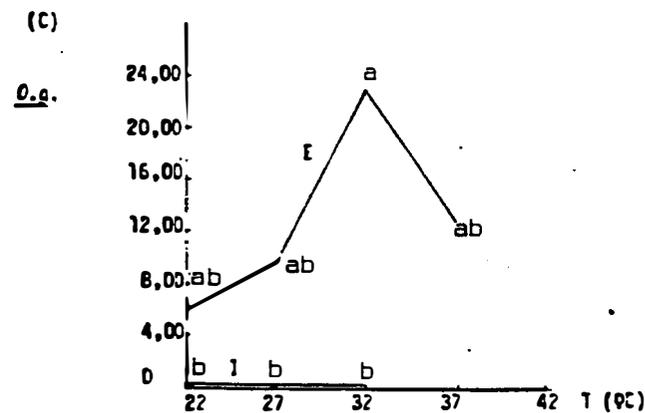
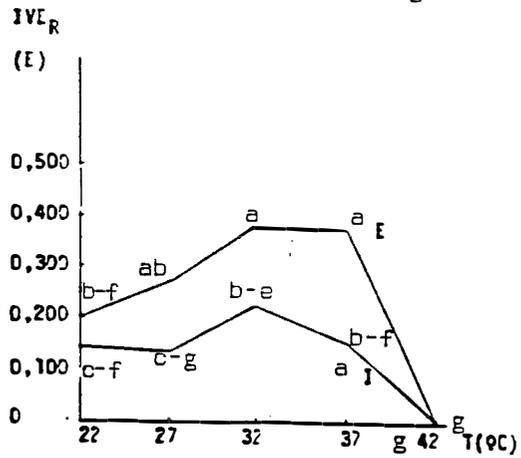
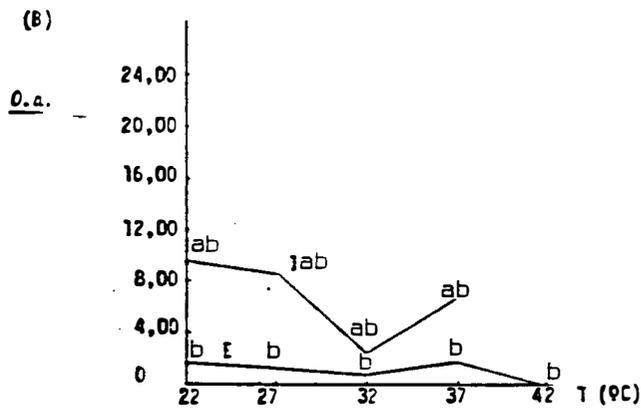
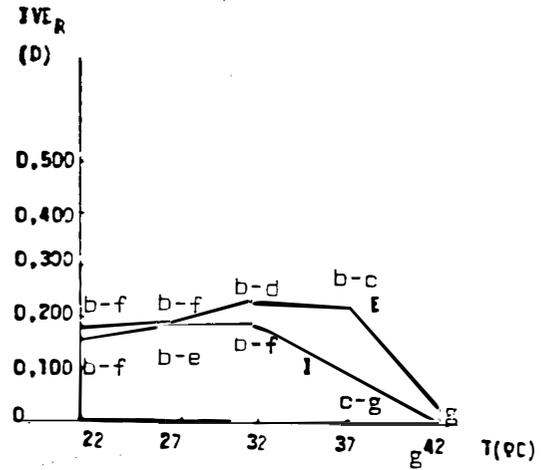
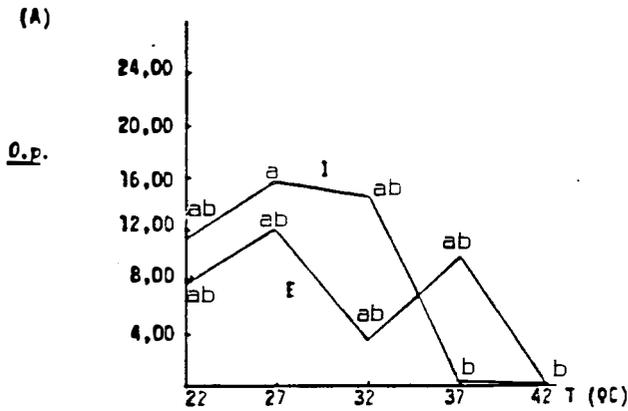


Fig. 5.1.2. Efeito da temperatura sobre  $\sigma_t^2$  e IV<sub>R</sub> dentro de espécie e de imersão. As escalas verticais nos gráficos da mesma variável são iguais. Letras iguais representam médias não significativamente diferentes. Em alguns casos, mostram-se intervalos de letras.

É comprovada a capacidade de a anoxia obtida com a imersão retardar os processos metabólicos envolvidos na germinação. As atividades da catalase, da peroxidase e da citocromo c oxidase, por exemplo, foram menores sob anaerobiose provocada por imersão em 5 cm de água do que em condições anaeróbicas em 18 variedades de arroz, tanto *indicae* como *japonicae* (HAYASHI & ITO, 1990). KRISHNASAMY & SESHU (1989), estudando as influências diretas e indiretas de alguns fatores sobre a taxa de germinação (RG) através de análise de coeficiente de caminhamento, identificaram uma correlação positiva entre a taxa de absorção de  $O_2$  e a taxa de germinação.

Os resultados aqui apresentados conformam-se com a observação de ELLIS *et al.* (1983) de que, em *O. sativa*, a anoxia retarda a germinação. É provável que esse fenômeno seja comum ao gênero. Em que pese o gênero *Oryza*, hidrófito por excelência, ser considerado, dentre as angiospermas, o mais tolerante à anoxia, esta não deixa de ser uma condição naturalmente desfavorável, como atesta o experimento de KUPKANDHANAKUL *et al.* (1990), em que a germinação da variedade flutuante Pin Gaew 56 (*O. sativa*) foi estudada sob 4 condições: capacidade de campo, solo saturado, imersão sob uma lâmina de 2 cm de água clara e imersão sob uma lâmina de 2 cm de água turva. A porcentagem de germinação em capacidade de campo foi de 98%, enquanto, que para os dois últimos tratamentos, foi de 71% e 74%, respectivamente. A germinação sob concentrações normais de  $O_2$  é ótima; sob inundação, é pior, mas o gênero está extraordinariamente bem equipado bioquímica e anatomicamente para a ela se adaptar.

A variância do tempo de germinação ( $\sigma^2_t$ ) apresentou interação apenas entre imersão e espécie. Em *O. glumaepatula* e *O. alta*, a imersão

provocou um aumento na variável. A explicação mais plausível é que, em condições subótimas, isto é, anoxia, os diferentes genótipos têm a oportunidade de manifestar seus diferentes valores adaptativos; já em condições ótimas, isto é, ultrapassado um limite de aeração, as diferenças adaptativas entre os genótipos se tornam menores. Isto é particularmente mais visível em *O. alta* que em *O. glumaepatula*, o que parece ser mais uma evidência da diferenciação entre os habitats dessas espécies. Apenas em *O. grandiglumis* a imersão contribuiu para uma diminuição na variância ( $\sigma_t^2$ ), mas é provável que essa discrepância seja resultado da diminuição concomitante em  $N_v$ , que teria realçado os efeitos do acaso em algumas parcelas.

#### B) Efeito da temperatura.

Primeiramente, analisaremos as tendências gerais de variação provocadas pela temperatura; depois analisaremos as temperaturas cardinais. O aumento na temperatura provocou uma diminuição gradual na sobrevivência ( $N_v$ ) e na porcentagem de germinação (fig. 5.1.1.); com relação ao metabolismo da germinação, houve um pico em torno das temperaturas médias (32-37°C) e um decaimento na direção das temperaturas extremas do experimento, como se pode perceber nos gráficos das figuras 5.1.2. e 5.1.3. O aumento da temperatura tendeu também a aumentar a sensibilidade das sementes aos efeitos da imersão, com exceção da temperatura de 42°C, em que a maioria das sementes não germinou. O aumento da temperatura intensifica o metabolismo, que requer oxigênio; como em imersão ocorre anoxia, a sua curva vai-se distanciando da de emersão. Como a 42°C a porcentagem de germinação chegou a 0, impedindo o cálculo de  $M$  e  $V_m$ , a análise completa

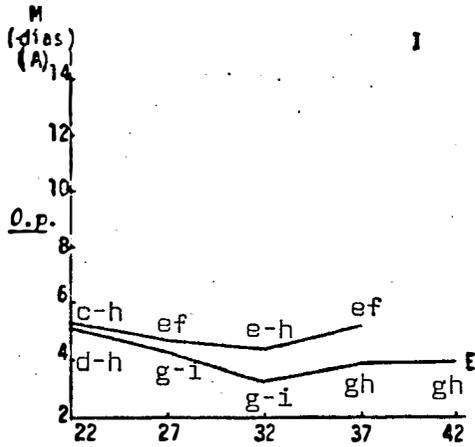
deste efeito só foi feita com IVEr, que apresenta a vantagem de ser calculável mesmo com germinação 0 (ver Apêndice 2).

O teste de Tukey separou 2 grupos de temperaturas em *O. glumaepatula*, *O. alta* e *O. grandiglumis* com relação ao seu efeito sobre Nv: de 22 a 32 em *O. gl.* e de 22 a 37, nas outras, formam o primeiro grupo; as maiores temperaturas formam o outro; a maior sensibilização de *O. gr.* à imersão é que causou as interações entre os fatores nesta variável.

No nível global, IVEr cresce até 32°C para depois decrescer até 0, a 42°C; no entanto, há uma série de interações. Em *O. gl.*, assim como nas outras, é evidente que a emersão estimula o metabolismo de germinação, mas a diferença é maior a 37°C; a variação entre tratamentos é gradual, não há descontinuidades. Em *O. alta*, o padrão é o mesmo, mas as diferenças entre emersão e imersão são maiores. Em *O. gr.*, IVEr chega a 0 já aos 37°C.

Embora apresente algumas variações, a porcentagem de germinação não muda significativamente até os 37°C nas três espécies, decaindo bruscamente a 42°C. A temperatura de germinação máxima é de 22°C para *O. gl.*, 32°C para *O. alta* (dentro do intervalo de ótimas de *O. sativa*, 30–37°C (POPINIGIS, 1977)) e 27°C para *O. grandiglumis*; a temperatura máxima é de 42°C para todas as espécies, exceto para *O. grandiglumis* sob imersão, em que é de 37°C. Isto mostra que a temperatura máxima para *Oryzae* selvagens coincide com a de *O. sativa*, que é de 40°–42°C (POPINIGIS, 1977). Como se pode depreender dos gráficos da fig. 5.1.1., é impossível determinar a temperatura mínima para as três espécies, pois ela deve ser menor que 22°C, a menor temperatura do experimento; em experimentos vindouros, devem-se incluir temperaturas menores que 10–12°C, que são as temperaturas mínimas de *O. sativa* (POPINIGIS, 1977).

Tempo Mediano x Temperatura dentro de Esp. e Imersão



Velocidade Mediana (VM) x Temperatura dentro de Esp. e Imersão

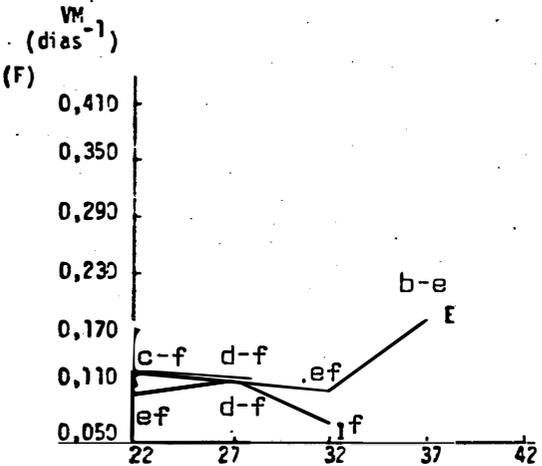
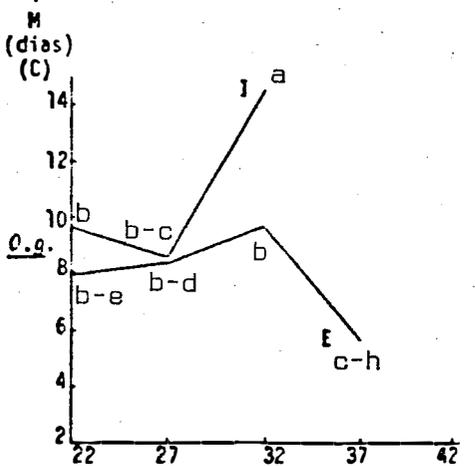
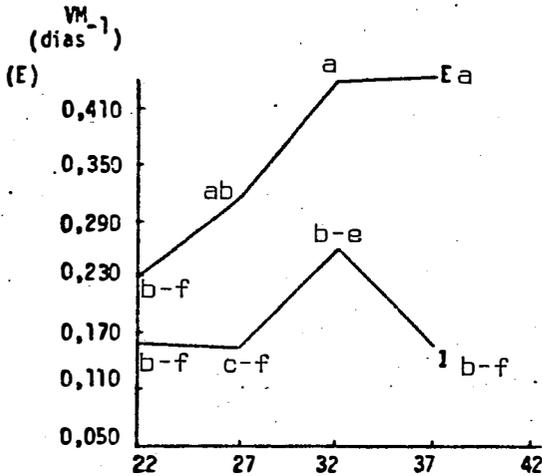
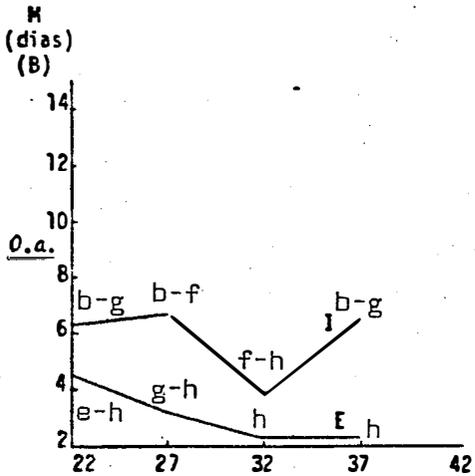
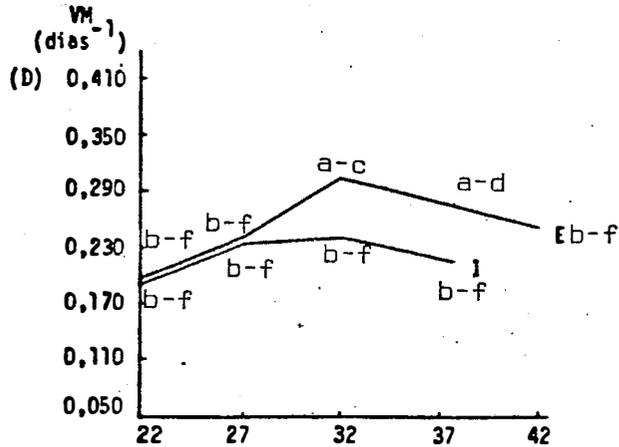


Fig. 5.1.3. Efeito da temperatura sobre M e Vm dentro de espécie e de imersão. As escalas verticais nos gráficos da mesma variável são iguais. Letras iguais representam médias não significativamente diferentes. Em alguns casos, mostram-se intervalos de letras.

Apesar de os dados sobre temperatura do solo nos habitats de *Oryzae* selvagens serem praticamente inexistentes, pode-se tentar explicar as diferenças entre as temperaturas ótimas com as diferenças de habitat. *O. glumaepatula* habita partes mais profundas dos rios e lagos, com águas mais perenes; a chance de as sementes germinarem dentro d'água, que mantém uma temperatura mais baixa que a da terra, é provavelmente maior que a das outras espécies; assumindo-se que a temperatura ótima seja um caráter adaptativo, explica-se porque ela é mais baixa nessa espécie. As outras duas espécies habitam terrenos em média mais altos e, portanto, mais secos, onde a temperatura é mais alta. Mesmo dentro do grupo das tetraplóides, há uma diferenciação ambiental: *O. grandiglumis* habita regiões com menor período de seca, e tem temperatura ótima menor que a de *O. alta*.

A variável  $\sigma^2_t$  não apresentou muita variação no nível global, decrescendo gradualmente com o aumento da temperatura (fig. 5.1.2.). Em *O. alta* as médias de imersão são todas significativamente maiores que as de emersão, de acordo com a hipótese apresentada anteriormente. *O. grandiglumis* apresenta um inexplicável pico na combinação emersão-32°C.

Em síntese, o aumento da temperatura provoca um correspondente aumento da atividade metabólica das sementes até aproximadamente 37°C; a partir daí, a mortalidade de sementes cresce, a porcentagem das vivas que germinam diminui e o metabolismo desce a um nível de quase inatividade aos 42°C.

Tabela 5.1.3. Teste de Tukey para as médias de temperatura, em três níveis: global, dentro de imersão e dentro de espécie. Nível de significância de 0,05. Médias associadas à mesma letra não diferem significativamente. Nos casos em que não houve interação dispensaram-se as letras.

Tratamento	$N_V$	M	$IVE_R$	$V_M$	G	$\sigma_t^2$
22	40,6a	6,63a	0,147b	0,162c	92,43a	6,82ab
27	36,1ab	6,03a	0,167ab	0,198bc	90,53a	10,39a
32	35,3b	6,39a	0,203a	0,231ab	79,27a	8,55ab
37	25,7c	6,13a	0,176ab	0,232ab	63,77b	4,25b
42	17,0d	4,90b	0,000c	0,256a	0,41c	4,08b
d de Em.	22 39,7a	5,87a	0,166b	0,180d	96,24a	6,42
	27 37,0a	5,40ab	0,191b	0,221cd	92,48a	8,79
	32 37,3a	5,13ab	,245a	0,279bc	83,92a	9,30
	37 40,7a	3,95b	0,259a	0,303ab	80,24a	7,50
	42 12,7b	1,55c	0,000c	0,353a	0,00b	7,16
d de Im.	22 41,5a	7,38ab	0,128ab	0,143a	88,61a	7,22
	27 35,2ab	6,65b	0,144ab	0,176a	88,59a	11,99
	32 33,3b	7,63ab	0,161a	0,182a	74,63a	7,80
	37 10,7d	8,31a	0,093b	0,160a	47,31b	1,00
	42 21,3c	8,25a	0,000c	0,160a	0,83c	1,00
d de <i>O.gi</i>	22 36,5a	5,43a	0,166a	0,187a	94,59a	11,03ab
	27 43,0a	4,04ab	0,187a	0,254b	85,30ab	19,47a
	32 42,7a	4,00ab	0,213a	0,263ab	79,54ab	12,02ab
	37 22,0b	4,21ab	0,180a	0,269ab	60,82b	4,26b
	42 25,2b	3,42b	0,000b	0,345a	1,25c	4,0b
d. de <i>O.ai</i>	22 45,0a	5,55a	0,168b	0,186c	96,51a	6,37a
	27 40,2ab	5,40a	0,195b	0,225bc	92,40a	6,83a
	32 47,0a	3,17b	0,297a	0,343a	99,46a	2,13a
	37 33,2b	4,23ab	0,262a	0,302ab	94,89a	1,95a
	42 24,7c	4,15ab	0,000c	0,302ab	0,00b	1,95a
d. de <i>O.gr</i>	22 40,2a	8,89bc	0,106a	0,112a	86,19a	3,06a
	27 25,0b	8,64bc	0,119a	0,116a	93,90a	4,88a
	32 16,2c	11,98a	0,099a	0,087a	58,81b	11,50a
	37 21,7bc	9,95b	0,086a	0,125a	35,61b	6,54a
	42 1,0d	7,12c	0,000b	0,122a	0,000c	6,30a

### C) Diferenças entre espécies.

Todas as variáveis apresentaram diferenças significativas entre espécies (tab. 5.1.1.); as interações espécie\*temperatura foram também todas significativas; e as interações espécie\*imersão só não foram significativas para Nv. Por outro lado, quase todas as interações triplas foram não significativas, razão pela qual analisaremos principalmente as duplas.

Nv e G. O padrão de sobrevivência foi o seguinte: *O. alta* > *O. glumaepatula* > *O. grandiglumis*, sem alterações dentro de imersão ou emersão. Nota-se na tabela 5.1.4. que, dentro de temperaturas, *O. glumaepatula* e *O. alta* só diferiram a 22 e a 37°C (aliás, ocorreram várias discrepâncias aparentemente inexplicáveis a esta última temperatura, o que nos faz suspeitar de uma inusual heterogeneidade na qualidade das sementes que participaram desses tratamentos); a diferença mais acentuada é realmente entre *O. grandiglumis* e as restantes. Como será observado novamente na secção seguinte, de morfometria, *O. grandiglumis* parece não depender tão fortemente da reprodução seminal como as outras duas espécies. O próprio aspecto externo das sementes levava a crer que a sua viabilidade era menor, o que acabou se confirmando na análise da porcentagem de germinação. Globalmente, foi a porcentagem mais baixa. Dentro de temperaturas, as três espécies comportaram-se homogeneamente a 22°C (a temperatura ótima de *O. glumaepatula*) e a 27°C (a temperatura ótima de *O. grandiglumis*), assim como a 42°C, quando a germinação praticamente cessou. As diferenças surgiram a 32°C e principalmente a 37°C, em que cada espécie foi diferente da outra.

Velocidade de germinação. O tempo mediano de germinação separou as espécies em dois grupos bastante distintos, tanto em nível global como dentro de imersão ou dentro de temperatura: em um, *O. grandiglumis*, mais lenta; no outro, as restantes. IVer não as separou de forma tão nítida, mas mesmo assim é possível perceber que *O. grandiglumis* é mais lenta também por este critério. A velocidade mediana, em concordância quase perfeita com o tempo mediano, separou os mesmos dois grupos, ainda que, dentro de algumas combinações de fatores, *O. alta* e *O. glumaepatula* tenham apresentado diferenças.

$\sigma^2_t$  A variância do tempo de germinação não mostrou padrões nítidos nem separação de grupos coerente; de maneira geral, *O. glumaepatula* apresentou maiores valores, refletindo talvez a maior amplitude geográfica da coleta e da própria distribuição da espécie; com bases em dados climatológicos e relatos da população local, há razões para crer-se que *O. glumaepatula* divide-se em ecótipos, cada qual, certamente utilizando uma estratégia evolutiva diferente, o que deve-se refletir na variação da variância do tempo de germinação assim como na variação da velocidade e da sobrevivência.

### Dormência

Uma comparação dos nossos resultados com os obtidos por ELLIS *et al* (1983) para *O. sativa* pode ser apenas aproximada, pois nos experimentos desses autores, as sementes eram submetidas a testes de germinação logo após a colheita, de modo que se avaliava a dormência inicial. Aqui os experimentos foram realizados cerca de 11 meses após a coleta, de modo que o fenômeno da pós-maturação descrito por LEOPOLD *et al* (1988) pode ter ocorrido.

Tabela 5.1.4. Teste de Tukey para as médias de espécies, em três níveis: global, dentro de imersão e dentro de temperatura. Nível de significância de 0,05. Médias associadas à mesma letra não diferem significativamente. Nos casos em que não houve interação, dispensaram-se as letras.

Tratamento	$N_V$	M	$IVE_R$	$V_M$	G	$\sigma_t^2$
<i>O. gl.</i>	33,90b	4,22b	0,149b	0,263a	64,30b	10,15a
<i>O. alta</i>	38,05a	4,50b	0,184a	0,271a	76,65a	3,84b
<i>O. gr.</i>	20,85c	9,32a	0,082c	0,113b	54,90b	6,45ab
d. de Im.	<i>O. gl</i> 32,40 <i>O. a</i> 35,00 <i>O. gr</i> 17,80	4,58c 6,10b 12,24a	0,136a 0,125a 0,054b	0,238a 0,170b 0,085c	63,41a 73,95a 42,62b	10,63a 6,67a 0,09b
d. de Em.	<i>O. gl</i> 35,40 <i>O. a</i> 41,10 <i>O. gr</i> 23,90	3,85b 2,90b 6,39a	0,162b 0,243a 0,110c	0,288b 0,373a 0,140c	65,19b 79,35a 67,19ab	9,68a 1,02b 12,81a
d. de 22°C	<i>O. gl</i> 36,50b <i>O. a</i> 45,0a <i>O. gr</i> 40,25ab	5,43b 5,55b 8,89a	0,166a 0,168a 0,106b	0,187a 0,186a 0,113b	94,59a 96,51a 86,19a	11,03a 6,37a 3,06a
d. de 27°C	<i>O. gl</i> 43,00a <i>O. a</i> 40,25a <i>O. gr</i> 25,00b	4,04b 5,40b 8,64a	,187a 0,195a 0,119b	0,254a 0,225a 0,116b	85,3a 92,40a 93,90a	19,47a 6,83b 4,88b
d. de 32°C	<i>O. gl</i> 42,75a <i>O. a</i> 47,00a <i>O. gr</i> 16,25b	4,00b 3,17b 11,98a	0,213b 0,297a 0,099c	0,263b 0,343a 0,087c	79,54ab 99,46a 58,81b	12,02a 2,13b 11,50a
d. de 37°C	<i>O. gl</i> 22,00b <i>O. a</i> 33,25a <i>O. gr</i> 21,75	4,21b 4,23b 9,95a	0,180b 0,262a 0,086c	0,269a 0,302a 0,125b	60,82b 94,89a 35,61c	4,26a 1,95a 6,54a
d. de 42°C	<i>O. gl</i> 25,25a <i>O. a</i> 24,75a <i>O. gr</i> 1,00b	3,42b 4,15b 7,12a	0,000a 0,000a 0,00a	0,345a 0,302a 0,122b	1,25a 0,00a 0,00a	4,00a 1,95a 6,30a

a) *O. alta*

A figura 5.1.1. mostra que, tanto com como sem imersão, para as temperaturas de 22° a 37°C, *O. alta* pode ser considerada como não dormente (G > 80%); a 42°C, a que a germinação cai quase a zero, 4 hipóteses podem ser propostas: a) essa temperatura não consegue quebrar a dormência em regime constante; b) ela quebra a dormência em tratamento de poucos dias, mas inibe a germinação propriamente dita nos dias subsequentes, reduzindo inclusive a sobrevivência das sementes (fig. 5.1.1.-E); c) as sementes já haviam perdido a dormência e a temperatura de 42°C induziu dormência secundária e d) as sementes já haviam perdido a dormência, a temperatura de 42°C não é favorável à germinação e ainda reduziu a sobrevivência. Como a dormência não foi avaliada desde o início, a escolha de qualquer uma das hipóteses é altamente especulativa, mas a mais plausível é a última. Em *O. sativa*, uma gama de temperaturas constantes que vai de 20°C a 34°C abrange as temperaturas ótimas para a quebra de dormência. Se *O. alta* tiver características fisiológicas semelhantes (do que não temos, aliás, nenhuma garantia), será aceitável supor que as sementes estavam realmente com uma alta taxa de dormência e as temperaturas testadas quebram a dormência assim como ainda promovem, com exceção da de 42°C, a germinação subsequente.

b) *O. grandiglumis*

O padrão de germinação em *O. grandiglumis*, espécie estreitamente relacionada a *O. alta*, é levemente diferente. Apenas as temperaturas de 22°C e 27°C foram capazes de promover mais de 80% de germinação; ou seja quebrar completamente a dormência, embora a 32°C e a 37°C, sem imersão, a germinação tenha chegado bem próximo disso (78% e 71%,

respectivamente) (fig. 5.1.1.(C)). Valem, portanto, para as temperaturas de 32°C, 37°C e 42°C as mesmas hipóteses sugeridas no item anterior apenas para 42°C. A anoxia provocada pela imersão também teve o efeito de retardar a quebra de dormência. A 37°C, a imersão reduziu a germinação de 71% a zero e a 42°C já não se verificou nenhuma germinação com qualquer dos regimes. À temperatura de 32°C, que não conseguiu quebrar totalmente a dormência nem sem imersão, a variância dos tempos de germinação (fig 5.1.2.(C)) indica uma maior heterogeneidade na quebra de dormência entre as sementes não imersas. Sob imersão, a variância é baixíssima até 32°C, daí em diante sendo impossível de calcular, o que sugere que, quando a dormência é superada, a germinação ocorre ao mesmo tempo. Talvez no caso de *O. grandiglumis* a variância quase nula sob imersão seja consequência da diminuição drástica do próprio número de sementes vivas a 32° e a 37°C.

c) *O. glumaepatula*

*O. glumaepatula* é parente próxima da espécie que originou *O. sativa* na Ásia, portanto a comparação dos resultados referentes a ela com a literatura sobre a cultivada e sobre *O. glumaepatula* asiática é menos arriscada.

A 22°C e 27°C, pode-se considerar que *O. glumaepatula* tenha perdido a dormência (fig. 5.1.1.(A)). A temperatura de 32°C sem imersão permite um pouco mais de 80% de germinação e, com imersão, um pouco menos, de modo que se pode considerar também essa temperatura eficiente na superação da dormência. A 37°C e a 42°C a germinação já não alcança os 80%. O gráfico de  $N_v$  é desconcertante na temperatura de 37°C, em que a variável sofre uma redução brusca para depois voltar a um nível superior a 42°C. Isto talvez se deva a algum problema de heterogeneidade da amostra testada,

como já notamos. Novamente, as hipóteses propostas no item (a) acima também podem ser válidas para *O. glumaepatula* no tocante ao efeito da temperatura sobre a quebra da dormência.

As temperaturas que quebram a dormência em *O. glumaepatula*, 22°C a 32°C, estão incluídas no intervalo de temperaturas em que, em *O. sativa*, ocorre germinação (10°C - 42°C), e mesmo naquele das temperaturas constantes ótimas (16°C - 38°C) para a quebra de dormência.

Populações selvagens de *O. glumaepatula* requereram, em média, de 82,50 (intermediárias), a 137,65 (formas anuais) dias para que a "atividade de germinação" a 25°C, alcançasse 40% (MORISHIMA *et al.*, 1961, citada por OKA, 1988). As formas perenes requereram 111,43 dias em média, confirmando a tendência de as formas habitando ambientes estáveis terem dormência menos acentuada. "A atividade de germinação" não é sinônimo de porcentagem de germinação, mas uma combinação entre esta e o tempo médio de germinação. O tempo necessário para a atividade de germinação alcançar 40% não pode ser, portanto, exatamente comparado com o tempo necessário para a porcentagem de germinação alcançar 50%, ou seja, o tempo mediano, que foi calculado em nosso trabalho. Grosseiramente, no entanto, talvez valha a pena comparar os dois conjuntos de dados. O tempo mediano de *O. glumaepatula* sem imersão a 27°C (a mais próxima de 25°C) foi de 4,4 dias, muito menos do que o requerido no experimento citado (fig. 5.1.3.(A)). Portanto, o intervalo de tempo decorrido entre a coleta das sementes e a instalação do experimento, de aproximadamente 1 ano, foi talvez responsável pela quebra de dormência de uma parte considerável das sementes. A dormência de uma parte das restantes foi superada pelas temperaturas de 22°C a 32°C e a da outra parte possivelmente seria superada com a aplicação dos tratamentos propostos por ELLIS *et al.* (1983) ou PETRUZZELLI (1988).

## 5.2. Ensaio de caracterização morfo-fenológica.

### 5.2.1. Análise univariada

A seguir, da figura 5.2.1. à 5.2.19., são apresentados gráficos para cada uma das variáveis medidas, que mostram a dispersão dos dados dentro de cada população (mas não a distribuição das frequências) e as médias de população. As populações estão agrupadas nos eixos das abscissas na seguinte ordem: *O. glumaepatula*, *O. alta*, *O. grandiglumis* e *O. sativa*. Dentro de cada espécie, as populações estão dispostas em ordem geográfica. O sentido esquerda-direita corresponde no mapa ao sentido leste-oeste, ou foz-nascente do rio Amazonas, de modo a permitir evidenciar mais claramente possíveis clines geográficos. Acima de cada gráfico estão os agrupamentos do teste de Tukey, em cada linha horizontal (às vezes incluindo pontos isolados). Do lado esquerdo dos gráficos, são mostrados os resultados da análise de variância para regressão linear em *O. glumaepatula* e no grupo tetraplóide separadamente: os  $F$ 's de regressão e do desvio e os coeficientes de regressão ( $b$ ). As médias e desvios-padrões populacionais dos 37 caracteres estão listados na tabela 5.2.1. e os máximos e mínimos desses caracteres nas três espécies estão listados na tabela 5.2.2.

Tabela 5.2.1. Médias e desvios-padrão populacionais de 37 caracteres em 19 populações selvagens de *Dryza*.

Esp.	Pop.	CLB(cm)		LL(cm)		RCLL		CLG(cm)	
		m	σ	m	σ	m	σ	m	σ
<i>D. gp.</i>	6.14.	24,91	4,04	0,77	0,11	32,90	5,97	1,39	0,32
	6.16.	25,87	5,55	0,62	0,11	40,97	7,36	1,53	0,60
	5.1.	23,87	5,10	0,74	0,19	33,05	7,90	1,35	0,31
	4.10.A.	28,39	4,29	0,67	0,09	42,82	6,25	1,59	0,35
	4.9.	18,74	5,21	0,59	0,10	31,92	7,54	1,10	0,34
	4.8.	15,63	3,98	0,63	0,08	24,79	4,57	1,03	0,31
	4.7.	20,14	5,11	0,70	0,09	28,88	6,55	1,42	0,42
	4.3.	15,52	4,56	0,65	0,08	23,85	6,31	1,23	0,38
	3.2.	14,10	2,65	0,74	0,05	19,23	3,73	1,23	0,26
<i>D. al.</i>	4.11.A.	39,92	6,05	1,42	0,19	28,17	3,61	0,40	0,06
	4.12.	38,22	5,45	1,38	0,22	28,56	4,72	0,34	0,08
	4.1.	40,84	5,64	1,47	0,10	27,99	4,65	0,44	0,10
	4.13.	37,96	6,86	1,25	0,12	30,36	4,35	0,36	0,07
	4.4.	37,28	10,73	1,45	0,33	25,18	4,77	0,40	0,14
	<i>D. gg.</i>	6.12.	37,68	6,12	1,78	0,20	21,32	3,15	0,40
6.10.		38,14	5,40	1,72	0,30	22,99	6,02	0,37	0,08
6.9.		32,90	4,03	1,86	0,36	18,02	2,45	0,33	0,07
6.8.1.		38,19	3,48	1,82	0,33	21,44	3,36	0,34	0,08
6.6.		34,04	4,93	1,66	0,31	20,69	3,63	0,44	0,20

Tabela 5.2.1. (Cont.) Médias e desvios-padrão populacionais de 37 caracteres em 19 populações selvagens de *Oryza*.

Esp.	Pop.	LC(mm)		NF		NC		CC(cm)	
		m	$\sigma$	m	$\sigma$	m	$\sigma$	m	$\sigma$
<i>O.gp.</i>	6.14.	2,05	0,62	108,44	27,13	21,56	5,48	46,43	19,68
	6.16.	2,79	1,51	178,70	69,58	34,20	11,53	35,80	11,52
	5.1.	2,84	0,69	124,08	61,70	21,92	7,62	38,12	13,76
	4.10.A.	2,98	0,71	137,60	41,08	26,80	9,09	53,75	6,97
	4.9.	2,27	0,63	168,38	62,90	33,64	12,25	32,75	12,09
	4.8.	2,38	0,27	100,25	34,07	25,00	6,87	25,97	4,10
	4.7.	2,93	1,09	166,21	71,26	29,71	17,26	34,61	15,51
	4.3.	2,55	0,70	181,55	59,74	39,27	13,24	21,08	5,74
	3.2.	4,65	1,42	169,33	23,95	29,70	6,31	34,44	8,64
<i>O.al.</i>	4.11.A.	5,03	0,69	42,38	10,87	15,79	4,37	27,29	9,06
	4.12.	4,48	0,77	86,33	25,73	24,27	6,92	55,55	23,30
	4.1.	4,76	0,77	77,64	24,07	20,45	6,55	54,11	19,27
	4.13.	3,90	0,96	71,92	15,49	20,46	4,93	69,34	25,06
	4.4.	5,13	1,31	56,78	13,48	18,11	5,25	32,62	9,54
	<i>O.gg.</i>	6.12.	5,45	0,88	64,57	21,76	16,07	4,38	65,89
6.10.		5,17	0,78	57,67	14,66	15,22	4,15	64,23	23,84
6.9.		4,94	1,02	57,29	10,43	15,57	2,68	63,81	24,42
6.8.1.		5,51	0,84	37,00	6,87	12,47	3,52	28,45	9,46
6.6.		4,88	1,01	64,00	19,06	16,43	5,71	67,41	20,95

Tabela 5.2.1. (Cont.) Médias e desvios-padrão populacionais de 37 caracteres em 19 populações selvagens de *Oryza*.

Esp.	Pop.	NRC		IP		IC		CLL	
		m	$\sigma$	m	$\sigma$	m	$\sigma$	m	$\sigma$
<i>D.gp.</i>	6.14.	4,60	3,98	1,00	0,00	7,00	0,93	0,22	0,44
	6.16.	1,86	0,66	1,40	0,70	7,35	0,94	0,00	0,00
	5.1.	4,24	3,90	1,69	0,75	7,36	1,10	0,00	0,00
	4.10.A.	4,78	2,52	1,40	0,52	6,90	1,33	0,00	0,00
	4.9.	2,68	1,94	2,64	1,01	8,46	0,89	0,00	0,00
	4.8.	1,38	1,25	3,22	0,67	9,11	0,42	0,00	0,00
	4.7.	3,52	2,51	2,50	0,76	8,54	0,90	0,00	0,00
	4.3.	1,84	1,94	3,55	0,69	8,86	0,71	0,00	0,00
	3.2.	1,64	1,23	4,00	0,00	8,89	0,70	0,30	0,48
<i>D.al.</i>	4.11.A.	0,00	0,00	1,00	0,00	1,28	0,00	0,00	0,00
	4.12.	0,31	0,41	1,00	0,00	6,90	1,12	0,00	0,00
	4.1.	0,18	0,24	1,00	0,00	7,41	1,04	0,00	0,00
	4.13.	0,18	0,34	1,00	0,00	6,19	1,47	0,00	0,00
	4.4.	0,02	0,07	1,00	0,00	7,11	1,50	0,00	0,00
	<i>D.gg.</i>	6.12.	0,47	0,47	1,00	0,00	7,11	1,44	0,00
6.10.		0,47	0,67	1,00	0,00	6,44	1,07	0,00	0,00
6.9.		0,33	0,41	1,00	0,00	7,64	0,66	0,00	0,00
6.8.1.		0,00	0,00	1,00	0,00	6,77	0,86	0,00	0,00
6.6.		0,54	0,32	1,00	0,00	7,21	1,55	0,00	0,00

Tabela 5.2.1. (Cont.) Médias e desvios-padrão populacionais de 37 caracteres em 19 populações selvagens de *Oryza*.

Esp.	Pop.	CLBA		CLAU		CLFB(cm)		NPC	
		m	$\sigma$	m	$\sigma$	m	$\sigma$	m	$\sigma$
<i>O.gp.</i>	6.14.	0,44	0,53	0,00	0,00	10,83	2,00	2,20	1,16
	6.16.	0,20	0,42	0,00	0,00	10,92	2,92	1,32	0,45
	5.1.	0,15	0,38	0,15	0,55	10,45	2,37	1,73	1,03
	4.10.A.	0,00	0,00	0,00	0,00	10,84	2,13	1,88	0,58
	4.9.	0,71	0,83	0,00	0,00	9,68	2,23	1,72	0,98
	4.8.	0,33	0,50	0,00	0,00	8,26	2,08	1,04	0,28
	4.7.	0,71	0,73	0,00	0,00	9,35	3,06	2,00	0,88
	4.3.	0,00	0,00	0,00	0,00	7,27	1,75	1,25	0,77
	3.2.	1,30	0,67	0,10	0,32	7,58	1,71	1,27	0,42
<i>O.al.</i>	4.11.A.	0,00	0,00	0,00	0,00	-	-	0,00	0,00
	4.12.	0,00	0,00	0,00	0,00	31,77	2,79	0,13	0,18
	4.1.	0,00	0,00	0,00	0,00	14,05	1,45	0,09	0,14
	4.13.	0,00	0,00	0,00	0,00	13,33	4,78	0,15	0,22
	4.4.	0,00	0,00	0,00	0,00	-	-	0,00	0,00
<i>O.gg.</i>	6.12.	0,00	0,00	0,21	0,58	14,26	6,40	0,31	0,36
	6.10.	0,00	0,00	0,00	0,00	14,02	3,53	0,22	0,32
	6.9.	0,00	0,00	0,00	0,00	13,45	2,27	0,36	0,31
	6.8.1.	0,00	0,00	0,00	0,00	-	-	0,00	0,00
	6.6.	0,00	0,00	0,00	0,00	13,45	3,97	0,31	0,23

Tabela 5.2.1. (Cont.) Médias e desvios-padrão populacionais de 37 caracteres em 19 populações selvagens de *Oryza*.

Esp.	Pop.	NPP		NRP		NAP		NAPL	
		m	$\sigma$	m	$\sigma$	m	$\sigma$	m	$\sigma$
<i>O.gp.</i>	6.14.	18,38	11,51	2,50	0,82	31,67	5,44	216,5	141,2
	6.16.	13,30	8,69	2,09	0,88	10,67	4,90	138,2	78,5
	5.1.	17,00	10,17	2,67	1,11	16,14	6,12	248,9	187,3
	4.10.A.	16,60	5,18	2,54	0,57	13,22	3,79	226,3	117,1
	4.9.	19,08	10,17	2,15	0,60	11,51	3,15	237,0	140,8
	4.8.	15,22	12,05	1,90	0,96	9,95	5,05	142,9	106,2
	4.7.	18,64	8,19	1,76	0,70	10,55	4,05	221,8	122,8
	4.3.	25,00	17,26	1,14	0,61	7,29	2,68	195,5	192,5
	3.2.	33,20	14,53	1,71	0,82	11,14	5,56	385,4	97,3
<i>O.al.</i>	4.11.A.	0,07	0,27	5,00	-	33,00	-	2,4	8,8
	4.12.	1,44	0,73	8,49	7,38	28,10	14,48	41,1	18,8
	4.1.	1,25	0,50	5,00	4,24	22,25	24,39	42,0	52,3
	4.13.	1,57	0,97	3,50	0,71	19,00	0,00	19,0	0,0
	4.4.	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>O.gg.</i>	6.12.	1,90	0,74	9,21	5,52	73,36	65,45	145,2
6.10.	1,17	0,41	1,17	0,41	61,33	49,56	100,3	116,3	
6.9.	1,83	0,94	8,55	4,31	46,82	30,15	82,8	37,4	
6.8.1.	0,00	0,00	-	-	-	-	0,0	0,0	
6.6.	0,18	0,98	5,10	2,97	32,07	18,21	61,0	33,6	

Tabela 5.2.1. (Cont.) Médias e desvios-padrão populacionais de 37 caracteres em 19 populações selvagens de *Oryza*.

Esp.	Pop.	CES(cm)		LES(cm)		RCLE		CLE1	
		m	$\sigma$	m	$\sigma$	m	$\sigma$	m	$\sigma$
<i>O.gp.</i>	6.14.	0,91	0,07	0,30	0,00	3,04	0,23	0,42	0,04
	6.16.	0,86	0,07	0,25	0,04	3,58	0,34	0,39	0,03
	5.1.	0,90	0,06	0,30	0,00	2,99	0,21	0,43	0,07
	4.10.A.	0,90	0,05	0,22	0,13	3,09	0,31	0,44	0,06
	4.9.	0,89	0,06	0,29	0,02	3,13	0,26	0,40	0,05
	4.8.	0,89	0,08	0,30	0,01	2,98	0,21	-	-
	4.7.	0,91	0,06	0,29	0,01	3,07	0,21	0,43	0,05
	4.3.	0,88	0,04	0,30	0,01	2,96	0,23	0,39	0,05
	3.2.	0,79	0,03	0,29	0,03	2,80	0,46	0,27	0,05
<i>O.al.</i>	4.11.A.	-	-	-	-	-	-	-	-
	4.12.	0,73	0,05	0,25	0,05	2,97	0,56	0,46	0,07
	4.1.	0,77	-	0,23	-	3,44	-	0,45	0,04
	4.13.	0,85	-	0,28	-	3,17	-	0,50	0,16
	4.4.	-	-	-	-	-	-	0,49	0,04
	<i>O.gg.</i>	6.12.	0,82	0,09	0,38	0,06	2,27	0,48	0,86
6.10.		0,84	0,09	0,38	0,04	2,25	0,29	0,90	0,08
6.9.		0,77	0,07	0,36	0,04	2,18	0,22	0,81	0,06
6.8.1.		-	-	-	-	-	-	-	-
6.6.		0,78	0,04	0,40	0,01	2,00	0,15	0,91	0,06

Tabela 5.2.1. (Cont.) Médias e desvios-padrão populacionais de 37 caracteres em 19 populações selvagens de *Oryza*.

Esp.	Pop.	CLE2		DAR(mm)		CAR(cm)		CATR(mm)	
		m	$\sigma$	m	$\sigma$	m	$\sigma$	m	$\sigma$
<i>O.gp.</i>	6.14.	0,33	0,03	1,39	0,10	5,74	1,72	14,29	2,31
	6.16.	0,31	0,05	1,14	0,12	3,87	1,51	11,45	1,74
	5.1.	0,34	0,08	1,27	0,14	6,28	1,55	14,38	2,37
	4.10.A.	0,38	0,04	1,30	0,26	7,11	0,68	14,81	2,20
	4.9.	0,34	0,04	1,29	0,22	4,98	2,08	14,88	1,10
	4.8.	-	-	1,22	0,25	4,55	1,01	15,21	1,12
	4.7.	0,36	0,05	1,21	0,12	5,65	1,94	15,69	1,64
	4.3.	0,35	0,04	1,30	0,24	5,86	0,58	15,49	1,63
	3.2.	0,26	0,04	0,94	0,10	5,43	0,75	15,82	0,62
<i>O.al.</i>	4.11.A.	-	-	-	-	-	-	-	-
	4.12.	0,42	0,04	0,99	0,22	3,74	-	15,77	2,45
	4.1.	0,39	0,05	0,00	-	1,53	-	-	-
	4.13.	0,47	0,14	0,95	0,07	2,48	-	12,4	-
	4.4.	0,44	0,05	0,00	-	-	-	-	-
	<i>O.gg.</i>	6.12.	0,80	0,07	0,95	0,17	0,58	0,27	17,09
6.10.		0,86	0,08	0,90	-	0,39	0,34	14,57	1,23
6.9.		0,78	0,05	0,90	-	0,08	0,15	12,84	2,32
6.8.1.		-	-	-	-	-	-	-	-
6.6.		0,86	0,05	0,80	0,10	0,77	0,36	12,28	1,16

Tabela 5.2.1. (Cont.) Médias e desvios-padrão populacionais de 37 caracteres em 19 populações selvagens de *Oryza*.

Esp.	Pop.	CE(mm)		CLES		CLAR		CP(cm)	
		m	$\sigma$	m	$\sigma$	m	$\sigma$	m	$\sigma$
<i>O.gp.</i>	6.14.	9,02	1,17	1,00	1,15	0,86	1,07	9,69	4,03
	6.16	7,39	0,86	0,40	0,89	0,44	0,88	7,66	2,81
	5.1.	8,68	1,81	2,00	0,00	0,50	0,53	7,85	1,92
	4.10.A.	9,01	0,15	0,29	0,76	0,40	0,70	8,13	1,24
	4.9.	9,24	1,63	2,00	0,00	0,62	0,65	6,31	1,68
	4.8.	9,45	1,43	2,00	0,00	0,25	0,71	5,98	3,07
	4.7.	9,69	0,12	2,00	0,00	1,08	0,95	6,05	1,63
	4.3.	9,50	1,67	0,73	1,01	0,60	0,97	4,40	0,98
	3.2.	7,90	0,52	1,80	0,63	1,50	0,53	4,97	1,12
<i>O.al.</i>	4.11.A.	-	-	-	-	0,00	0,00	8,10	-
	4.12.	11,97	1,35	0,00	0,00	0,33	0,82	10,36	5,78
	4.1.	-	-	-	-	0,00	0,00	10,17	7,59
	4.13.	17,50	-	0,00	0,00	0,00	0,00	11,05	4,31
	4.4.	-	-	-	-	-	-	-	-
	4.5.	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>O.gg.</i>	6.12.	14,52	1,20	0,00	0,00	1,33	1,15	15,87	7,61
	6.10.	13,82	2,10	-	-	0,00	-	13,67	4,72
	6.9.	14,66	1,91	0,00	0,00	1,20	1,10	10,57	2,85
	6.8.1.	-	-	-	-	0,00	0,00	-	-
	6.6.	17,63	3,91	0,00	0,00	1,33	1,15	10,77	2,80

Tabela 5.2.1. (Cont.) Médias e desvios-padrão populacionais de 37 caracteres em 19 populações selvagens de *Oryza*.

Esp.	Pop.	DPE(dias)		NDF(dias)		AMF(dias)	
		m	$\sigma$	m	$\sigma$	m	$\sigma$
<i>O. gp.</i>	6.14.	9,56	3,88	175,63	50,97	112,9	72,34
	6.16.	8,18	1,83	166,1	15,86	129,0	76,73
	5.1.	7,33	1,72	150,5	18,19	79,6	55,93
	4.10.A.	7,70	1,16	163,5	5,85	136,8	56,61
	4.9.	8,43	2,47	160,2	13,46	127,1	57,49
	4.8.	9,00	1,93	113,4	9,88	125,6	57,37
	4.7.	7,27	1,03	172,4	47,11	147,4	51,96
	4.3.	8,92	1,68	150,1	13,43	121,5	53,96
	3.2.	7,56	2,19	130,1	4,78	150,1	84,85
<i>O. al.</i>	4.11.A.	10,79	3,12	-	-	-	-
	4.12.	9,87	1,68	175,9	17,63	5,67	11,70
	4.1.	9,67	2,69	192,7	8,92	4,7	9,50
	4.13.	9,57	1,65	188,0	16,06	4,14	10,96
	4.4.	9,00	1,78	-	-	-	-
<i>O. gg.</i>	6.12.	10,00	2,56	154,4	8,78	14,30	14,83
	6.10.	9,78	2,64	173,8	14,72	1,8	4,49
	6.9.	9,67	2,41	167,1	25,01	18,3	28,11
	6.8.1.	8,0	2,17	-	-	-	-
	6.6.	10,00	1,51	167,7	12,39	14,17	19,17

Tabela 5.2.i. (Cont.) Médias e desvios-padrão populacionais de 37 caracteres em 19 populações selvagens de *Orvza*.

Esp.	Pop.	DDF(dias)		DMF(dias)	
		m	$\sigma$	m	$\sigma$
<i>O.gp.</i>	6.14.	36,80	20,53	217,8	37,12
	6.16.	47,42	26,61	210,7	29,22
	5.1.	27,80	15,03	181,0	30,64
	4.10.A.	41,35	17,77	203,8	16,34
	4.9.	127,15	57,49	211,7	21,38
	4.8.	41,24	15,41	177,8	23,99
	4.7.	147,43	51,96	238,1	33,06
	4.3.	38,30	11,18	200,9	13,21
	3.2.	51,56	31,20	200,9	55,47
<i>O.al.</i>					
4.11.A.	-	-	-	-	-
4.12.	3,28	6,54	178,8	17,95	
4.1.	3,36	6,72	195,1	8,49	
4.13.	2,39	6,33	190,8	14,21	
4.4.	-	-	-	-	-
<i>O.gg.</i>	6.12.	8,62	8,13	161,4	11,28
	6.10.	1,30	3,18	174,7	13,09
	6.9.	10,77	14,65	177,0	15,87
	6.8.1.	-	-	-	-
	6.6.	7,31	10,17	175,5	9,94

1.CLB- Comprimento do limbo (Fig. 5.2.1). *O. glumaepatula* apresenta comprimentos de limbo menores que os das espécies tetraplóides e similares aos de *O. sativa*. Entretanto, ocorre intersecção nos intervalos de variação de todas as espécies. Conseqüentemente, esta variável não tem tanto valor discriminatório num sistema monotético de classificação. Há um cline altamente significativo dentro de *O. glumaepatula*, em que os valores aumentam a montante; o menor tamanho das folhas nas regiões sujeitas a períodos de seca mais prolongados pode ser interpretado como uma defesa contra a evaporação. De modo geral, existe grande variabilidade em todas as espécies com relação a esse caráter, inclusive variabilidade intra-populacional. O F de desvios também é altamente significativo, indicando que outros fatores além de PTJMS devem estar interferindo na distribuição da variabilidade interpopulacional.

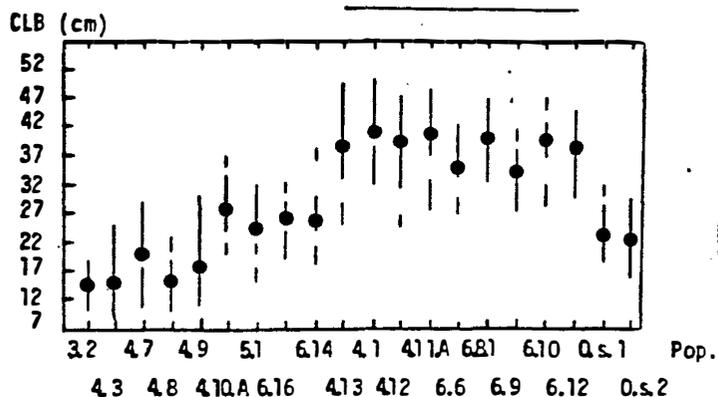
O coeficiente de regressão das tetraplóides (b) é negativo, o que parece incoerente com o cline de *O. glumaepatula*; no entanto, o  $F_{reg}$  é quase não significativo. As possíveis razões para esta incoerência serão discutidas no item "Variação clinal".

2.LL- Largura de limbo (Fig. 5.2.1). As larguras de limbo em *O. glumaepatula* são claramente menores que nas espécies tetraplóides (o teste de Tukey as separa completamente), com pouca intersecção, o que vem justificar o nome *latifolia* dado ao complexo das espécies tetraplóides sul-americanas, e à espécie *O. latifolia*, em particular. Este caráter, portanto, parece mais útil taxonomicamente. Em *O. glumaepatula* não se percebe nenhum cline

( $F_{reg}$  n. sign.,  $b=0$ ) mas nas tetraplóides ele é acentuado e, aparentemente, a única causa importante de variação. As folhas de *O. grandiglumis* são mais largas que as de *O. alta* (o teste de Tukey as separa quase perfeitamente), o que se coaduna com o ambiente mais úmido da primeira, mas a intersecção é muito grande, impedindo que este carácter seja usado com eficiência na identificação das duas espécies. Há menos variação inter e intra-populacional em *O. glumaepatula* e *O. sativa* do que nas tetraplóides.

3.RCLL- Razão Comprimento/Largura de Limbo (Fig. 5.2.2.). Esta variável dá uma idéia de quão lineariforme é uma folha. Praticamente toda a variabilidade das tetraplóides e de *O. sativa* está contida na de *O. glumaepatula*. Verifica-se um significativo cline geográfico em *O. glumaepatula*, as folhas ficando menos lineariformes rumo à foz, o que é difícil de explicar. As folhas de regiões mais secas tendem a ser mais lineares. Em gramíneas isso é patente: as folhas de bambus umbrófilos são lanceoladas e as de espécies heliófilas, lineares. Nas tetraplóides, nota-se um cline acentuado, mas na direção oposta, coerente com a variação ambiental. As RCLL's de *O. alta* são em média maiores que as de *O. grandiglumis*, mas ocorrem várias intersecções nos agrupamentos de Tukey, que também envolvem as populações diplóides, de modo que o carácter não é adequado para a discriminação taxonômica.

O.p. :  
 $F_{reg} = 34,027^*$   
 $F_{desv} = 10,149^*$   
 O.a. e O.g. :  
 $F_{reg} = 5,023^*$   
 $F_{desv} = 0,866^{n.s.}$



O.p. :  
 $F_{reg} = 3,140^{n.s.}$   
 $F_{desv} = 3,213^*$   
 O.a. e O.g. :  
 $F_{reg} = 52,817^*$   
 $F_{desv} = 1,442^{n.s.}$

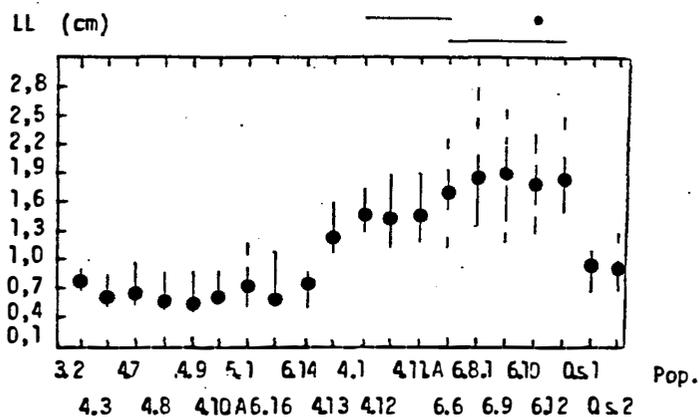


Fig. 5.2.1. Distribuição dos valores do Comprimento de Limbo (CLB, em cima) e da Largura de Limbo (LL, em baixo) em 20 materiais. De 3.2 a 6.14, *O. glumaepatula*; de 4.13 a 4.11.A, *O. alta*; de 6.6 a 6.12, *O. grandiglumis*; O.s. = *O. sativa*. A ordem é de leste (esquerda) para oeste (direita). Acima dos gráficos, os grupos formados pelo teste de Tukey; à sua esquerda, a análise de variância para regressão. Os círculos pretos indicam os pontos médios de cada população.

4.CLG- Comprimento de Lígula (Fig. 5.2.2.). Embora haja uma leve intersecção entre os valores de *O. glumaepatula* e os das tetraplóides, a distinção entre os dois grupos fica bastante clara pelo teste de Tukey: *O. glumaepatula* tem lígulas maiores que as de *O. alta* e *O. grandiglumis*. As lígulas de *O. sativa* variaram de 0,45 a 1,25 cm. Mais que o comprimento, a forma das lígulas é bem característica nos dois grupos: as de *O. glumaepatula* é triangular e alongada, com 1 ou 2 fissuras longitudinais e sem franjas; as das tetraplóides é truncada, mais larga que comprida, rasgada e franjada. Embora o CLG de *O. sativa* seja estatisticamente indistinguível do das tetraplóides, a forma nitidamente denota o seu parentesco com *O. glumaepatula*. Nota-se uma grande variabilidade intrapopulacional em *O. glumaepatula*, e muito pouca variabilidade nas tetraplóides, sendo impossível distinguir *O. alta* de *O. grandiglumis* com base nesta variável, ou identificar qualquer cline. Existe um suave cline em *O. glumaepatula*, os valores aumentando a montante, coerentemente junto com PTMS. A lígula, em *Oryza*, tem a função adaptativa de selar o espaço entre o colmo e a bainha, impedindo a entrada de água e de patógenos, e facilitando assim a flutuação, função essa também compartilhada pelas aurículas. Desse modo, a lígula pode estar envolvida na adaptação a habitats mais ou menos sujeitos à inundação. Como já afirmamos na discussão dos resultados do ensaios de germinação, há alguma evidência de que *O. glumaepatula* esteja mais fortemente adaptada a águas perenes que as tetraplóides, com o que se coadunaria o padrão ora apresentado de variação das lígulas. Aduza-se ainda o fato de que *O. glaberrima* e

*O. breviligulata* (aliás, como o próprio nome desta indica), adaptadas a habitats mais secos de savana, possuem lígulas pequenas. Esta hipótese no entanto deve ser encarada com as seguintes ressalvas: 1) Devem-se ainda obter evidências ecológicas *in loco* da referida diferença de habitats; 2) Deve-se verificar com mais detalhe a verdadeira influência do comprimento na eficiência seladora da lígula. De qualquer forma, se estiver correta, explica pelo menos parcialmente ( $F_{desv}$  sign.) a variação em *O. glumaepatula*.

5.LC- Largura de Colmo (Fig. 5.2.3.). A amplitude de variação da largura do colmo em *O. glumaepatula* abrange quase que totalmente as das outras espécies, mas, em média, os colmos de *O. glumaepatula* são mais finos que os das tetraplóides; o teste de Tukey não as separa nitidamente. A amplitude em *O. sativa*, de 2,50 a 5,25 mm, está contida na de *O. glumaepatula*. Devido à razoável intersecção entre as amplitudes nas espécies, o carácter não é muito adequado à discriminação taxonômica; tampouco a forma o é. Além disso, o colmo está totalmente, ou quase, oculto pelas bainhas das folhas, de modo que estas é que conferem a aparência exterior do eixo da planta. A forma das bainhas é bem mais característica de cada grupo de espécies. Em corte transversal, as bainhas de *O. glumaepatula* têm forma ogival, ao passo que as bainhas das tetraplóides são cilíndricas, o que as distingue quase que inequivocamente.

O.p.:

$$F_{reg} = 23,889^*$$

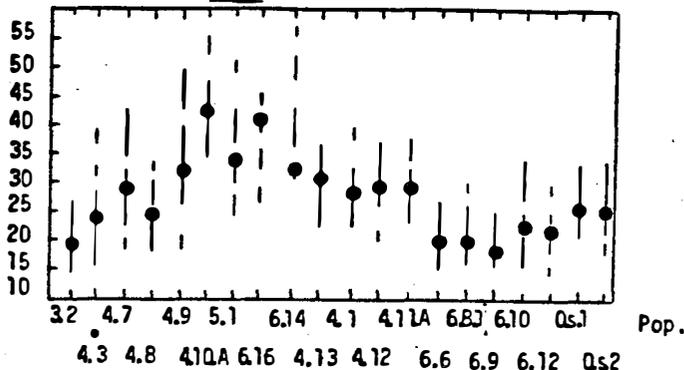
$$F_{desv} = 12,292^*$$

O.a. e O.g.:

$$F_{reg} = 65,401^*$$

$$F_{desv} = 0,864^{n.s.}$$

RCLL



O.p.:

$$F_{reg} = 8,603^*$$

$$F_{desv} = 3,854^*$$

O.a. e O.g.:

$$F_{reg} = 0,116^{n.s.}$$

$$F_{desv} = 2,045^{n.s.}$$

CLG (cm)

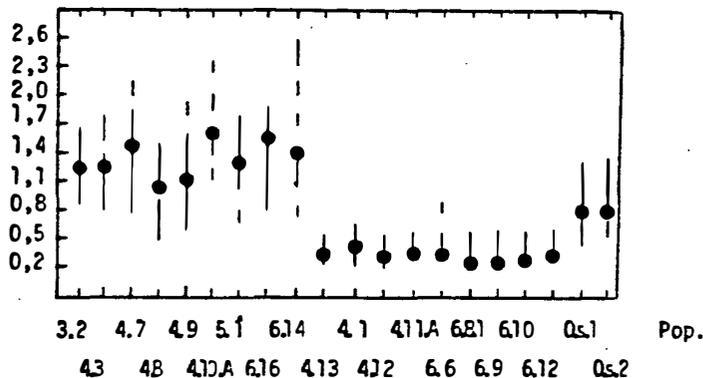
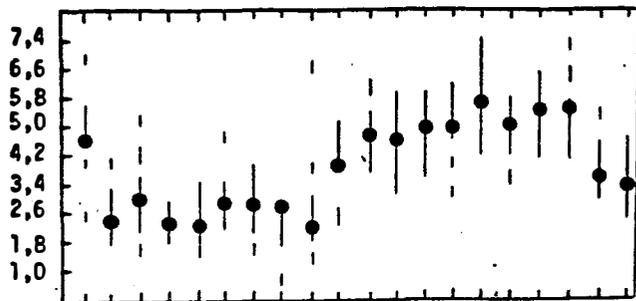


Fig. 5.2.2. Distribuição dos valores da Razão Comprimento/Largura de Limbo (RCLL, em cima) e do Comprimento de Lígula (CLG, em baixo) em 20 materiais. De 3.2 a 6.14, *O. glumaepatula*; de 4.13 a 4.11.A, *O. alta*; de 6.6 a 6.12, *O. grandiglumis*; Q.s.= *O. sativa*. A ordem é de leste (esquerda) para oeste (direita). Acima dos gráficos, os grupos formados pelo teste de Tukey; à sua esquerda, a análise de variância para regressão. Os círculos pretos indicam os pontos médios de cada população.

O.p.:  
 $F_{reg} = 2,343^{n.s.}$   
 $F_{desv} = 6,284^*$   
O.a. e O.g.:  
 $F_{reg} = 13,459^*$   
 $F_{desv} = 1,047^{n.s.}$

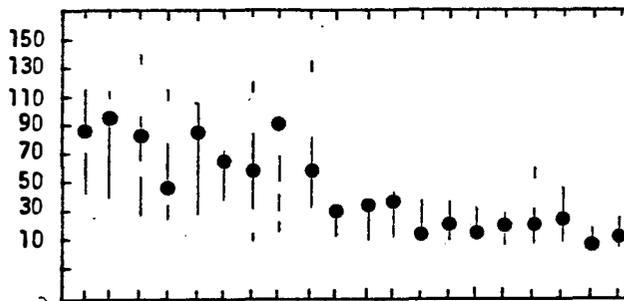
LC (mm)



Pop.  
 3.2 4.7 4.9 5.1 6.14 4.1 4.11A 6.81 6.10 Os1  
 4.3 4.8 4.10A 6.16 4.13 4.12 6.6 6.9 6.12 Os2

O.p.:  
 $F_{reg} = 4,318^*$   
 $F_{desv} = 1,669^{n.s.}$   
O.a. e O.g.:  
 $F_{reg} = 8,088^*$   
 $F_{desv} = 0,775^{n.s.}$

NF



Pop.  
 3.2 4.7 4.9 5.1 6.14 4.1 4.11A 6.81 6.10 Os1  
 4.3 4.8 4.10A 6.16 4.13 4.12 6.6 6.9 6.12 Os2

Fig. 5.2.3. Distribuição dos valores da Largura de Colmo (LC, em cima) e do Número de folhas (NF, embaixo), em 20 materiais. De 3.2 a 6.14, *O. glumaepatula*; de 4.13 a 4.11.A, *O. alta*; de 6.6 a 6.12, *O. grandiglumis*; O.s. = *O. sativa*. A ordem é de leste (esquerda) para oeste (direita). Acima dos gráficos, os grupos formados pelo teste de Tukey; à sua esquerda, a análise de variância para regressão. Os círculos pretos indicam os pontos médios de cada população.

Em *O. glumaepatula*, a regressão linear não é significativa; outros fatores não identificados causam a variação. Já nas tetraplóides, altos valores de PTMS, ou seja, águas mais perenes, parecem estar associados a maiores larguras de colmo, indicativas do vigor esperado de plantas de ambientes onde a seleção dependente de densidade tem maior importância. O cline evidenciado é, pois ecologicamente coerente.

6.NF- Número total de folhas por planta (Fig. 5.2.3.).

*O. glumaepatula* tem mais folhas, em média, que as tetraplóides, mas estas, por sua vez, as têm maiores, o que de certa forma contrabalança aquele efeito no cômputo da massa foliar (que infelizmente não foi medida). O teste de Tukey não separa perfeitamente as tetraplóides da diplóide; há uma região de sobreposição que corresponde às populações do Médio Amazonas. As tetraplóides são completamente indistinguíveis. A variabilidade intrapopulacional em *O. glumaepatula* é bastante grande, como se pode verificar no gráfico, em contraste com a reduzida variabilidade intrapopulacional das tetraplóides. De qualquer modo, este não é um bom caráter para a identificação de espécimes, pois, além da intersecção entre os grupos de espécies, em nenhum momento da vida da planta podem-se encontrar todas as folhas simultaneamente; elas se sucedem durante o ciclo vital. Tanto em *O. glumaepatula* como nas tetraplóides, verificou-se uma regressão fracamente significativa, com NF diminuindo a montante; talvez a estabilidade do ambiente permita a concentração da massa fotossintetizante em menos unidades foliares, ou, por outra, a instabilidade favoreça a divisão da

planta em maior quantidade de módulos; todavia, esta variação não está bem esclarecida. Em *D. sativa*, os valores foram de 9 a 23.

7.NC- Número total de colmos por planta. (Fig. 5.2.4.). Como se observa no gráfico, em média, *D. glumaepatula* produz bem mais colmos que as tetraplóides e que a própria cultivada, (em *D. sativa*, a variação foi de 1 a 8) mas, mesmo que se desconsiderem os máximos das espécies, que são *outliers*, a sua amplitude de caráter abarca a das outras espécies, diminuindo seu valor taxonômico. *D. glumaepatula* tem uma quantidade apreciavelmente maior de variabilidade intrapopulacional que as outras espécies. Não há evidência de variação clinal em nenhuma espécie; os b's indicam uma associação negativa entre NC e PTMS, semelhante à de NF, e talvez pelas mesmas razões, mas os F's não são significativos.

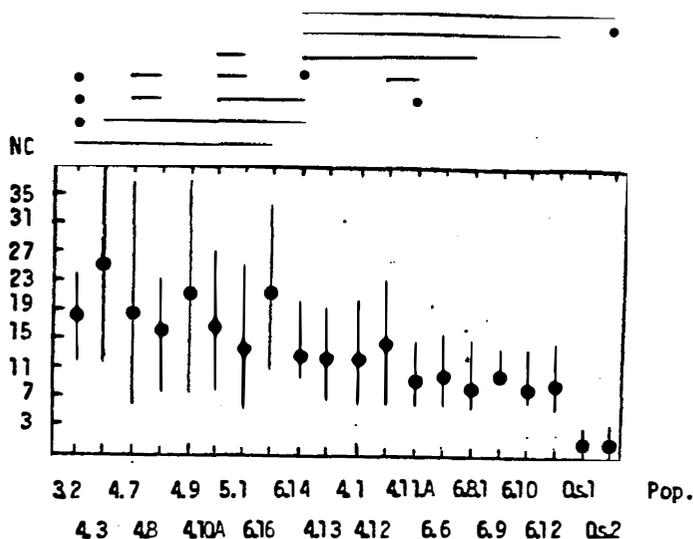
Uma característica do sistema caulinar que varia marcadamente entre *D. glumaepatula* e as tetraplóides, é a predominância dos perfilhos dentro da mesma planta, ou, em outras palavras, o desvio padrão intraindividual dos comprimentos e larguras de colmo. Por um lado, *D. glumaepatula* produz vários colmos com aproximadamente as mesmas dimensões; a predominância do primeiro colmo vai desaparecendo à medida que os outros surgem; não deixa de existir, é claro, uma classe de colmos pequenos na base da planta, pronta a substituir os velhos que secam; por outro lado, nas tetraplóides, os primeiros dois ou três colmos alcançam rapidamente uma destacada predominância em relação aos demais, que permanecem baixos e só crescem depois que os primeiros florescem.

8.CC- Comprimento de colmo (Fig. 5.2.4.). *O. alta* e *O. grandiglumis*, as maiores espécies de *Oryza* do mundo, juntamente com *O. latifolia*, são bem maiores em média que *O. glumaepatula*, embora a sua amplitude englobe a desta última. As tetraplóides têm mais variabilidade intra e interpopulacional que as diplóides. Infelizmente não foi possível avaliar a capacidade de alongamento do caule sob regime de inundação, e, conseqüentemente, avaliar as relações entre comprimento de colmo e adaptação a áreas de águas perenes ou intermitentes.

O comprimento de colmo não é um bom caráter taxonômico, devido à intersecção das espécies. (Obs: Os máximos das espécies são todos *outliers*.) O teste de Tukey quase não separa as espécies. Dentro de cada grupo existem clines muito significativamente explicados pela regressão em PTMS, mas incoerentes: o b da diplóide é positivo e o das tetraplóides é negativo. Entretanto, este caráter apresenta tipicamente uma enorme plasticidade fenotípica, aumentando como uma resposta imediata ao nível da água, de modo que possíveis interações com o ambiente experimental não devem ser descartadas e os resultados deste experimento isolado não podem ser muito conclusivos.

9.NRC- Número de ramificações por colmo (Fig. 5.2.5.). As médias do caráter em *O. glumaepatula* superam em muito as das

O.p.:  
 $F_{reg} = 1,402^{n.s.}$   
 $F_{desv} = 1,931^{n.s.}$   
O.a. e O.g.:  
 $F_{reg} = 0,736^{n.s.}$   
 $F_{desv} = 1,038^{n.s.}$



O.p.:  
 $F_{reg} = 11,162^*$   
 $F_{desv} = 4,627^*$   
O.a. e O.g.:  
 $F_{reg} = 24,131^*$   
 $F_{desv} = 2,152^{n.s.}$

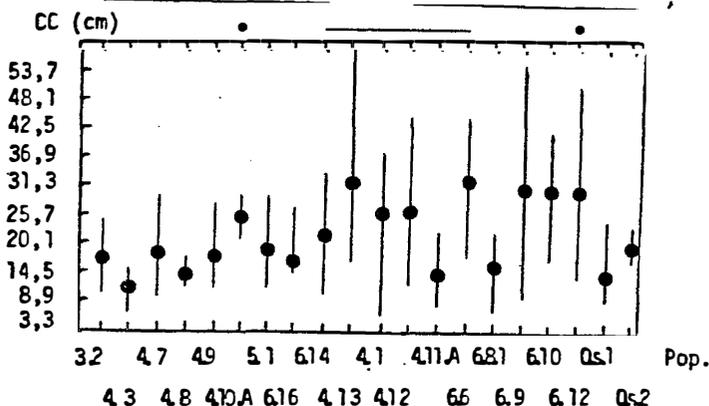


Fig. 5.2.4. Distribuição dos valores do Número de Colmos (NC, em cima) e do Comprimento de Colmo (CC, embaixo), em 20 materiais. De 3.2 a 6.14, *O. glumaepatula*; de 4.13 a 4.11.A, *O. alta*; de 6.6 a 6.12, *O. grandiglumis*; *O.s.* = *O. sativa*. A ordem é de leste (esquerda) para oeste (direita). Acima dos gráficos, os grupos formados pelo teste de Tukey; à sua esquerda, a análise de variância para regressão. Os círculos pretos indicam os pontos médios de cada população.

apenas as populações ocidentais da diplóide são significativamente diferentes das tetraplóides; o caráter não é adequado para separação taxonômica. A planta típica de *D. alta* ou *D. grandiglumis* tem um a três colmos mais ou menos eretos com nenhuma ou uma ramificação apenas, enquanto que a de *D. glumaepatula* produz muitos colmos que se ramificam junto ao solo antes de crescerem verticalmente; muitos nós, junto aos quais estão as gemas que produzirão os ramos, enraízam, formando um módulo que se pode destacar e constituir uma nova planta; a experiência foi feita com sucesso em nosso campo experimental. É freqüente um colmo inicialmente semi-prostrado ou semi-ereto vergar com o tempo até tocar o solo, a alguns centímetros ou decímetros da base da planta-mãe. Nesse ponto surgem então novos perfilhos. Dessa forma se realiza a reprodução vegetativa nessas plantas. Embora este último padrão seja mais característico de *D. glumaepatula*, ele ocorre também em menor escala nas tetraplóides.

Dada a semelhança fisiológica entre o fenômeno considerado acima e a capacidade de regeneração de segmentos de caule excisados (CRSCE) utilizada por OKA e MORISHIMA (1967), parece válido, uma vez que não usamos este último caráter em nosso estudo, avaliar a perenialidade através de NRC, além de outros caracteres correlacionados positivamente. OKA e MORISHIMA (1967) não estudaram NRC, mas mostraram que a CRSCE tinha uma correlação de 0,76 com a alocação de polinização e de -0,48 com o esforço reprodutivo.

O.p.:

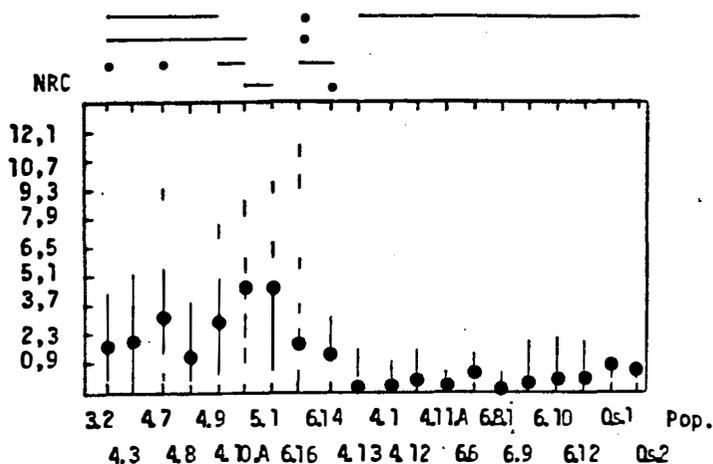
$$F_{reg} = 2,256^{n.s.}$$

$$F_{desv} = 4,443^*$$

O.a. e O.g.:

$$F_{reg} = 10,404^*$$

$$F_{desv} = 2,245^*$$



O.p.:

$$F_{reg} = 88,736^*$$

$$F_{desv} = 15,839^*$$

O.a. e O.g.:

não há variação

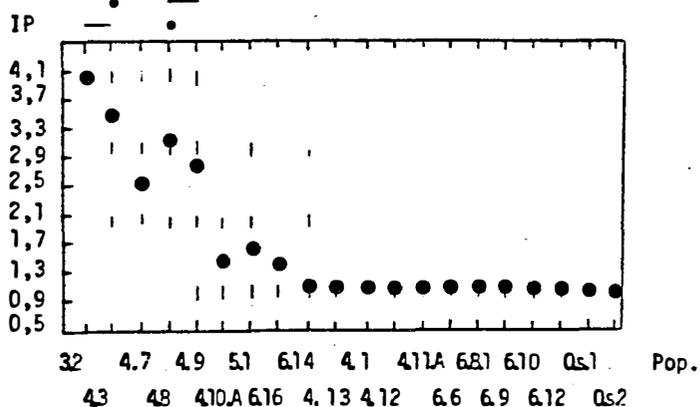


Fig. 5.2.5. Distribuição dos valores do Número de Ramificações no Colmo (NRC em cima) e do Índice de Prostração (IP, embaixo), em 20 materiais. De 3.2 a 6.14, *O. glumaepatula*; de 4.13 a 4.11.A, *O. alta*; de 6.6 a 6.12, *O. grandiglumis*; *O.s.* = *O. sativa*. A ordem é de leste (esquerda) para oeste (direita). Acima dos gráficos, os grupos formados pelo teste de Tukey; à sua esquerda, a análise de variância para regressão. Os círculos pretos indicam os pontos médios de cada população.

O menor valor de NRC nas espécies tetraplóides poderia indicar menor perenialidade em relação a *O. glumaepatula*, acrescentando uma evidência em favor da hipótese já levantada em outros pontos da discussão. Porém, comparações envolvendo perenialidade são mais válidas e informativas dentro de espécies e não entre elas. A população 4.4 foi coletada na região dos Lagos de Monte Alegre, que secam completamente no segundo semestre, e apresentou o menor NRC. As populações 4.1 e 4.13, com NRC's maiores e semelhantes, habitam alagados que também secam sazonalmente, mas que ficam a poucos metros do rio, enquanto que 4.4 fica a algumas centenas de metros tanto no rio Amazonas como do rio Gurupatuba. A população 4.12, com o maior NRC, fica dentro do Lago Grande de Monte Alegre, a algumas centenas de metros da margem, experimentando, provavelmente, menos variação no suprimento hídrico.

Estando a perenialidade-anualidade relacionada com gradientes do nível da água e, portanto, com a altura e distância do terreno em relação ao rio ou lago, é provável que as variações de estratégias reprodutivas se verifiquem tanto no sentido transversal, em cada ponto do rio, pois em cada local da bacia há habitats com águas perenes e outros com águas sazonais, como no sentido do comprimento, se o rio atravessa regiões com condições climáticas diferentes. Talvez os F's dos desvios, nas análises de regressão, significativos em alguns casos, sejam justamente o reflexo, ainda que parcial, dessa variabilidade no sentido transversal. Os maiores valores de NRC são das populações 4.10.A e 5.1, que ficam dentro de rios, enquanto que as outras ficam em lagos e furos intermitentes.

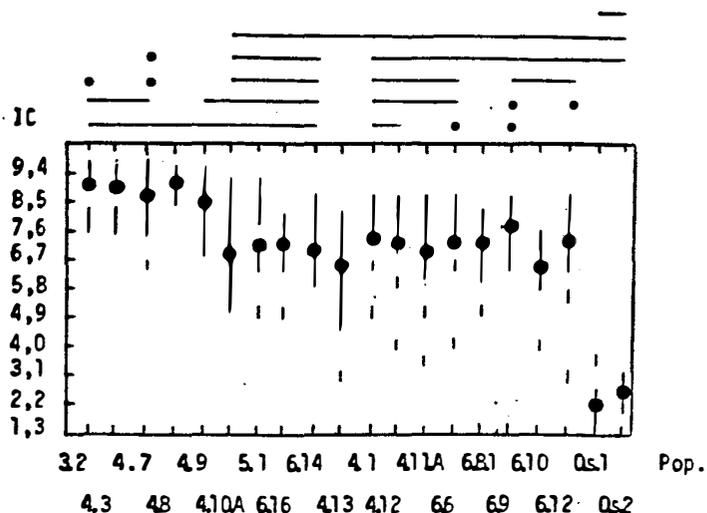
Não temos informações seguras sobre o regime de águas das localidades correspondentes às populações de *O. grandiglumis*, portanto nenhuma inferência será feita sobre a variação intra-específica; por outro lado,  $F_{reg}$  foi bastante significativo dentro do grupo tetraplóide como um todo, e b positivo indica maior perenialidade em *O. grandiglumis*, que habita a região hidricamente mais estável da Amazônia. O  $F_{reg}$  de *O. glumaepatula* não foi significativo, mas a inclinação da reta é positiva (0,009), coerente com a do outro grupo, sugerindo que a associação clima-caráter possa existir, mas não ser exatamente linear.

Não se pode concluir, todavia, que existam ecótipos anuais na Amazônia com base unicamente nestes dados. O gradiente anual-perene é contínuo e as populações amazônicas devem se situar espalhadas ao longo desse espectro. A maioria deve situar-se no intervalo intermediário-perene, como sugeriu OKA (1988). Além disso, a associação entre perenialidade e padrões morfométricos é indireta e parcial. No entanto, outro tipo de evidência, mais direta, o relato de moradores locais (Amapá e Marajó) foi usado para caracterizar algumas populações da faixa litorânea como quase que totalmente anuais.

Deve-se observar, contudo, que é necessária uma confirmação da correlação entre NRC e CRSDE, para validar este arrazoado; em outra parte do trabalho (NF), lançamos a hipótese de que um maior número de módulos estaria relacionado à anualidade; obviamente, apenas uma das hipóteses pode estar correta.

10. IP- Índice de Prostração (Fig. 5.2.5.). Sendo uma forma simplificada de expressar o ângulo dos perfilhos com a vertical, está positivamente correlacionado com a alocação de polinização (OKA, 1988) e portanto aumenta com a perenialidade e diminui com a anualidade. De fato, as espécies tetraplóides, geralmente eretas, têm todas índice de prostração 1. No entanto, a tendência dentro de *O. glumaepatula* é a de IP diminuir a montante e não a jusante como prevê o modelo japonês, e com um dos maiores  $F_{reg}$ 's do experimento (88,7). Nossa explicação é baseada em observações *in loco* em plena cheia e no início da seca: no litoral, onde os lagos secam sazonalmente e as populações têm de recolonizar a área a cada começo de estação das águas, poucas plantas espaçadas entre si lançam seus caules rastejantes em várias direções no sentido horizontal (pois as águas são rasas) e dominam a superfície do lago. Já no interior, onde a variação do nível da água é muito maior, o crescimento dos caules é preferencialmente vertical; um excesso de prostração levaria as plantas à submersão total. No grupo tetraplóide, talvez por não haver sido incluída nenhuma população litorânea, não houve variação.

O.p.:  
 $F_{reg} = 21,918^*$   
 $F_{desv} = 4,452^*$   
O.a. e O.g.:  
 $F_{reg} = 0,290^{n.s.}$   
 $F_{desv} = 2,231^{n.s.}$



O.p.:  
 $F_{reg} = 0,011^{n.s.}$  roxa (1)  
 $F_{desv} = 1,927^{n.s.}$   
O.a. e O.g.:  
 Não há variação verde (0)

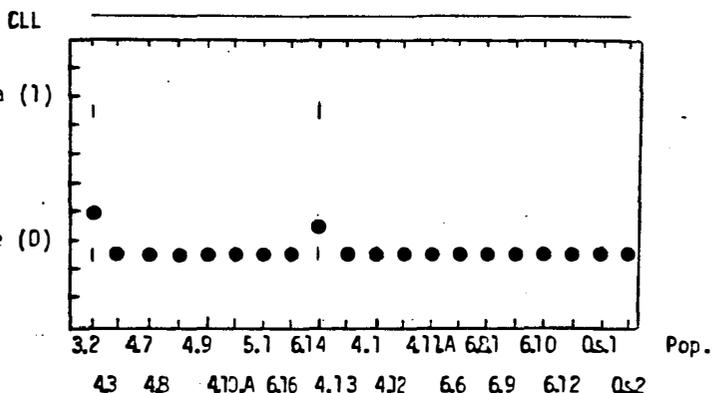


Fig. 5.2.6. Distribuição dos valores do Índice de Cobertura (IC, em cima) e da Coloração do Limbo (CLL, embaixo), em 20 materiais. De 3.2 a 6.14, *O. glumaepatula*; de 4.13 a 4.11.A, *O. alta*; de 6.6 a 6.12, *O. grandiglumis*; *O.s.* = *O. sativa*. A ordem é de leste (esquerda) para oeste (direita). Acima dos gráficos, os grupos formados pelo teste de Tukey; à sua esquerda, a análise de variância para regressão. Os círculos pretos indicam os pontos médios de cada população.

11.IC- Índice de cobertura (Fig. 5.2.6.). As diferenças entre as médias bem como os intervalos de distribuição das espécies selvagens não são grandes o suficiente para distinguí-las. O teste de Tukey não faz nenhuma separação clara. A única espécie claramente diferente é *O. sativa*, mas mesmo assim ainda existe alguma intersecção, de modo que o caráter é inútil para uma classificação monotética. Com ligeira vantagem, *O. glumaepatula* seria mais bem sucedida na cobertura de solos para pastagem, caso venha a ser usada para isso. As três espécies apresentam bastante variabilidade para o caráter. IC está correlacionada com IP, e, de fato, os resultados de regressão são totalmente coerentes com os deste caráter.

12.CL- Coloração do Limbo (Fig. 5.2.6.). Apenas as populações 3.2, de Marajó e 6.16, de Manaus, ambas de *O. glumaepatula*, apresentaram bimorfismo na coloração do limbo, com plantas de folhas roxas e plantas de folhas verdes. Todas as outras populações são monomórficas para folha verde. Desconhece-se qualquer função adaptativa da cor do limbo, ou sua base genética, mas deve ser oligogênica, como em *O. sativa*. Se realmente for, o caráter pode se constituir num bom marcador genético. Não houve variação clinal.

13.CLBA- Coloração da Bainha (Fig. 5.2.7.). Curiosamente, a pigmentação roxa na bainha parece circunscrita apenas a *O. glumaepatula*. As populações 4.3 e 4.10.A são monomórficas para cor verde; as populações 3.2, 4.7 e 4.9 são trimórficas, apresentando bainhas verdes, arroxeadas e roxas; as populações 4.8, 5.1, 6.14 e 6.16 são bimórficas, com bainhas verdes

e arroxeadas. Desconhece-se igualmente sua função e sua base genética, mas pode ser outro marcador interessante em *O. glumaepatula*.

14.CLAU- Coloração da aurícula (Fig. 5.2.7). A população 3.2, de *O. glumaepatula*, apresenta aurículas arroxeadas e incolores; a população 5.1, também de *O. glumaepatula*, apresenta aurículas roxas, arroxeadas e incolores; as demais populações só têm aurículas brancas. É interessante notar que nas populações de *O. alta/O. latifolia* do Vale do Ribeira, em SP, há um predomínio de aurículas roxas, enquanto que, nas populações amazônicas desta espécie, há um monomorfismo para aurículas incolores. Dependendo de sua base genética, pode ser um marcador genético interessante, mas é pouco útil taxonomicamente.

15.CLFB- Comprimento do limbo da folha bandeira (Fig. 5.2.8.). As médias de *O. alta* e *O. grandiglumis* são maiores que as de *O. glumaepatula*, mas as diferenças não são tão grandes quanto às referentes às médias de comprimentos dos limbos das outras folhas, e não chegam a ser de grande valia taxonômica. O teste de Tukey não cria grupos bem definidos. Todas as espécies apresentam uma variabilidade intraespecífica apreciável do caráter, crescente nessa ordem: *O. alta*, *O. glumaepatula* e *O. grandiglumis*. A variabilidade intrapopulacional é maior em *O. grandiglumis*, enquanto que na interpopulacional não se distingue nenhum padrão claro; os comprimentos aumentam a montante, mas  $F_{reg}$  é n.s.

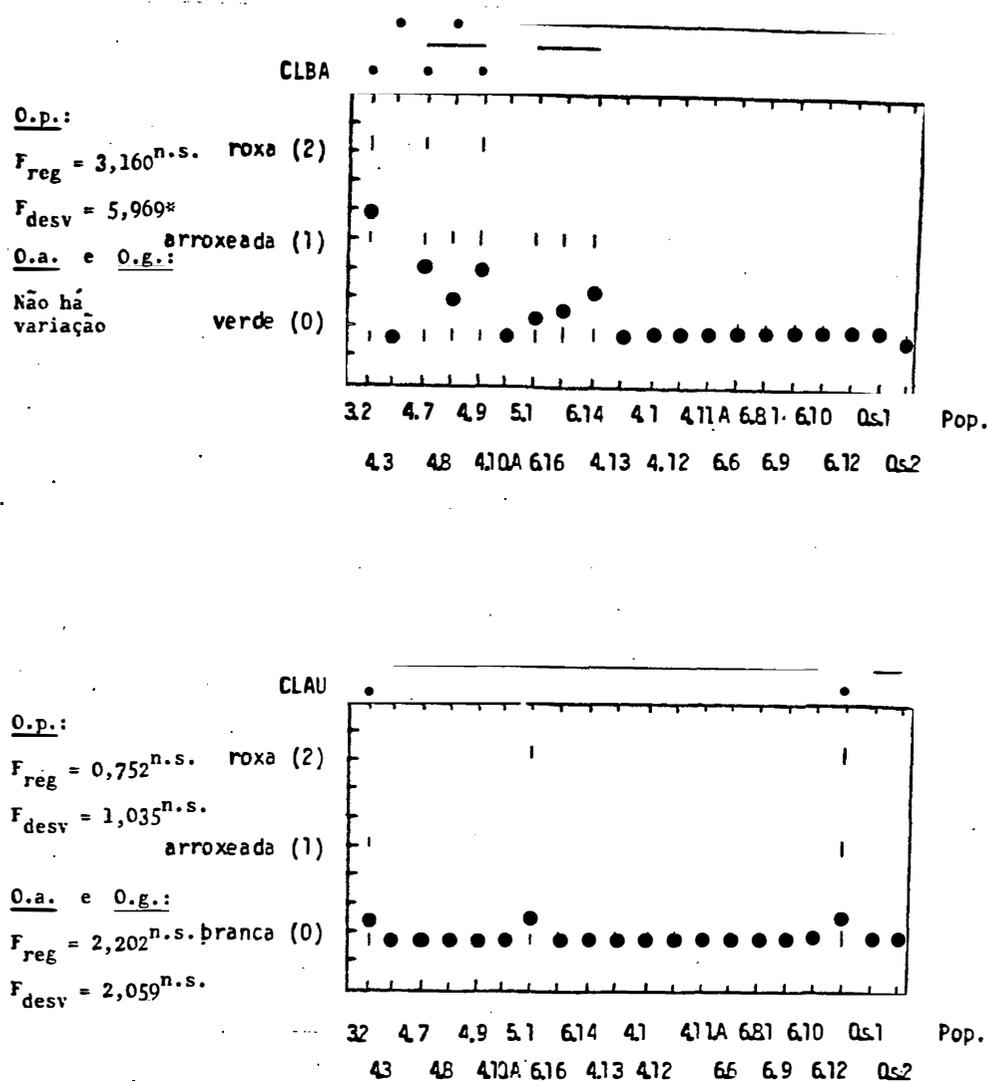


Fig. 5.2.7. Distribuição dos valores da Coloração da Bainha (CLBA, em cima) e da Coloração da Aurícula (CLAU, embaixo), em 20 materiais. De 3.2 a 6.14, *O. glumaepatula*; de 4.13 a 4.11.A, *O. alta*; de 6.6 a 6.12, *O. grandiglumis*; O.s. = *O. sativa*. A ordem é de leste (esquerda) para oeste (direita). Acima dos gráficos, os grupos formados pelo teste de Tukey; à sua esquerda, a análise de variância para regressão. Os círculos pretos indicam os pontos médios de cada população.

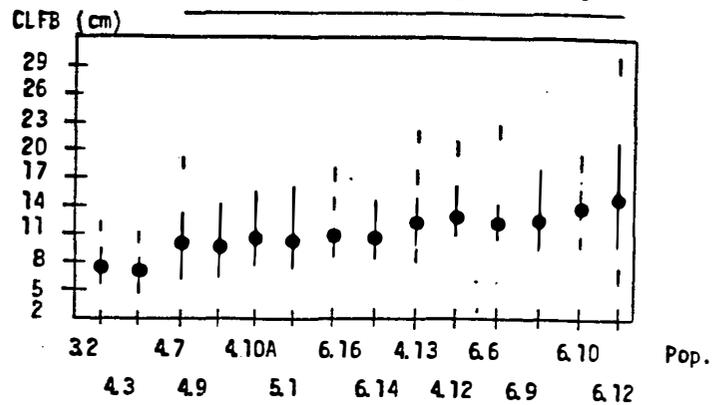
O.p.:

$$F_{reg} = 11,695^*$$

$$F_{desv} = 2,795^{n.s.}$$

$$F_{reg} = 0,191^{n.s.}$$

$$F_{desv} = 0,679^{n.s.}$$



O.p.:

$$F_{reg} = 1,865^{n.s.}$$

$$F_{desv} = 3,559^*$$

O.a. e O.g.:

$$F_{reg} = 12,321^*$$

$$F_{desv} = 2,369^*$$

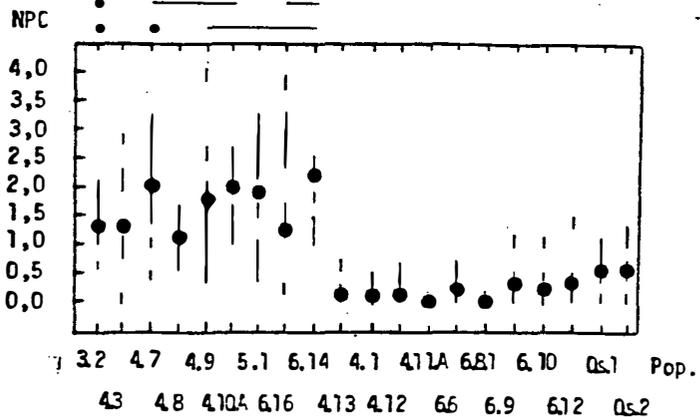
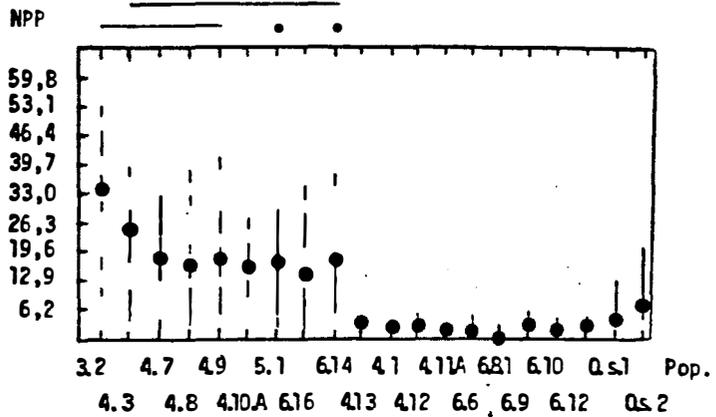


Fig. 5.2.8. Distribuição dos valores do Comprimento do Limbo da Folha Bandeira (CLFB, em cima), em 14 populações (3.2 a 6.14, *O. glumaepatula*; 4.13 e 4.12, *O. alta*; restantes, *O. grandiglumis*); e do Número de Panículas por Colmo (NPC, embaixo), em 20 populações. Acima dos gráficos, os grupos formados pelo teste de Tukey; à sua esquerda, a análise de variância para regressão. Os círculos pretos indicam os pontos médios de cada população.

16.NPC- Número de panículas por colmo (Fig. 5.2.8.). O número de panículas por colmo é um dos componentes da produtividade ou fecundidade (peso de sementes/planta). O peso de sementes/planta é aproximadamente igual ao peso médio de semente  $\times$  NAP  $\times$  NPC  $\times$  NC. O quociente entre o peso de sementes/planta e o peso seco da parte vegetativa é o esforço reprodutivo, que, segundo a teoria das estratégias adaptativas r-K (veja, p. ex., PIANKA, 1988), assume valores relativamente mais altos em ecótipos anuais, sujeitos a instabilidades sazonais ou imprevisíveis de ambiente. Como não calculamos nem o peso médio de semente nem o peso seco da parte vegetativa, não pudemos calcular o esforço reprodutivo. A panícula sempre surge na extremidade de uma nova ramificação, de modo que NPC e NRC estão correlacionadas; de fato, os F's e os b's são muito parecidos. Há um cline ambiental no grupo *latifolia*, mas sendo este caráter apenas um componente do esforço reprodutivo, é arriscado fazer inferências sobre a estratégia reprodutiva. Nota-se que em todas as espécies selvagens ocorreram plantas que apresentaram 0,0 panículas por colmo, ou seja, não floresceram. Esse dado será discutido mais à frente, em outro tópico.

O teste de Tukey não separou nitidamente as espécies, e há muita sobreposição, de modo que o caráter não se presta à taxonomia monotética.

O.p.:  
 $F_{reg} = 6,361^*$   
 $F_{desv} = 1,861^{n.s.}$   
O.a. e O.g.:  
 $F_{reg} = 5,064^*$   
 $F_{desv} = 13,452^*$



O.p.:  
 $F_{reg} = 9,490^*$   
 $F_{desv} = 3,204^*$   
O.a. e O.g.:  
 $F_{reg} = 25,157^*$   
 $F_{desv} = 3,396^*$

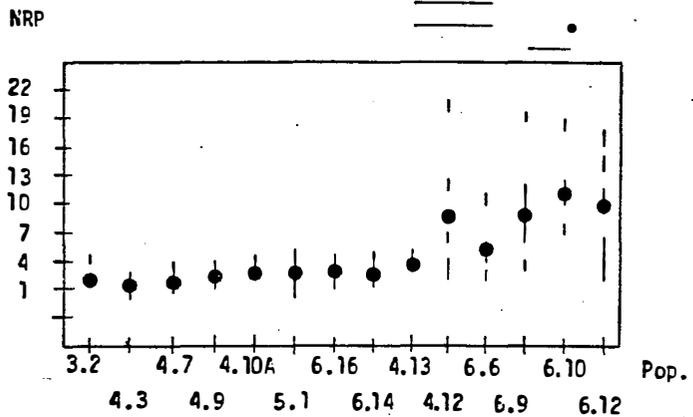


Fig. 5.2.9. Distribuição dos valores do Número de Panículas por Planta (NPP, em cima), em 20 populações. De 3.2 a 6.14, *D. glumaepatula*; de 4.13 a 4.11.A, *O. alta*; de 6.6 a 6.12, *D. grandiglumis*; *O.s.* = *O. sativa*. A ordem é de leste (esquerda) para oeste (direita); e do número de Ramos por Panícula (NRP, embaixo), em 14 populações (3.2 a 6.14, *D. glumaepatula*; 4.13 e 4.12, *O. alta*; restantes, *D. grandiglumis*). Acima dos gráficos, os grupos formados pelo teste de Tukey; à sua esquerda, a análise de variância para regressão. Os círculos pretos indicam os pontos médios de cada população.

## 17.NPP- Número de panículas por planta (Fig. 5.2.9.).

A espécie selvagem diplóide produz uma quantidade média de panículas distintamente superior à das tetraplóides, embora sua amplitude de variação englobe a amplitude destas. O teste de Tukey agrupa as duas tetraplóides e não as separa completamente da diplóide. NPP tem, na *O. glumaepatula* asiática, correlação de 0,59 com o esforço reprodutivo e -0,65 com o esforço de polinização (OKA, 1988), e, portanto, tende a ser maior em ecótipos anuais do que em perenes. O caráter está positivamente correlacionado também com a tolerância à submergência, com o peso da arista em relação ao peso da semente, com o índice de desenvolvimento da arista, com o índice de dormência, com o número de sementes e com a fertilidade da sementes. É uma variável adequada, pois, para investigar o padrão de variação dentro do espectro anual-perene, mas sempre se levando em conta que é apenas um dos componentes do esforço reprodutivo e sua importância pode ser contrabalançada pelo número de antécios por panícula ou pela massa vegetativa. Como referimos acima, o principal determinante dos valores dos caracteres mais intimamente ligados à estratégia de alocação reprodutiva é a sazonalidade do nível da água na área da população, e ela varia ao longo da Bacia Amazônica. Coerentemente, há um leve mas significativo cline leste-oeste quanto a NPP, tanto em *O. glumaepatula* como no grupo *latifolia*, em que os valores decrescem a montante, indicando menor dependência de sementes na reprodução das populações ocidentais, em conformidade com o padrão geral. Se compararmos NPP com NRC, verificaremos que a população 3.2 apresentou a menor média de NRC e a maior de NPP,

ambas indicativas de pouca perenialidade, enquanto que 4.10.A e 5.1, que apresentaram altos valores de NRC, têm reduzido NPP, indicando alta perenialidade. Em *O. alta*, o NPP de 4.12 (1,444) é levemente menor que o de 4.13 (1,571), diferença coerente com a verificada em NRC, indicando maior perenialidade de 4.12.

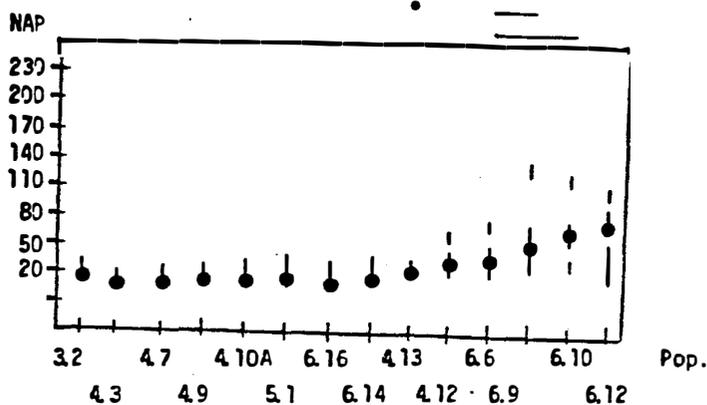
18.NRP- Número médio de ramificações por panícula (Fig. 5.2.18.). Tanto as médias como a variabilidade intrapopulacional das tetraplóides são muito superiores às da diplóide. A única exceção entre as tetraplóides é 4.13, que produziu poucas ramificações por panícula, com pouca variação, mas neste caso acreditamos ser a plasticidade fenotípica para o caráter a razão dessa diminuição. Vários caracteres mostraram uma nítida plasticidade, geralmente resultando em diminuição em relação às plantas em seu habitat natural: CLB, LL, CLFB, LC, NF, NC, CC (em que o fenômeno foi mais nítido), NRC, NPC, NPP, NRP, NAP, NAPL e CP. Os principais fatores ambientais causadores dessa diminuição parecem ter sido a redução do volume disponível para o sistema radicular provocada pela alocação em vasos e a falta de variação no nível da água. Nenhum caráter foi medido nas plantas no local da coleta, de modo que a comparação não é quantificada, mas a diferença é evidente simplesmente observando fotos. A plasticidade também ficou evidente com a comparação com plantas plantadas em canteiros no Departamento de Genética. Nesses canteiros, o nível da água também não variava, mas o volume disponível ao sistema radicular era muito maior que nos vasos. Verificou-se um aumento nítido em todos os caracteres morfológicos vegetativos e reprodutivos, com exceção das dimensões

do antécio e de suas partes; as plantas assumiram dimensões intermediárias em relação às populações em seu habitat e às plantas do experimento.

As panículas coletadas na Amazônia foram conservadas, já degranadas, em sacos de papel, mas não foram medidas. Não é necessário medi-las, no entanto, para notar que são bem maiores, possuem mais ramificações e antécios que as do experimento, inclusive as da população 4.13, deixando patente um efeito de plasticidade fenotípica diferenciada para esta população. À primeira vista, casos como este parecem constituir-se em limitações sérias para a taxonomia experimental em ambientes controlados e homogêneos, mas, na realidade, a plasticidade em si tem uma base genética; o fato de uma população apresentar uma redução ou mesmo a anulação de um órgão em virtude da interação com o ambiente, por um lado pode impedir a mensuração ou contagem desse órgão, mas essa própria reação diferencial já conforma *per se* um dado de importância taxonômica.

Ocorre um cline climático significativo nos dois grupos de espécies, com aumentos a montante, coerente com a variação encontrada em CP, como se verá adiante. O NRP varia, em grande parte, devido à variação no próprio comprimento da panícula. Os dois grupos não são separados perfeitamente, embora fique claro que *O. grandiglumis* tenha valores maiores.

O.p.:  
 $F_{reg} = 3,745^{n.s.}$   
 $F_{desv} = 2,595^*$   
O.a. e O.g.:  
 $F_{reg} = 17,193^*$   
 $F_{desv} = 1,788^{n.s.}$



O.p.:  
 $F_{reg} = 3,268^{n.s.}$   
 $F_{desv} = 3,610^*$   
O.a. e O.g.:  
 $F_{reg} = 25,159^*$   
 $F_{desv} = 6,342^*$

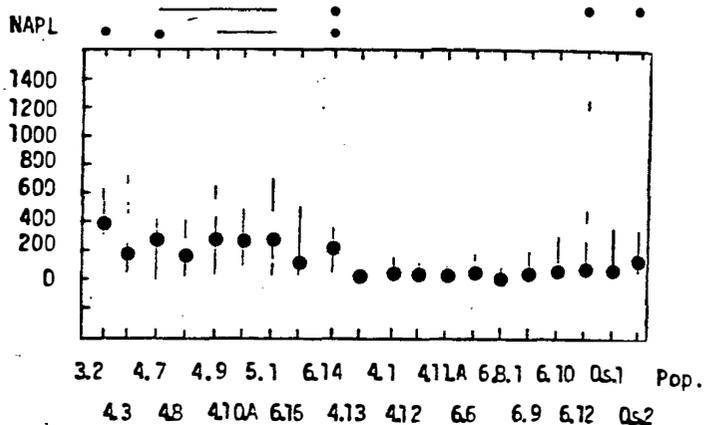


Fig. 5.2.10. Distribuição dos valores do Número de Antécios por Panícula (NAP, em cima), em 14 populações (3.2 a 6.14, *O. glumaepatula*; 4.13 e 4.12, *O. alta*; restantes, *O. grandiglumis*); e do Número de Antécios por Planta (NAPL, embaixo), em 20 populações. De 3.2 a 6.14, *O. glumaepatula*; de 4.13 a 4.11.A, *O. alta*; de 6.6 a 6.12, *O. grandiglumis*; *O.s.* = *O. sativa*. A ordem é de leste (esquerda) para oeste (direita) Acima dos gráficos, os grupos formados pelo teste de Tukey; à sua esquerda, a análise de variância para regressão. Os círculos pretos indicam os pontos médios de cada população.

O.p.:

$$F_{reg} = 6,225^*$$

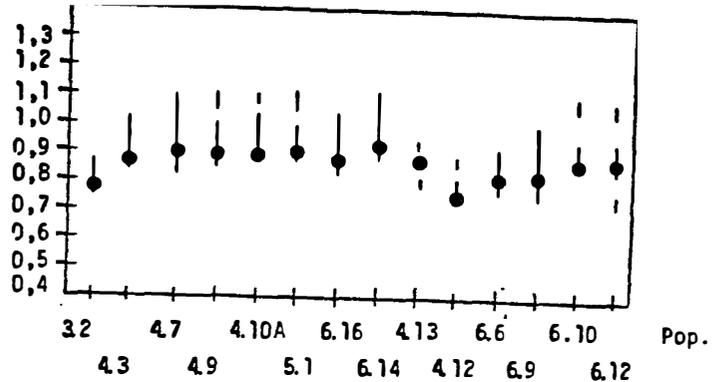
$$F_{desv} = 5,124^*$$

O.a. e O.g.:

$$F_{reg} = 4,002^{n.s.}$$

$$F_{desv} = 9,177^*$$

CES (F<sub>1</sub>) (cm)



O.p.:

$$F_{reg} = 0,065^{n.s.}$$

$$F_{desv} = 1,916^{n.s.}$$

O.a. e O.g.:

$$F_{reg} = 79,131^*$$

$$F_{desv} = 37,967^*$$

LES (F<sub>1</sub>) (cm)

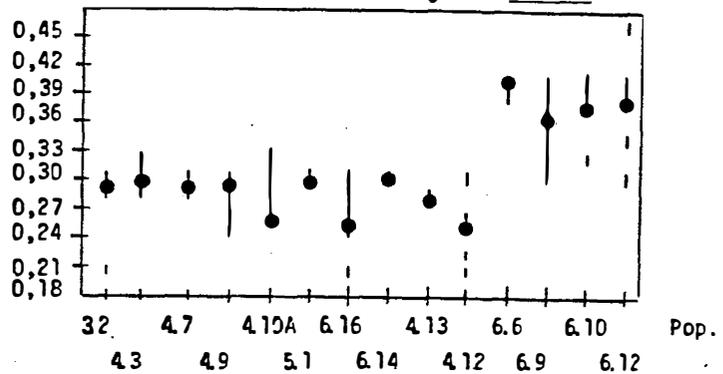


Fig. 5.2.11. Distribuição dos valores do Comprimento de Antécio (CAN (F<sub>1</sub>), em cima, e da Largura de Antécio (LAN (F<sub>1</sub>), embaixo), em 14 populações (3.2 a 6.14, *D. glumaepatula*; 4.13 e 4.12, *D. alta*; restantes, *D. grandiglumis*). Acima dos gráficos, os grupos formados pelo teste de Tukey; à sua esquerda, a análise de variância para regressão. Os círculos pretos indicam os pontos médios de cada população.

19.NAP - Número de antécios por panícula e 20.NAPL - Número de antécios por planta (Fig. 5.2.10.). O NAP varia junto com NPP, pois é nas ramificações que se localiza a maior parte dos antécios; dessa forma, os gráficos de ambos os caracteres são parecidos. O teste de Tukey para NAP não chega a separar completamente as espécies, mas em média, *O. glumaepatula* tem valores maiores. Nos dois grupos, o aumento é a montante, mas só a regressão linear para *latifolia* foi significativa, ainda que a de *O. gl.* tenha se aproximado do limite de significância. NAPL, que não tem valor taxonômico, mas apresenta a altíssima correlação de 0,94 com o esforço reprodutivo (OKA, 1988), decresce a montante, também com  $F_{reg}$  n.s., aparentemente se conformando com o espectro anual-perene proposto. Para que NAPL decresça e NAP aumente na mesma direção, é preciso que NPP decresça para compensar, o que, como já vimos, realmente ocorre. No grupo *latifolia*, NAP e NPP aumentam a montante com  $F_{reg}$ 's significativos, provocando um correspondente aumento a montante em NAPL, com  $F_{reg} = 25,2$ . Este dado parece não se coadunar com a tendência dos outros caracteres, que convergem para a caracterização da Amazônia Ocidental como um ambiente mais estável para *Oryza*; deve-se observar, porém, que o número de antécios não é necessariamente igual ao número de sementes cheias. As panículas de *O. grandiglumis*, apesar de terem mais antécios que as de *O. alta*, apresentam uma taxa muito elevada de sementes chochas, fato notado tanto durante as viagens de coleta como na montagem e na leitura de dados do experimento de germinação. A porcentagem de sementes chochas por panícula não pôde ser quantificada, mas é com certeza

qualitativamente superior em *O. grandiglumis*. Não se sabem quais as causas da pouca fecundidade nessa espécie; pode ser autoincompatibilidade, esterilidade masculina ou feminina parciais, ou outra; de qualquer forma, as mutações responsáveis por elas não têm sido desfavorecidas pela seleção, sinal de que grande fecundidade não é vital para essa espécie. Seria útil averiguar-se se, também em *O. glumaepatula*, as populações ocidentais apresentam taxas maiores de antécios vazios.

21.CES- Comprimento da espiguetas (Fig. 5.2.11.). O teste de Tukey não separou completamente os grupos de espécies, embora as espiguetas da diplóide sejam em geral maiores. Em *O. glumaepatula*, as menores espiguetas são as de 3.2., de Marajó. A variação é explicada, nessa espécie, tanto pela regressão em PTMS como por outros fatores; os valores aumentam a montante; no grupo *latifolia*, o cline não chega a ser significativo. O comprimento de antécio é usado praticamente como caráter delimitador das espécies *O. alta* e *O. latifolia*, que não foi incluída neste estudo.

22.LES- Largura da espiguetas (Fig. 5.2.11.). Os antécios de *O. grandiglumis* são bem distintos dos das outras duas espécies, com pouca intersecção. O teste de Tukey separa completamente as espécies tetraplóides, e a regressão é bem alta. A grande largura das espiguetas de *O. gr.* deve-se à presença, única no gênero, dos dois lemas estéreis em tamanho normal; o antécio fértil, mesmo, não difere muito em tamanho do de *O. alta*. O significado ecológico dos lemas isométricos de *O.gr.* é obscuro; parece ser um resquício de adaptação a condições ambientais extintas há muito

pouco tempo, já que o caráter deve ser controlado por poucos genes. As larguras de *O. glumaepatula* praticamente não se distinguem das larguras de *O. alta*. Embora não tenham sido medidas as larguras de antécios de *O. sativa*, elas são geralmente maiores que as das espécies selvagens, em decorrência da domesticação.

23.RCLE- Razão Comprimento/Largura da Espiguetas (Fig. 5.2.12.). As médias e as distribuições de valores mostradas no gráfico indicam que, embora o caráter seja menor em *O. grandiglumis*, ocorre ainda intersecção com as outras duas espécies. Este é um exemplo típico de caráter de forma em que a quantificação não traz tanta informação e não tem tanto poder discriminatório como o desenho ou a foto do órgão examinado. Existe algo na forma das espiguetas que o olho capta com algum treino, mas que é difícil de traduzir em números. As espiguetas das 3 espécies, mesmo retirando os lemas estéreis de *O. grandiglumis*, são inconfundíveis. Se as plantas estão em época de florescimento, não é necessário examinar mais nada além deles para separar espécies, ou mesmo raças geográficas. De modo geral, a espiguetas de *O. glumaepatula* é mais retangular, com as quilhas da pálea e do lema grosseiramente paralelas. O antécio das tetraplóides é mais arredondado na base e afilado no ápice.

Em ambas as espécies ocorrem clines climáticos, mas em direções opostas, com aumentos a montante em *O.gl.* e decréscimos nas *latifoliae*, cuja causa é, como já vimos, a presença dos lemas não atrofiados.

O.p.:

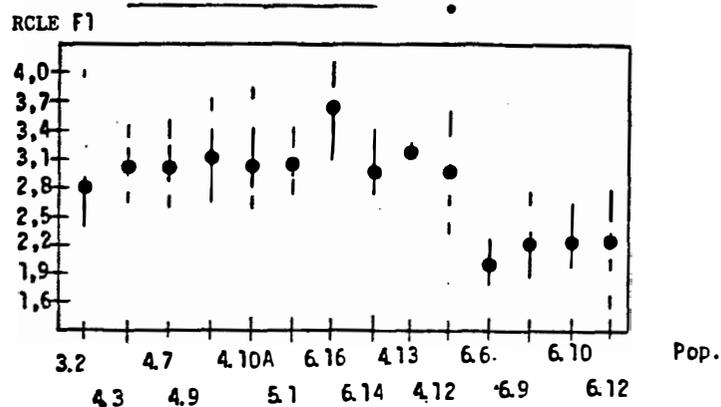
$$F_{reg} = 7,808*$$

$$F_{desv} = 1,991^{n.s.}$$

O.a. e O.g.:

$$F_{reg} = 62,018*$$

$$F_{desv} = 33,453*$$



O.p.:

$$F_{reg} = 7,012*$$

$$F_{desv} = 9,359*$$

O.a. e O.g.:

$$F_{reg} = 47,660*$$

$$F_{desv} = 29,135*$$

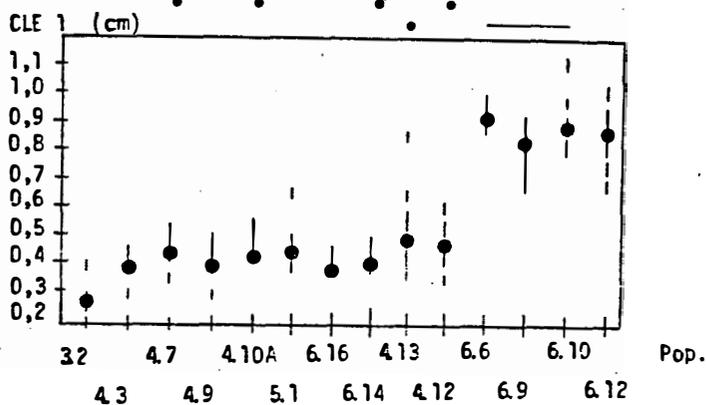


Fig. 5.2.12. Distribuição dos valores da Razão Comprimento/Largura de Antécio ( $RCLE_1$ ), em cima) e do Comprimento do 1º Lema Estéril ( $CLE_1$ , embaixo), em 14 populações (3.2 a 6.14, *O. glumaepatula*; 4.13 e 4.12, *O. alta*; restantes, *O. grandiglumis*). Acima dos gráficos, os grupos formados pelo teste de Tukey; à sua esquerda, a análise de variância para regressão. Os círculos pretos indicam os pontos médios de cada população.

O.p.:

$$F_{reg} = 0,448^{n.s.}$$

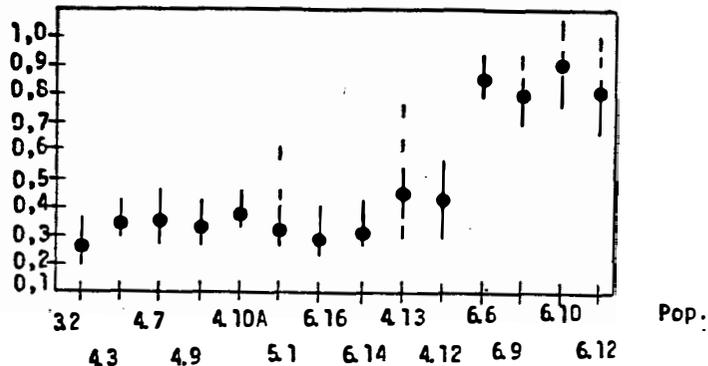
$$F_{desv} = 3,198^{n.s.}$$

O.a. e O.g.:

$$F_{reg} = 78,223^*$$

$$F_{desv} = 29,780^*$$

CLE 2 (cm)



O.p.:

$$F_{reg} = 6,865^*$$

$$F_{desv} = 5,554^*$$

O.a. e O.g.:

$$F_{reg} = 0,012^{n.s.}$$

$$F_{desv} = 4,301^*$$

DAR (mm)

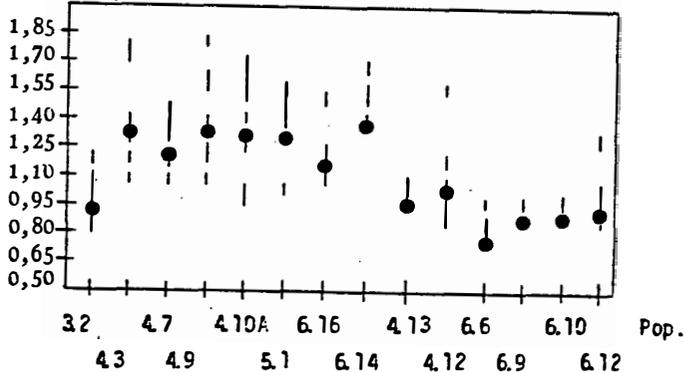


Fig. 5.2.13. Distribuição dos valores do Comprimento do 2º Lema Estéril (CLE<sub>2</sub>, em cima) e do Diâmetro de Arista (DAR, embaixo), em 14 populações (3.2 a 6.14, *O. glumaepatula*; 4.13 e 4.12, *O. alta*; restantes, *O. grandiglumis*). Acima dos gráficos, os grupos formados pelo teste de Tukey; à sua esquerda, a análise de variância para regressão. Os círculos pretos indicam os pontos médios de cada população.

24. e 25. CLE1 e CLE2- Comprimento do primeiro e do segundo lemas estéreis (Fig. 5.2.12. e Fig. 5.2.13.). Estes dois caracteres serão considerados em conjunto, pois os resultados são muito parecidos e os órgãos, análogos. Da análise das médias e das distribuições mostradas nos gráficos, depreende-se que o segundo lema estéril é levemente menor que o primeiro em todas as populações. *O. alta* não é nitidamente separada de *O. gl.* pelo teste de Tukey para os primeiros lemas estéreis. Os segundos lemas estéreis de *O. alta* são significativamente maiores que os de *O. glumaeapatula* apesar de o caráter não ser utilizado para separar as duas espécies na taxonomia clássica. Esses órgãos, no entanto, são geralmente utilizados na separação entre *O. alta* e *O. latifolia*, de um lado, e *O. grandiglumis*, de outro. O próprio nome *grandiglumis* é derivado da assunção de que a espécie possui glumas (que na verdade são lemas) grandes. *O. grandiglumis* é tida como a única espécie do gênero que possui lemas estéreis parecidos em forma e tamanho com os férteis (*O. longiglumis* os têm aciculados). No entanto, nossos resultados mostram que essa separação entre as tetraplóides não é tão definitiva assim. A população 4.13 (*O. alta*), como se nota nos gráficos, possui indivíduos com tamanhos de primeiros e segundos lemas estéreis significativamente semelhantes aos de *O. grandiglumis*. Geralmente, numa mesma espigueta, um lema estéril é maior que o outro, um parecendo com os de *O. grandiglumis*, outro tendendo para *O. alta*. A própria atribuição desses indivíduos à espécie *O. alta* no momento da coleta foi feita por estarem eles isolados numa população típica de *O. alta* e não haver sido

encontrada nenhuma população de *O. grandiglumis* na reação. A origem desses intermediários pode estar em (1) uma ou várias mutações raras, que participam do conjunto gênico de *O. alta*; (2) hibridação interespecífica em regiões de simpatria; as duas espécies pertencem ao mesmo grupo genômico CCDD e não há barreiras citológicas ao cruzamento.

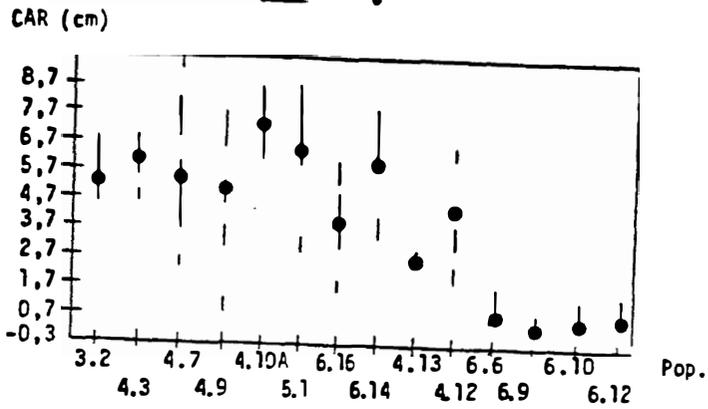
Os valores de CLE1 e de CLE2 crescem a montante, sendo os  $F_{reg}$  significativos exceto para CLE2 em *O. glumaepatula*. O cline parece acompanhar o crescimento da espiguetta como um todo.

26 e 27. DAR- Diâmetro da arista e CAR- Comprimento da arista (Fig. 5.2.13. e 5.2.14.). As dimensões da arista também serão tratadas conjuntamente. *O. glumaepatula* é inequivocamente a espécie com as mais longas aristas, seguida por *O. alta* e *O. grandiglumis*, nesta ordem, embora ocorra intersecção entre *O. alta* e *O. glumaepatula* e entre *O. glumaepatula* e *O. grandiglumis*. O teste de Tukey separa as diplóides das tetraplóides, com uma intersecção na população 6.16. Dentro de *O. glumaepatula*, CAR diminui a montante, embora de maneira não linear ( $F_{reg}$  quase significativo). No grupo tetraplóide, o cline é mais evidente ( $F_{reg} = 357,5$ ), e na mesma direção. Já os diâmetros de arista diferenciam as espécies com bem menos acurácia. A ordem decrescente é a mesma: *O. glumaepatula* > *O. alta* > *O. grandiglumis*, mas a intersecção é muito maior. A variação de diâmetros dentro de *O. glumaepatula* é clinal, com aumentos a montante; As dimensões de arista podem ser expressas como índice de desenvolvimento de arista (OKA, 1988), que nada mais é que a somatória dos valores padronizados de comprimento e diâmetro de

arista e do comprimento das espínulas da arista. Esse índice tem correlação de 0,51 com o esforço reprodutivo e de -0,47 com o esforço de polinização. Como a arista é o principal órgão envolvido na dispersão de sementes, aquelas correlações refletem a associação entre a maior produção de sementes e a necessidade de elas serem dispersadas. A estratégia r está ligada a populações invasoras que dependem muito da dispersão para conquistar novos ambientes e para evitar extinções em ambientes instáveis. Aqui outra vez se evidencia a dificuldade de estabelecer relações ecológicas entre populações a partir puramente de dados morfo-fenológicos experimentais, sem verificação in situ; a população supostamente menos perene de *O. glumaepatula*, 3.2, com base em seu NAPL, possui os menores diâmetros de arista e comprimentos apenas medianos. Com base nos dois caracteres, as populações mais bem adaptadas para a dispersão são as das regiões de Monte Alegre e Santarém. Talvez o modelo de Oka e Morishima (sintetizado em OKA, 1988) deva sofrer uma adaptação. As populações litorâneas não devem ser nômades, mas persistentes, embora anuais; seu habitat está garantido a cada começo da estação das cheias, daí a desnecessidade de longas aristas.

A dispersão em *Oryza* é feita por aves (marrecas e patos, principalmente). As aristas se prendem às penas através das espínulas quando as aves se alimentam do arroz. As aristas também se prendem às guelras de peixes, dos quais o mais conhecido é o acari, cujo consumo é muito grande e, por isso mesmo, oferece mais perigos se trouxer aristas de *Oryza* aderidas: se ingeridas, elas só serão retiradas da garganta com cirurgia.

O.p.:  
 $F_{reg} = 3,796^{n.s.}$   
 $F_{desv} = 4,152^*$   
O.a. e O.g.:  
 $F_{reg} = 357,456^*$   
 $F_{desv} = 58,400^*$



O.p.:  
 $F_{reg} = 15,394^*$   
 $F_{desv} = 1,571^{n.s.}$   
O.a. e O.g.:  
 $F_{reg} = 5,191^*$   
 $F_{desv} = 10,765^*$

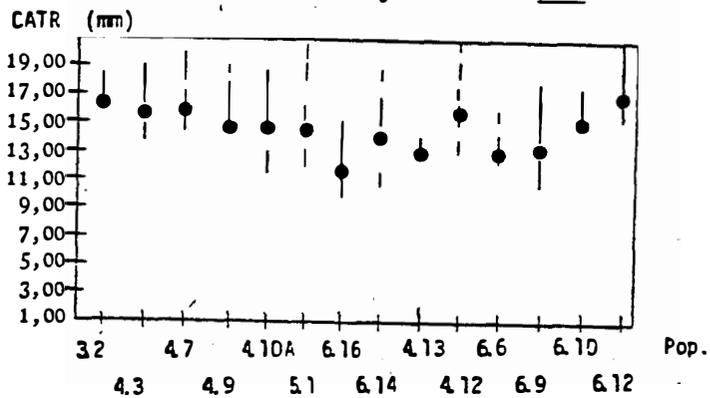


Fig. 5.2.14. Distribuição dos valores do Comprimento de Arista (CAR, em cima) e do Comprimento de Antera (CATR, embaixo), em 14 populações (3.2 a 6.14, *D. glumaeapatula*; 4.13 e 4.12, *D. alta*; restantes, *D. grandiglumis*). Acima dos gráficos, os grupos formados pelo teste de Tukey; à sua esquerda, a análise de variância para regressão. Os círculos pretos indicam os pontos médios de cada população.

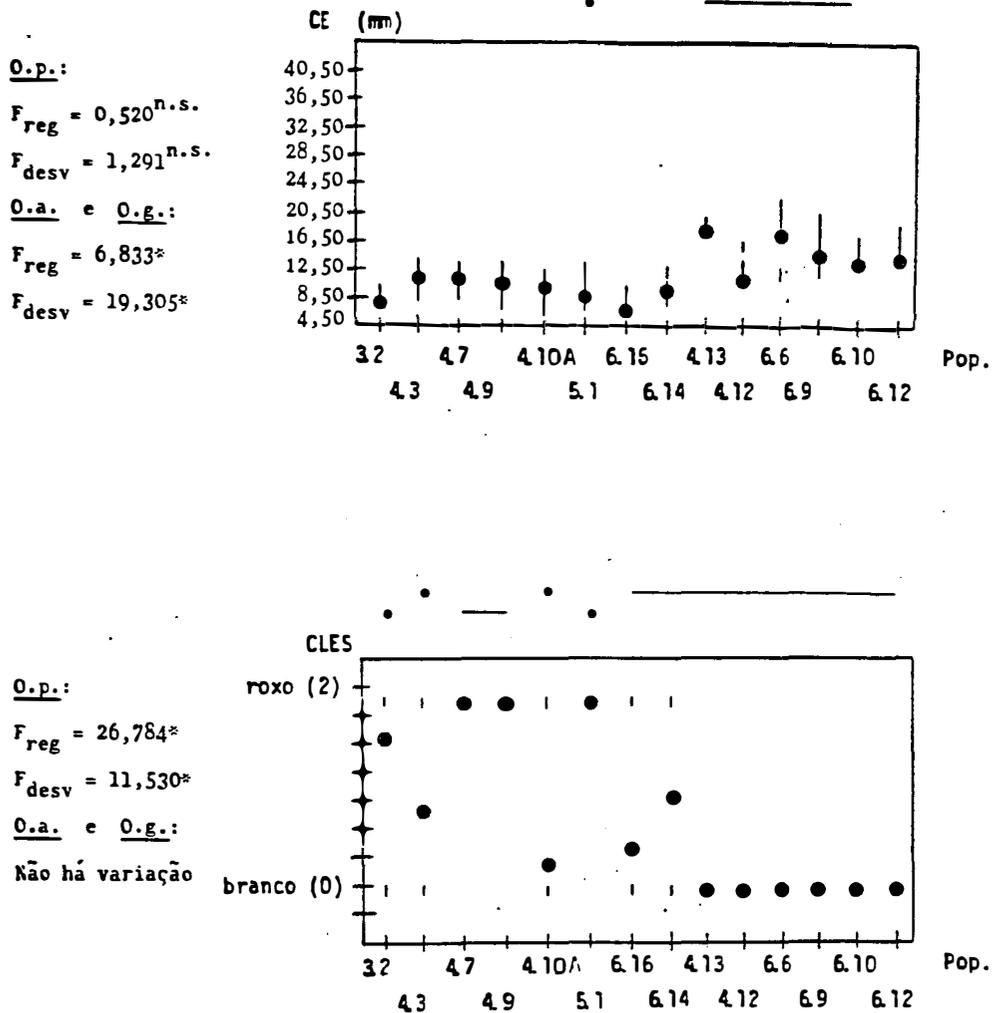


Fig. 5.2.15. Distribuição dos valores do Comprimento de Estigma (CE, em cima) e da Coloração de Estigma (CLES, embaixo), em 14 populações (3.2 a 6.14, *O. glumaepatula*; 4.13 e 4.12, *O. alta*; restantes, *O. grandiglumis*). Acima dos gráficos, os grupos formados pelo teste de Tukey; à sua esquerda, a análise de variância para regressão. Os círculos pretos indicam os pontos médios de cada população.

Suspeitamos que uma fração considerável da dispersão também seja realizada diretamente pelos cursos d'água (indiretamente os rios a realizam pelas aves, que são aquáticas e percorrem os cursos d'água). Entretanto, a arista também tem a função de fixar a espiguetta no lodo do leito dos rios e lagos; as espínulas antrorsas agem como arpões e fazem com que o antécio apenas se aprofunde, e não saia do lodo.

Se a hipótese da dispersão pelos rios estiver correta, o que depende em parte da capacidade de flutuação da espiguetta, haveria uma tendência de acumulação da variabilidade genética proveniente das bacias afluentes na região da foz do Amazonas. A verificação de tal fenômeno necessitaria da inclusão da eletroforese de isoenzimas nos métodos de investigação.

28 e 29. CATR- Comprimento de antera e CE- Comprimento de estigma (Fig. 5.2.14. e 5.2.15). Estes dois caracteres serão considerados em conjunto porque estão envolvidos na mesma função, a polinização, e tendem a ser maiores em ecótipos que apresentam altas taxas de alogamia quando comparados aos autógamos. De fato, embora os dados de *O. sativa*, autógama, não sejam mostrados no gráfico, as médias e os valores mínimos e máximos indicam que seus estigmas e anteras são nitidamente menores que os de *Oryzae* selvagens, que têm taxa de cruzamento intermediária. O peso de anteras, e, conseqüentemente, seu comprimento, estão positivamente correlacionados com a perenialidade e negativamente correlacionados com o esforço reprodutivo.

Os estigmas das tetraplóides são nitidamente maiores que os de *O. glumaepatula*, com pouca intersecção; apesar disso, o teste de Tukey não as separa, nem as tetraplóides entre si; já as anteras não apresentam limites característicos para cada espécie; os comprimentos são muito semelhantes em média; há variabilidade intrapopulacional grande. As regressões lineares dão resultados incoerentes com os dos outros caracteres: *O. glumaepatula* apresenta um cline em CATR, e as tetraplóides em CE, decrescentes a montante, quando era de se esperar o contrário em ambas situações; as tetraplóides apresentam um cline climático em CATR, ascendente a montante ( $F_{reg} = 5,2$ ), o que é mais compreensível.

O estigma parece ser uma das únicas peças reprodutivas a exibir o gigantismo próprio dos poliplóides. Não se pode descartar a possibilidade de a possível maior taxa de cruzamentos nas espécies poliplóides ter sido provocada pela simples duplicação do número de cromossomos.

A variabilidade intrapopulacional sugere que haja também variabilidade quanto à taxa de cruzamentos. O valor das duas variáveis nas espécies selvagens relativamente ao da espécie cultivada permite supor uma alta taxa de cruzamentos, embora comparações entre espécies não deixem de ser arriscadas.

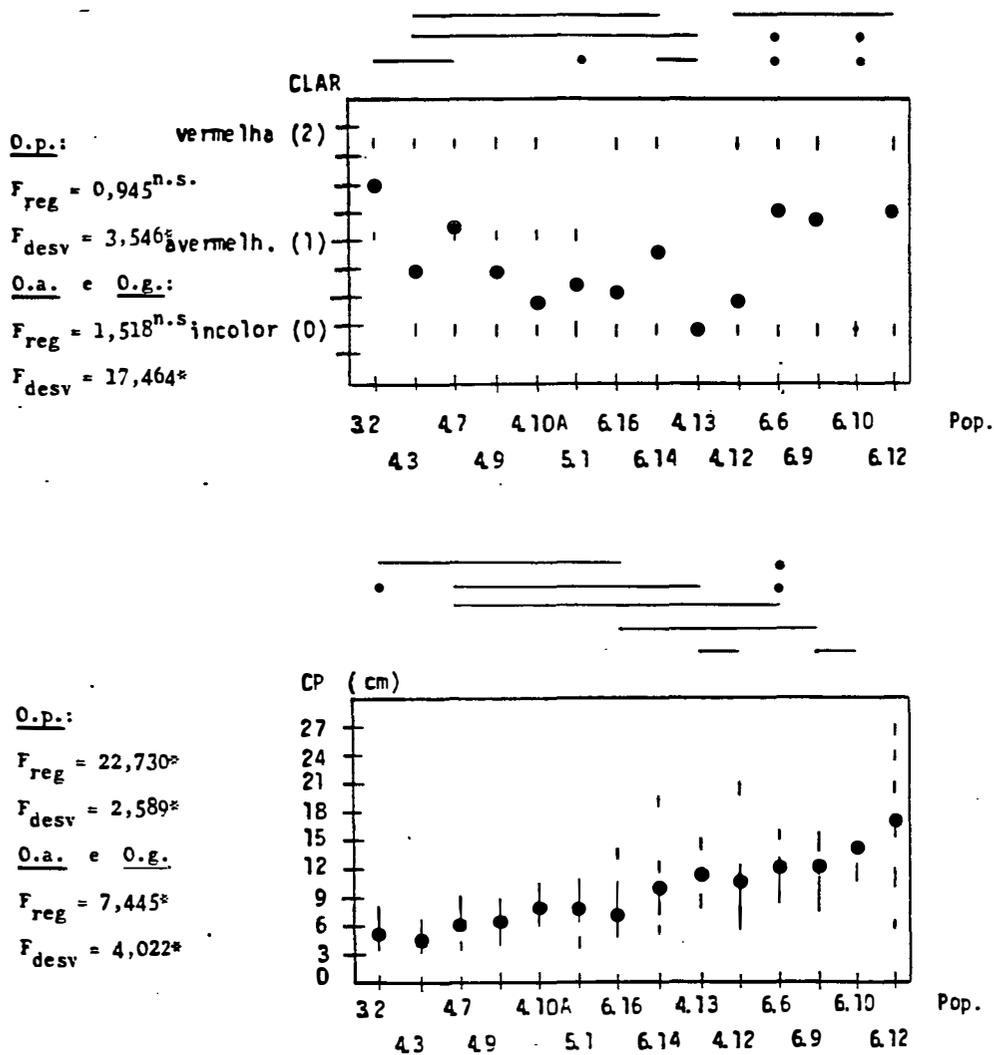


Fig. 5.2.16. Distribuição dos valores da Coloração de Arista (CLAR, em cima) e do Comprimento de Panícula (CP, embaixo), em 14 populações (3.2 a 6.14, *O. glumaepatula*; 4.13 e 4.12, *O. alta*; restantes, *O. grandiglumis*). Acima dos gráficos, os grupos formados pelo teste de Tukey; à sua esquerda, a análise de variância para regressão. Os círculos pretos indicam os pontos médios de cada população.

30. CLES- Coloração de estigma (Fig. 5.2.15.). *O. glumaepatula* foi a única a apresentar bimorfismo para coloração de estigma. As populações tiveram as seguintes frequências de colorações: 0,90 roxo : 0,10 branco (3.2); 0,36 roxo : 0,64 branco (4.3); 1,00 roxo (4.7); 1,00 roxo (4.8); 1,00 roxo (4.9); 0,14 roxo : 0,86 branco (4.10.A); 1,00 roxo (5.1); 0,20 roxo : 0,80 branco (6.16); 0,50 roxo : 0,50 branco (6.14). Em *O. alta* e *O. grandiglumis* as populações eram todas monomórficas para cor branca. Não se sabe o tipo de herança do caráter, mas deve ser oligogênica, de modo que poderá certamente ser utilizada como marcador. A possível função adaptativa das cores de estigma é desconhecida. A polinização em *Oryzae* selvagens é feita pelo vento, dispensando ornamentação floral típica de flores entomófilas ou ornitófilas. Em condições experimentais, as flores das 3 espécies foram visitadas por moscas do gênero *Pseudodorus* e de outro não identificado, ambos da família Syrphidae, mas esses insetos não tem órgãos transportadores de pólen e são apenas polinívoros. Na Amazônia, pelo menos uma espécie de abelha visita as flores de *Oryza* (observação nossa), mas não se sabe sobre o seu papel na polinização.

31. CLAR- Coloração da arista (Fig. 5.2.16.). Todas as espécies apresentaram ou bi- ou trimorfismo para este caráter. Três populações tetraplóides foram monomórficas para arista incolor. As frequências de coloração nas populações foram as seguintes: *O. glumaepatula*: 0,50 avermelhada : 0,50 vermelha (3.2); 0,70 incolor : 0,30 vermelha (4.3); 0,38 incolor : 0,15 avermelhada : 0,46 (4.7); 0,88 incolor : 0,12 vermelha (4.8); 0,46 incolor : 0,46 avermelhada

: 0,08 vermelha (4.9); 0,70 incolor : 0,20 avermelhada : 0,10 vermelha (4.10.A); 0,50 incolor : 0,50 avermelhada (5.1); 0,78 incolor : 0,22 vermelha (6.16); 0,57 incolor : 0,43 vermelha (6.14); *O. alta*: 1,0 incolor (4.1); 1,0 incolor (4.13); 0,83 incolor : 0,17 vermelha (4.12); *O. grandiglumis*: 0,33 incolor : 0,67 vermelha (6.6); 0,40 incolor : 0,60 vermelha (6.9); 1,00 incolor (6.10); 0,33 incolor : 0,67 vermelha (6.12); *O. sativa*: 1,00 incolor. A função da coloração da arista é desconhecida; poder-se-ia pensar em atrativo para as aves dispersoras. Valem aqui as mesmas observações feitas no item 5.2.1.30.

### 32. CP- Comprimento de panícula (Fig. 5.2.16.).

As médias de *O. glumaepatula* aumentam da foz em direção à nascente, com  $F_{reg}$  altamente significativo: mas as distribuições de cada população se sobrepõem bastante; as médias das tetraplóides são maiores que as das diplóides, e as de *O. grandiglumis* maiores que as de *O. alta*, de modo que a regressão é significativa. Em taxonomia, no entanto, as amplitudes valem mais que as médias, e aquelas se sobrepõem também ao se compararem as espécies, de modo que o caráter não tem muito poder discriminatório. O teste de Tukey não forma grupos nítidos. A forma das panículas é bem característica nas tetraplóides e nas diplóides. A panícula de *O. alta* e de *O. grandiglumis* é laxa, com ramificações geralmente arqueadas para baixo, e longas; as ramificações, especialmente as mais basais surgem em verticilos de 3 ou 4 e são mais finas. A panícula de *O. glumaepatula* é contrata, com ramificações mais grossas e não arqueadas e não verticiladas. Com o olho bem treinado, é possível reconhecer panículas degranadas e semi-decompostas de tetraplóides e de diplóides.

## II) Caracteres Fenológicos

### - Vegetativos

33. DPE. Dias para a emergência (Fig. 5.2.17.). Houve muita variabilidade intrapopulacional nas três espécies, e as distribuições são grandes e sobrepostas a ponto de tirar deste caráter qualquer valor taxonômico - as médias de população não são significativamente diferentes. Não se verificou nenhum padrão clinal de variação em nenhuma população.

Foram calculados os  $IVE_R$ 's para cada população. As médias de cada espécie foram as seguintes: *D. glumaepatula*: 0,130; *D. alta*: 0,107; *D. grandiglumis*: 0,112. Estes resultados não são coerentes com os do experimento da germinação, em que a ordem decrescente de  $IVE_R$  foi *D. alta* > *D. glumaepatula* > *D. grandiglumis*. A razão pode ser a diferença de condições ambientais nos dois experimentos: no experimento de morfometria, as temperaturas não eram constantes e o controle ambiental era bem menor que nas estufas do experimento de germinação; a temperatura média no campo provavelmente não coincidiu com nenhuma das 5 temperaturas do experimento de germinação. Além disso, o número de sementes no experimento de germinação foi muito maior, de modo que no ensaio de campo pode ter havido uma maior influência do acaso nos resultados.

### - Reprodutivos

Os quatro últimos caracteres são relacionados com o florescimento. Apresentamos a seguir a descrição dos resultados de cada um e deixamos para discutí-los conjuntamente no final.

34. NDF- Número de dias para o começo do florescimento (Fig. 5.2.17.). Com base nas distribuições de valores e nas médias, pode-se dizer que *O. alta* é mais tardia que *O. grandiglumis* ( $F_{reg} = 11,9$  e  $b = -0,107$ ) e que *O. glumaepatula*. Existe grande variabilidade intrapopulacional para o começo da época de florescimento e muita intersecção entre populações. Em *O. glumaepatula*, há uma tendência significativa a um aumento do NDF no sentido foz-nascente. O desvio padrão intrapopulacional do NDF (tab. 5.2.1.) variou de 50,97, na população 6.14., a um mínimo de 4,78, na população 3.2., do Marajó.

35. AMF- Amplitude de florescimento (Fig. 5.2.18.). Trata-se da amplitude intra-individual da data de florescimento, portanto o gráfico mostra as amplitudes populacionais das amplitudes intra-individuais. As médias e o gráfico mostram claramente que as plantas de *O. glumaepatula* permanecem mais tempo florescendo que as tetraplóides, mas o teste de Tukey não chega a separar dois grupos. Em *O. glumaepatula* não foi verificado nenhum cline; apenas 3.2 e 4.7 têm amplitudes destacadamente maiores que as das outras. As tetraplóides tampouco apresentaram cline.

O.p.:

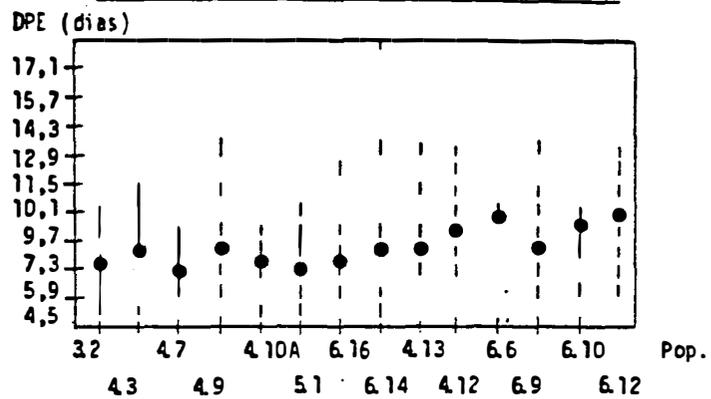
$$F_{\text{reg}} = 1,285^{\text{n.s.}}$$

$$F_{\text{desv}} = 1,352^{\text{n.s.}}$$

O.a. e O.g.:

$$F_{\text{reg}} = 0,125^{\text{n.s.}}$$

$$F_{\text{desv}} = 0,463^{\text{n.s.}}$$



O.p.:

$$F_{\text{reg}} = 5,325^*$$

$$F_{\text{desv}} = 1,947^{\text{n.s.}}$$

O.a. e O.g.:

$$F_{\text{reg}} = 11,923^*$$

$$F_{\text{desv}} = 6,101^*$$

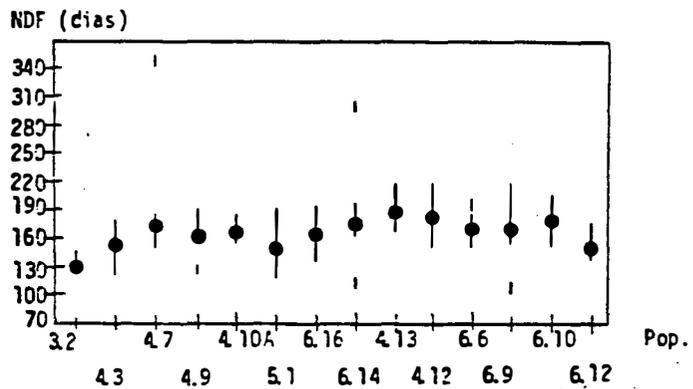


Fig. 5.2.17. Distribuição dos valores de Dias para a Emergência (DPE, em cima) e de Número de Dias para o Florescimento (NDF, embaixo), em 14 populações (3.2 a 6.14, *O. glumaepatula*; 4.13 e 4.12, *O. alta*; restantes, *O. grandiglumis*).

36. DDF- Desvio padrão intraindividual da data do florescimento (Fig. 5.2.18.). O padrão de variação deste caráter assemelhou-se muito ao de AMF. *O. glumaepatula* apresentou uma maior dispersão intra-individual das datas de surgimento de panículas do que as tetraplóides, indicando que a sua grande amplitude não é decorrente apenas da existência de *outliers*. Mesmo assim, os dois grupos não separados pelo teste de Tukey. Em *O. glumaepatula*, também as populações 3.2 e 4.7 apresentaram maiores valores. A amplitude do caráter foi maior em *O. glumaepatula*; houve grande variabilidade intrapopulacional nessa espécie, ou seja, numa mesma população, existem plantas com período de florescimento curto e outras com período de florescimento longo. A variação encontrada nas tetraplóides está contida na de *O. glumaepatula*. Graças à sobreposição de valores, este caráter não tem muito valor taxonômico, e é, além disso, um tanto incômodo de medir. A análise de regressão não revelou nenhum cline. As médias populacionais de *O. sativa* foram 81,71 e 131,31.

37. DMF- Dia médio de florescimento (Fig. 5.2.19.). As médias individuais de dias para o florescimento se distribuem por um intervalo maior em *O. glumaepatula* do que nas tetraplóides. As médias populacionais são maiores também em *O. glumaepatula*. As de *O. sativa* foram 203,73 e 186,91. Apesar de haver diferença entre as médias das populações de *O. glumaepatula* e das tetraplóides, há uma faixa de valores de DMF mais ou menos comum a todas as espécies e que coincide com os picos de florescimento, entre 180 e 210 dias. O teste de Tukey não separou as espécies.

O.p.:

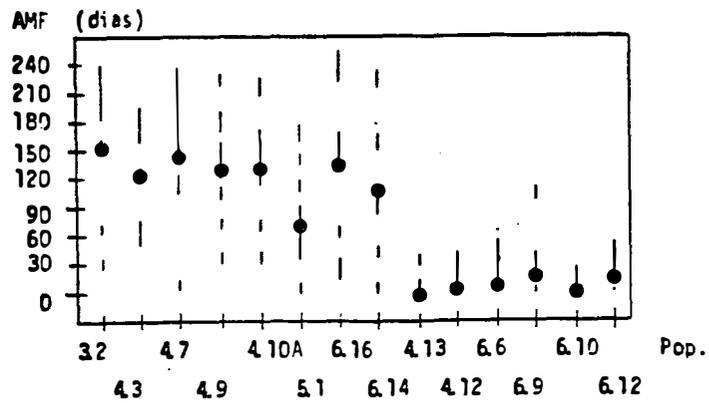
$$F_{reg} = 2,205^{n.s.}$$

$$F_{desv} = 0,444^{n.s.}$$

O.a. e O.g.:

$$F_{reg} = 0,097^{n.s.}$$

$$F_{desv} = 2,120^{n.s.}$$



O.p.:

$$F_{reg} = 2,023^{n.s.}$$

$$F_{desv} = 1,253^{n.s.}$$

O.a. e O.g.:

$$F_{reg} = 0,530^{n.s.}$$

$$F_{desv} = 2,282^{n.s.}$$

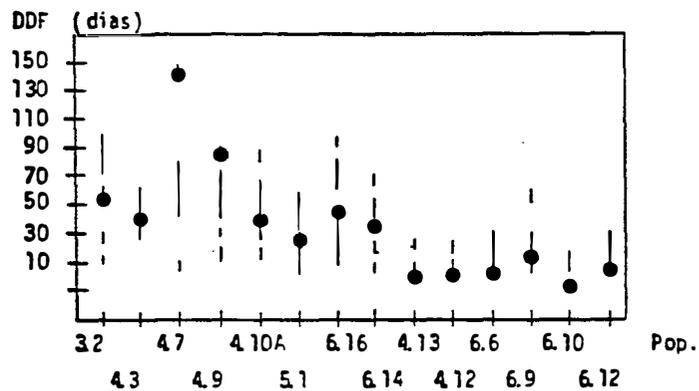


Fig. 5.2.18. Distribuição dos valores da Amplitude de Florescimento (AMF, em cima) e do Desvio Padrão dos Dias para o Florescimento (DDF, embaixo), em 14 populações (3.2 a 6.14, *O. glumaepatula*; 4.13 e 4.12, *O. alta*; restantes, *O. grandiglumis*).

### O padrão de florescimento em *Oryzae* amazônicas.

As figuras 5.2.20. a 5.2.24. mostram os histogramas das frequências de florescimento de cada uma das populações incluídas neste trabalho ao longo do ano de 1990 e começo de 1991, cobrindo um período de pouco mais de um ano. As populações se sucedem na ordem *O. glumaepatula*, *O. alta*, *O. grandiglumis* e *O. sativa* e da foz para a nascente dentro das três primeiras. O período anterior a abril não é mostrado pois nenhuma planta floresceu nessa época. A unidade de florescimento foi a panícula. Estes gráficos foram montados a partir da mesma base de dados de onde foram extraídos NDF, AMF, DMF, e DDF; estas variáveis são uma súmula dos histogramas, mas estes são muito mais informativos. A figura 5.2.25. mostra dois histogramas: o superior é a somatória de todos os histogramas anteriores e, portanto, é referente aos dados experimentais; o inferior, colocado de modo que as datas nas abscissas coincidam na mesma vertical, foi montado com os dados de coleta das 101 exsicatas que possuíam tal informação, dentre as 148 pesquisadas nos herbários; refere-se, pois, ao florescimento na natureza. Na figura 5.2.26. estão dispostos de maneira mais conveniente para comparação os intervalos de florescimento de cada um dos materiais ao longo do tempo do ensaio.

O.p.:  
 $F_{reg} = 0,033^{n.s.}$   
 $F_{desv} = 2,076^{n.s.}$   
O.a. e O.g.:  
 $F_{reg} = 15,523^*$   
 $F_{desv} = 5,242^*$

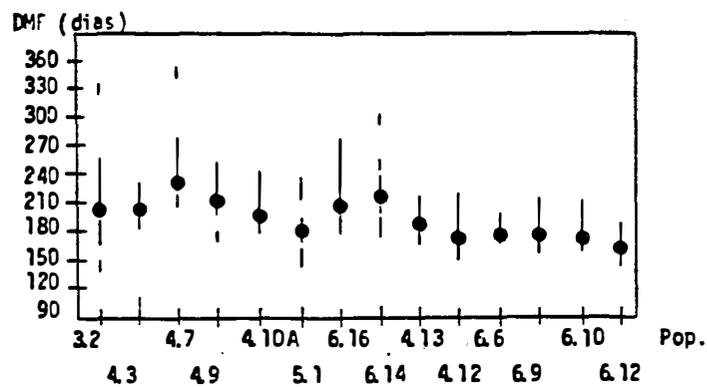


Fig. 5.2.19. Distribuição dos valores do Dia Médio de Florescimento (DMF), em 14 populações (3.2 a 6.14, *O. glumaepatula*; 4.13 e 4.12, *O. alta*; restantes, *O. grandiglumis*).

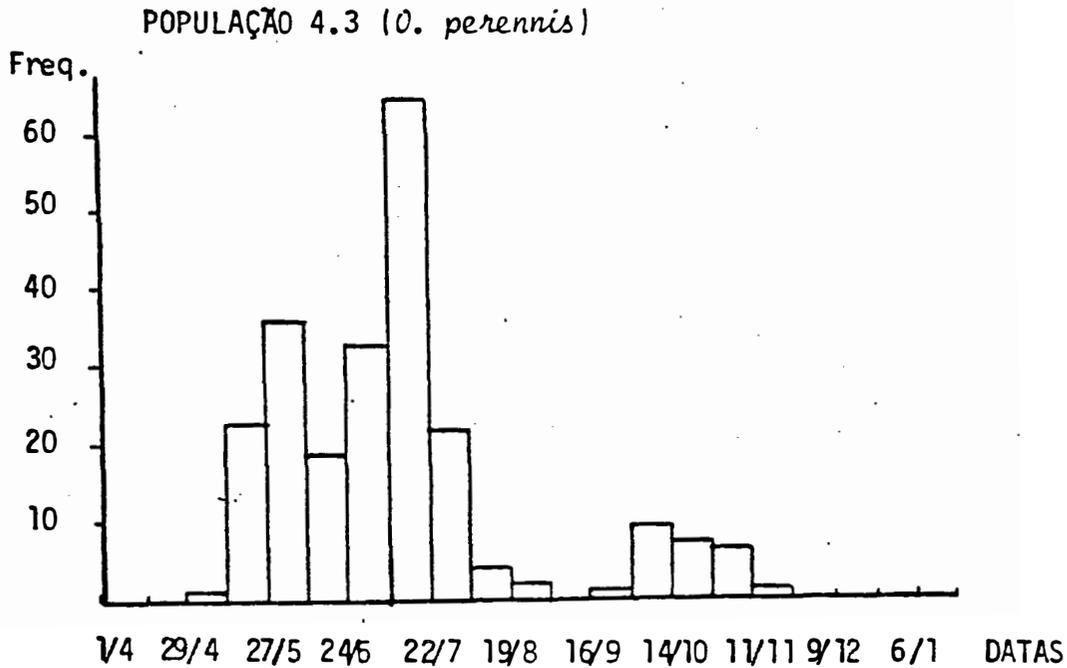
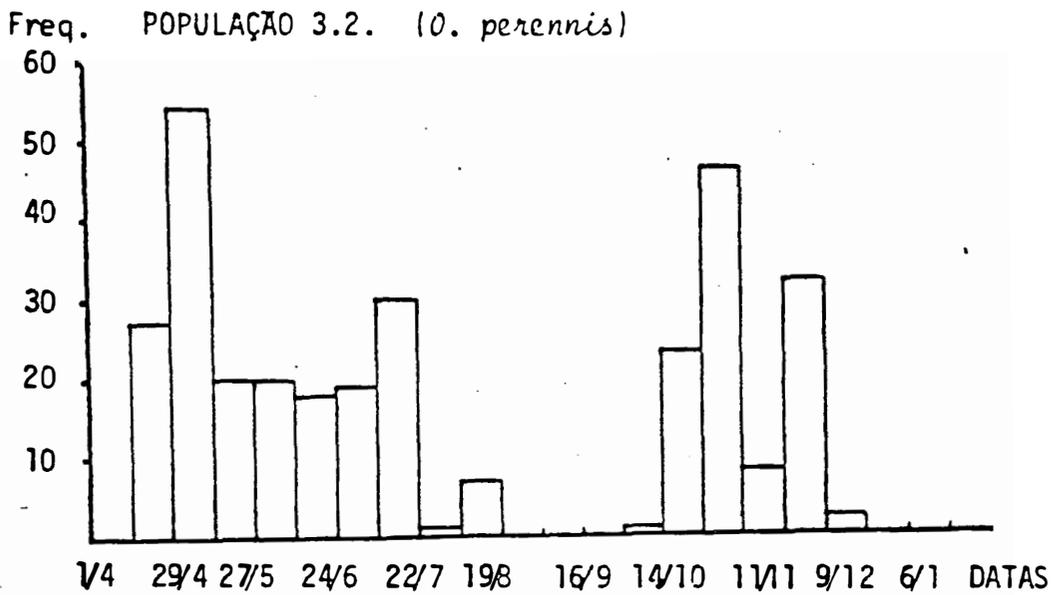


Fig. 5.2.20. Distribuição do florescimento das populações 3.2 e 4.3 no decorrer do ano. As frequências são absolutas.

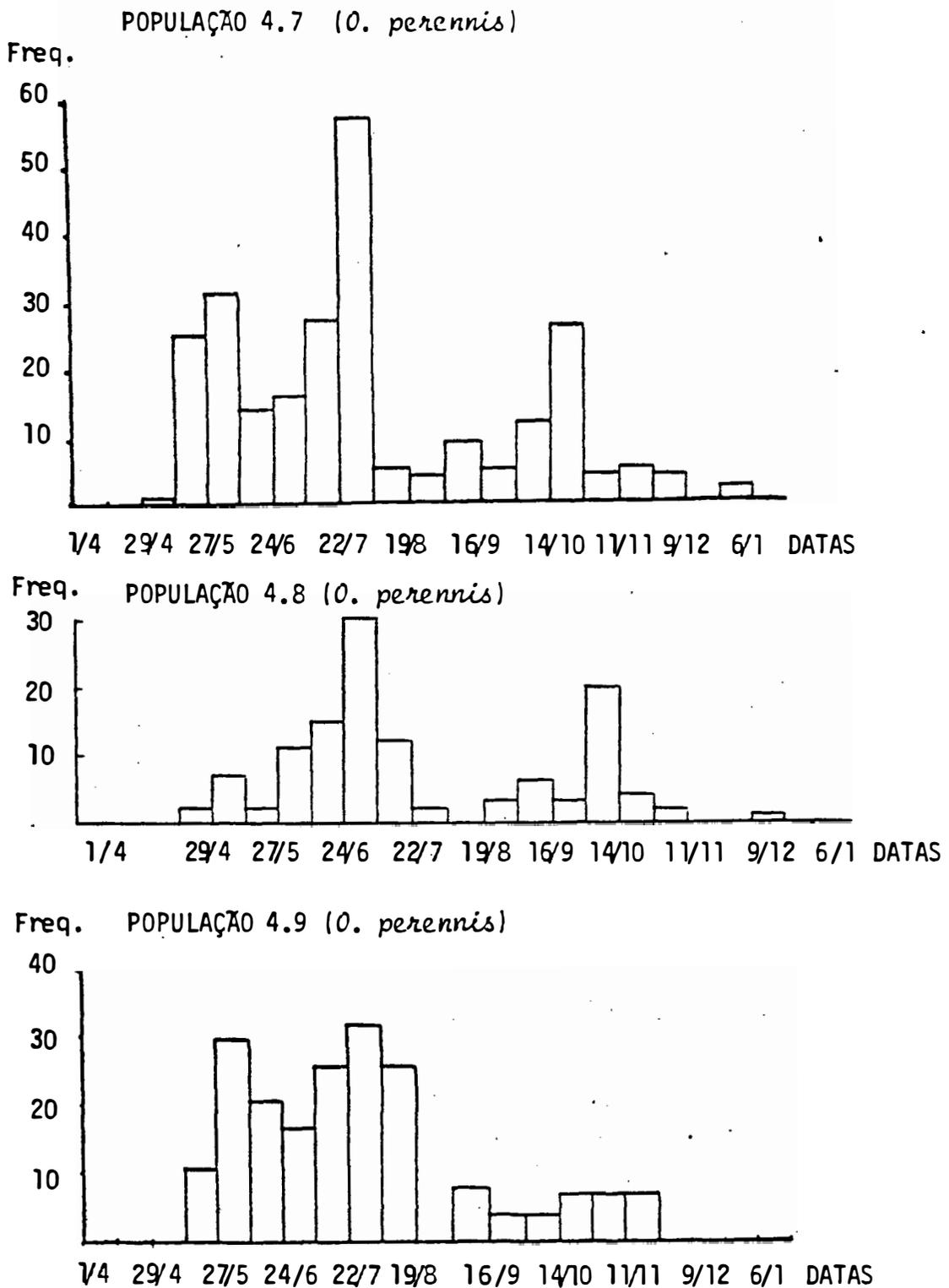


Fig. 5.2.21. Distribuição do florescimento das populações 4.7, 4.8 e 4.9 no decorrer do ano. As frequências são absolutas.

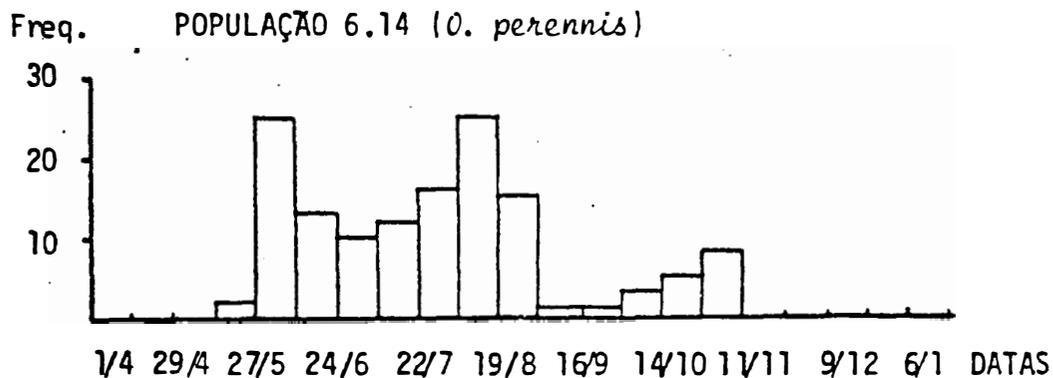
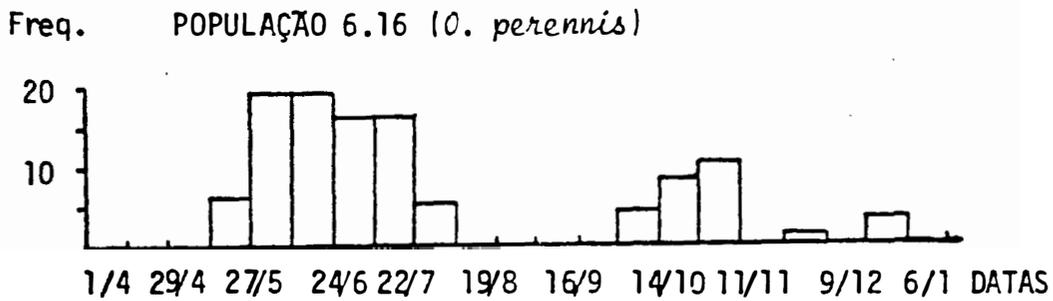
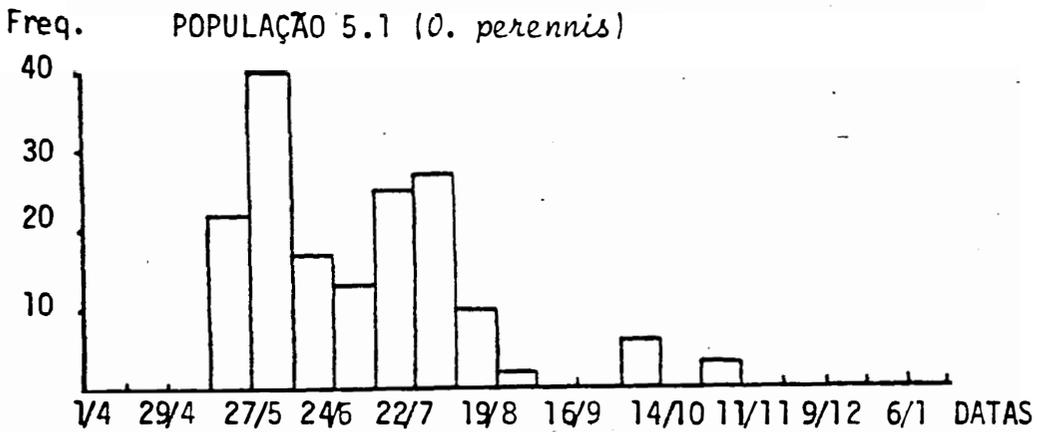
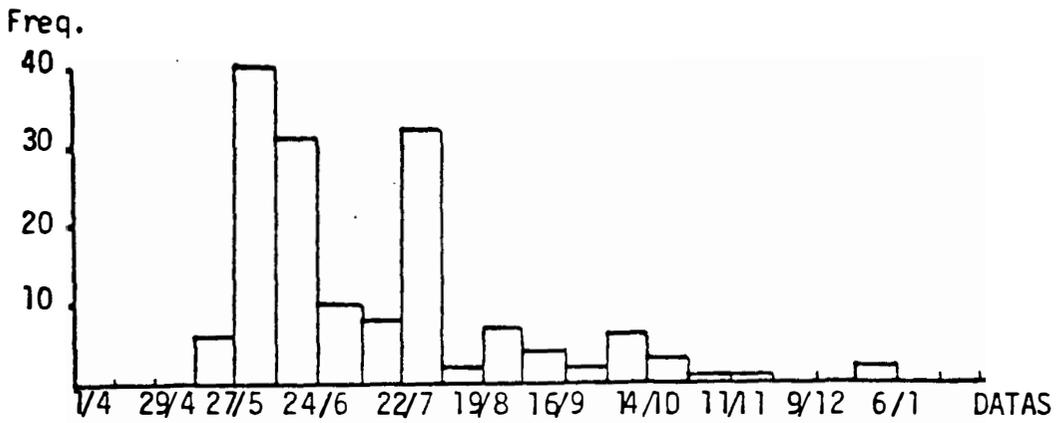


Fig. 5.2.22. Distribuição do florescimento das populações 4.10.A, 5.1, 6.16 e 6.14 no decorrer do ano. As frequências são absolutas.

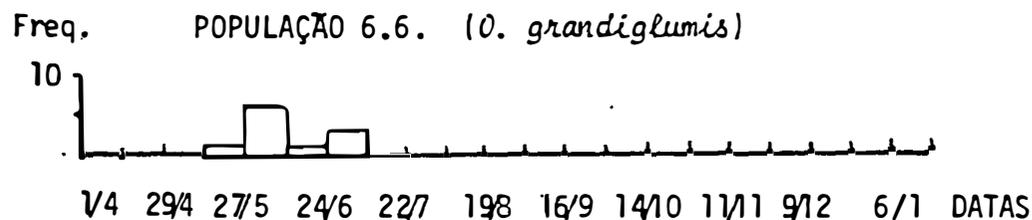
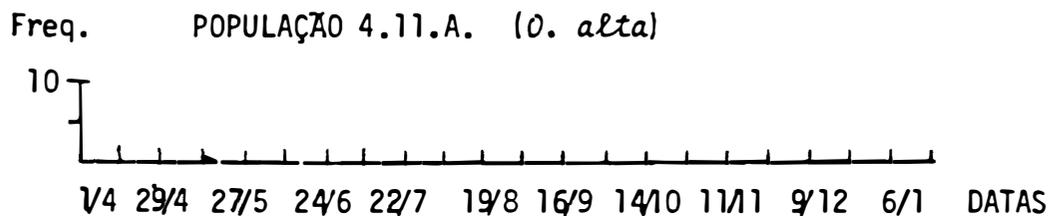
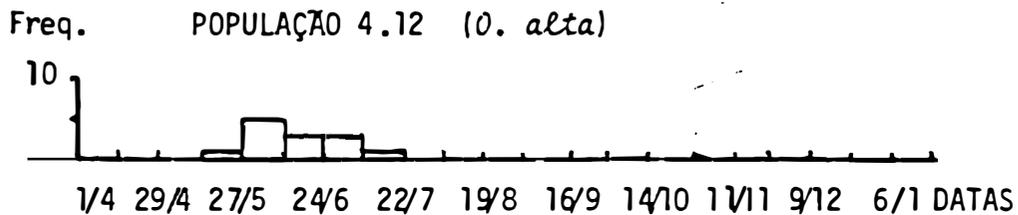
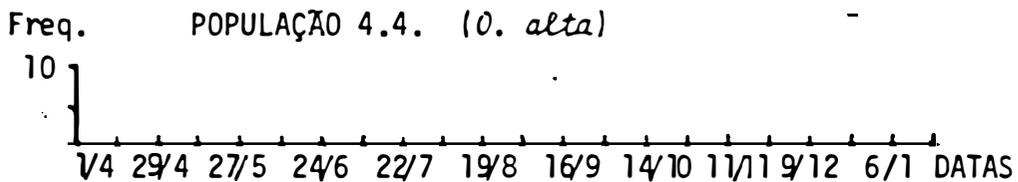
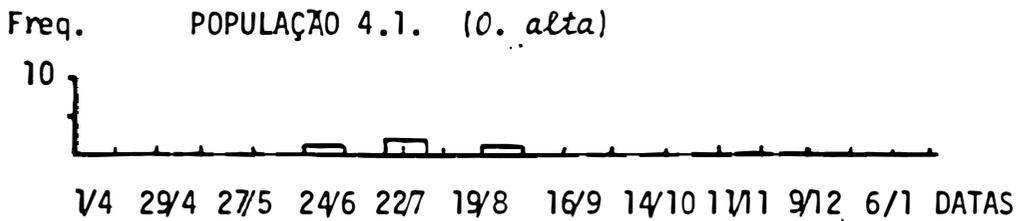
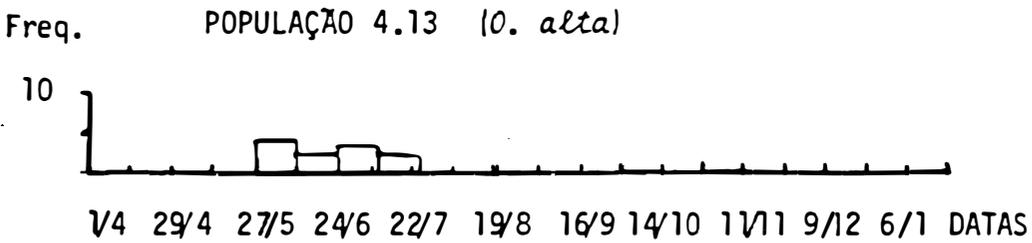


Fig. 5.2.23. Distribuição do florescimento das populações 4.13, 4.1, 4.4, 4.12, 4.11.A e 6.6 no decorrer do ano. As frequências são absolutas.

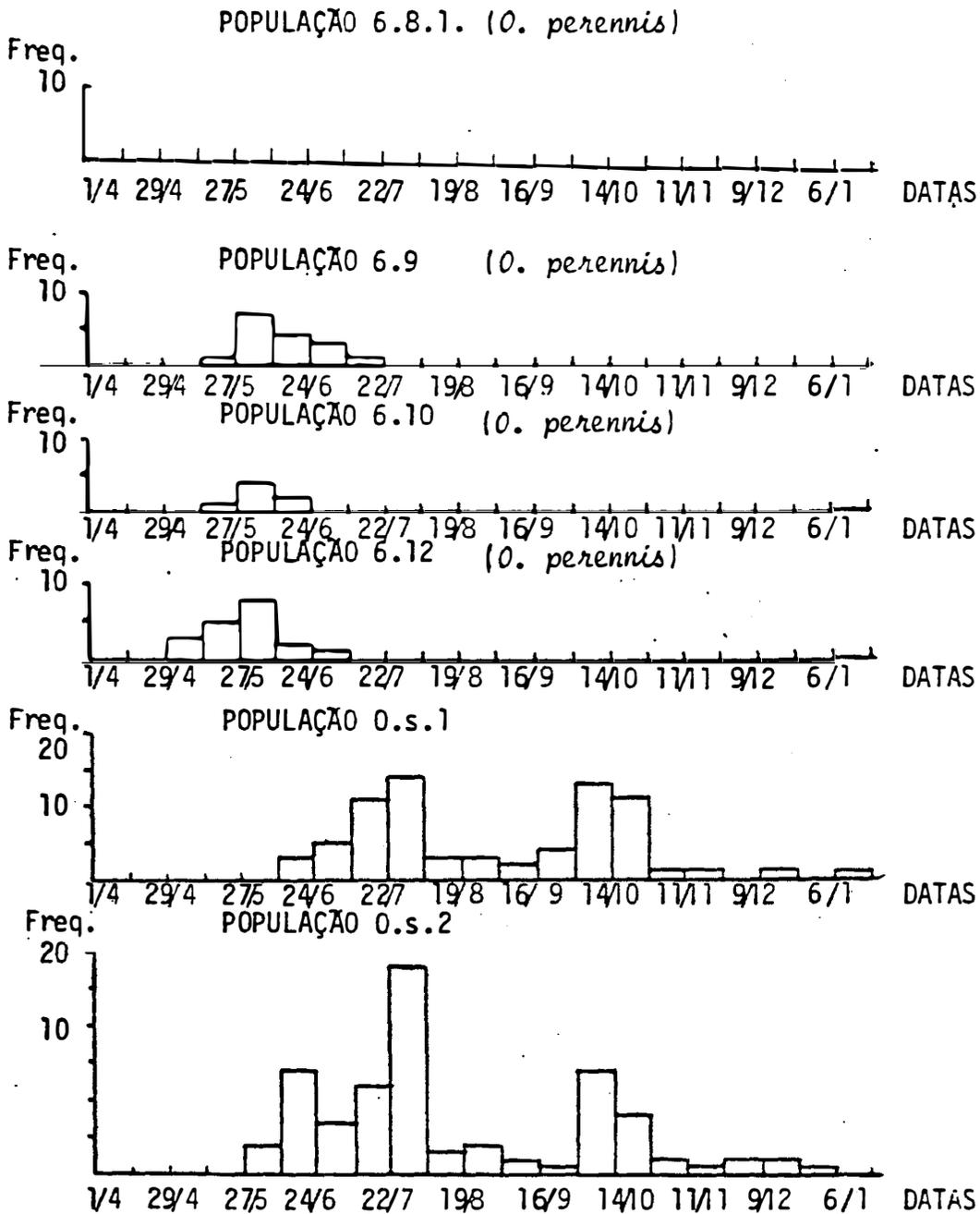
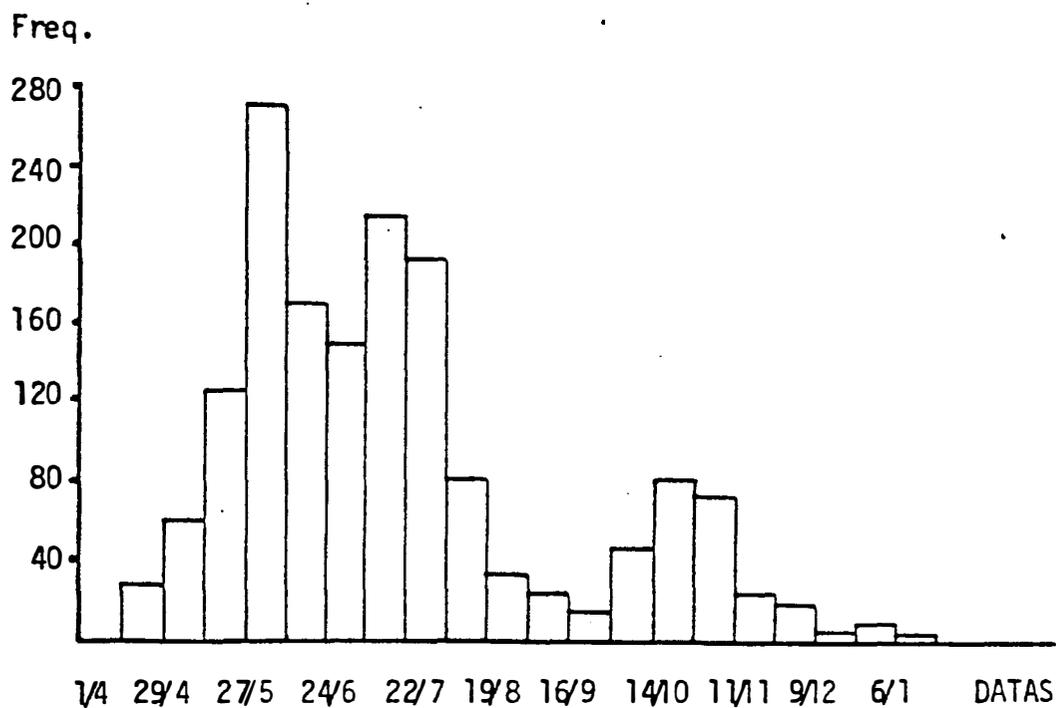


Fig. 5.2.24. Distribuição do florescimento das populações 6.8.1, 6.9, 6.10, 6.12, 0.s.1 e 0.s.2 no decorrer do ano. As frequências são absolutas.

## TOTAIS DO ENSAIO



## TOTAIS NA NATUREZA

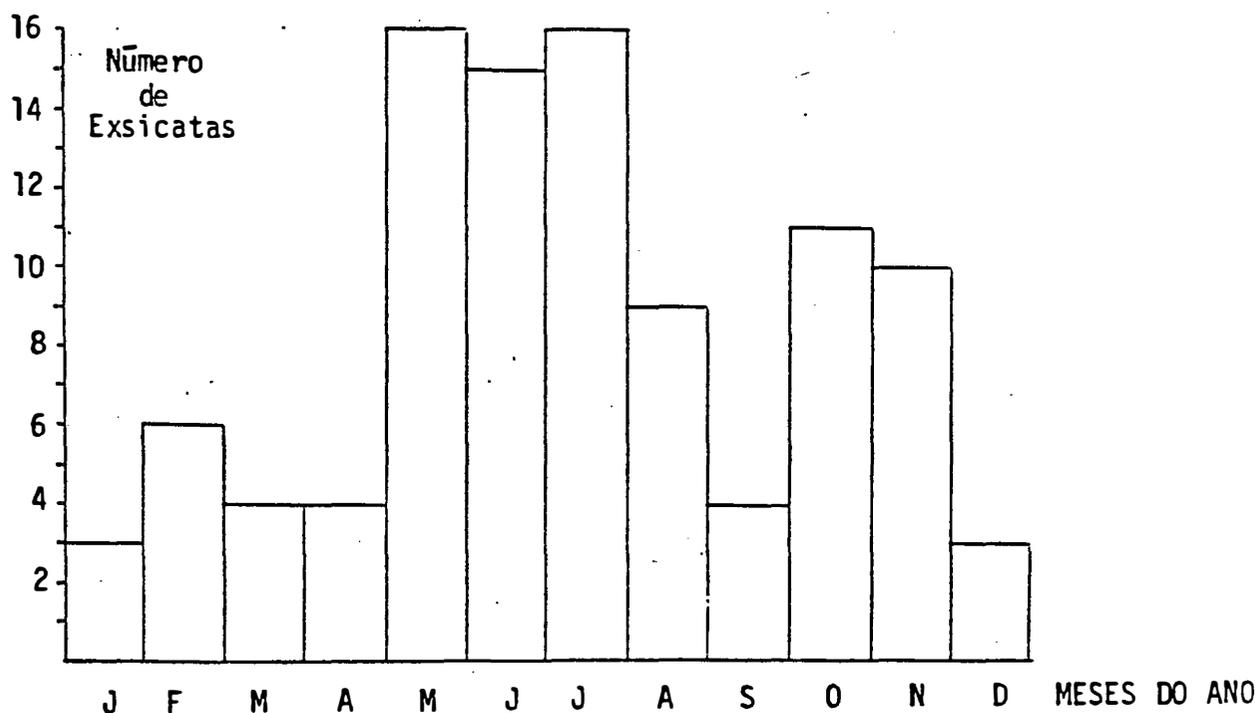


Fig. 5.2.25. Distribuição do florescimento total das populações do ensaio (em cima) e do florescimento total na natureza com base em exsicatas. As datas dos dois gráficos coincidem aproximadamente na vertical, de modo a torná-los mais facilmente comparáveis.

Da análise desses gráficos, algumas considerações podem ser feitas:

1) Existe um padrão de distribuição de florescimento nessas espécies, e ele é bimodal na maioria das populações de *O. glumaepatula* e unimodal na maioria das populações tetraplóides. Em *O. glumaepatula*, ocorre um pico de florescimento entre abril e agosto, seguido de um decréscimo que chega a anular a produção de flores em algumas populações, e um outro pico, menor que o primeiro, de outubro a dezembro.

O pico único de florescimento das tetraplóides ocorre de maio a junho e o florescimento cessa por completo no segundo semestre.

Curiosamente, *O. sativa* apresenta um padrão bimodal muito semelhante ao de *O. glumaepatula*.

2) Houve populações inteiras que não floresceram em todo o período pesquisado e, mesmo dentro de populações que floresceram, houve algumas plantas que não chegaram a florescer. Em *O. alta*, duas populações deixaram de florescer: 4.4, da região dos Lagos de Monte Alegre, e 4.11.A, da localidade de Jacaré, no Lago Grande de Monte Alegre, margem oeste. A população 4.1, também de Monte Alegre e localizada a 1 ou 2 Km de 4.4, e a população 4.12, situada no Lago Grande de Monte Alegre, a poucas centenas de metros de 4.11.A, floresceram plenamente.

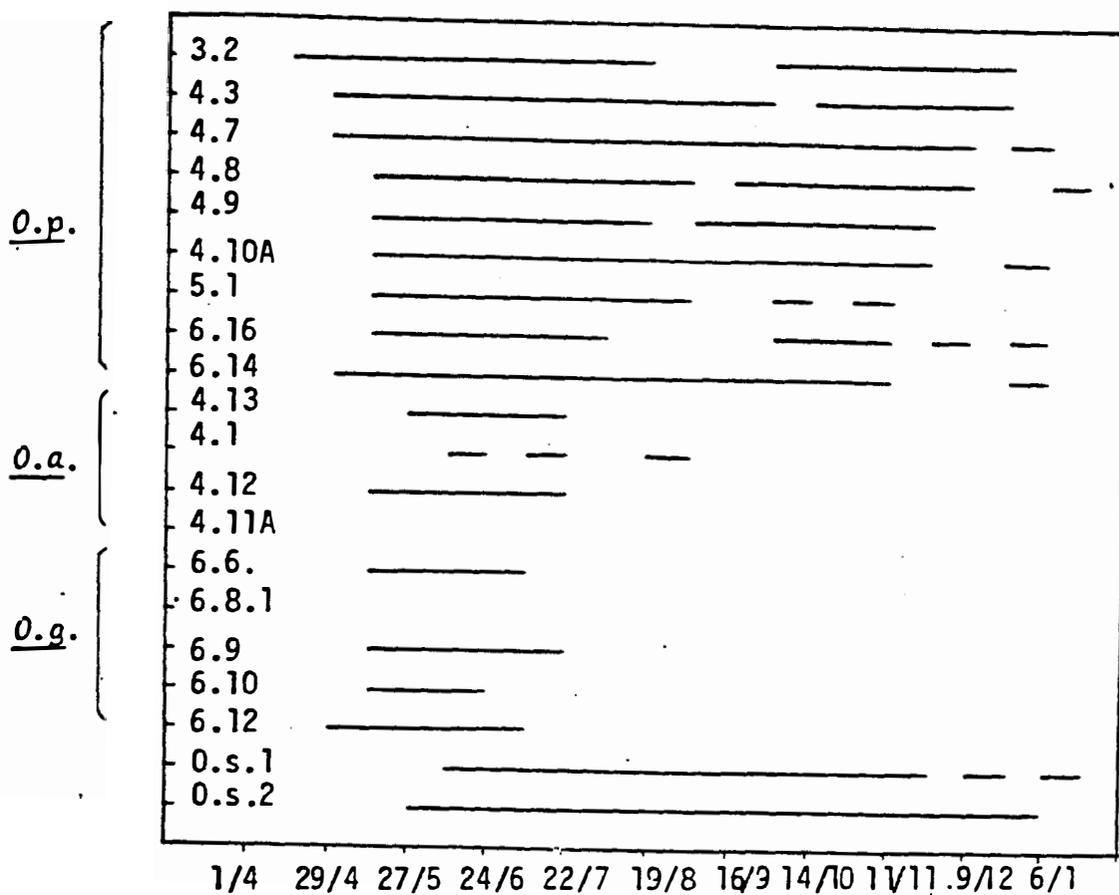


Fig. 5.2.26. Distribuição dos períodos de florescimento de todas as populações do ensaio. As datas referem-se a 1990.

Em *O. grandiglumis*, a população 6.8.1, coletada na Ilha da Marchantaria, não produziu nenhuma panícula, enquanto que 6.10, da ponta do Catalão, a poucas centenas de metros, floresceu plenamente.

Em *O. glumaepatula*, algumas plantas da população 4.3 não floresceram, mas o restante o fez por um período bem dilatado.

3) Como se observa na figura 5.2.25., houve uma correspondência notável entre os padrões de florescimento em condições experimentais e na natureza. Pode-se objetar que as frequências baseadas em exsicatas podem estar viciadas; essas frequências dependem das datas escolhidas pelos botânicos coletores para fazer expedições. É uma objeção válida, mas os dados são numerosos, provenientes de vários herbários, de várias expedições, de vários botânicos em várias décadas, o que deve ter atenuado possíveis vieses. Além disso, a correspondência entre gráficos revelada na figura 5.2.25. seria uma coincidência estupenda. Por isso, embora com reservas, assumimos neste trabalho que o histograma das exsicatas é representativo e cumpre pois tentar explicar o padrão de florescimento da Amazônia, para o que podem ser propostas as seguintes hipóteses:

1) As *Oryzae* selvagens são sensíveis às variações de fotoperíodo e daí a concentração de florescimento num ou em dois períodos. Ocorreria variabilidade intra-e interpopulacional para esta sensibilidade, daí decorrendo as variações de valores encontradas em NDF e AMF. Resta o problema do vale entre os dois picos de florescimento. Pode ser que esse vale, que coincide com o

período em que as águas baixam, seja causado por uma possível mortandade em massa de módulos de *Dryza* devido a um repentino estresse hídrico ou ao enroscamento das plantas nos galhos antes submersos da mata de igapó, fenômeno que foi observado em agosto de 1988 durante a coleta. Algumas semanas depois, as populações se recomporiam e produziriam um novo pico. Por um lado, a hipótese recebe reforço da informação de que existem variedades de arroz na Ásia sensíveis a variações de até um minuto no fotoperíodo, o que seria necessário na Amazônia, onde o fotoperíodo varia muito pouco. Por outro lado, o que explicaria o vale no histograma relativo ao experimento em Piracicaba, em que não haveria mata de igapó nem estresse hídrico? Talvez o inverno, mas isso não é muito convincente; a cessação no florescimento deveria ter começado antes de agosto; pelo contrário, o pico de florescimento coincide com os dias mais frios.

Em nossa última viagem de estudos à Amazônia, que abrangeu o rio Negro, em junho/julho de 1992, notamos que várias plantas já haviam florescido e despregado do fundo dos rios e lagos, por causa da subida das águas, e flutuavam em grandes massas. Dos nós dessas plantas começavam a brotar novos perfilhos, que possivelmente viriam a se fixar no solo quando as águas baixassem, e floresceriam em seguida, ou antes mesmo de baixarem, provocando o segundo pico de florescimento.

2) A variação no nível da água dos rios e lagos, que estimula a alongação caulinar, também estimularia o florescimento. O pico de florescimento coincide grosseiramente com o pico de altura

das águas. Também neste caso, o que teria estimulado o florescimento no experimento, uma vez que o nível da água nos vasos não variou durante o ano todo?

3) A floração poderia ser influenciada pela temperatura. No entanto, quando a temperatura e a incidência de luz solar aumentam na Amazônia ocorre o inverso em Piracicaba, e o padrão de florescimento é o mesmo.

4) O florescimento seria regulado por ritmos internos das plantas. Por enquanto, com os dados de que dispomos, é difícil discutir esta hipótese.

No futuro, as hipóteses precisam ser testadas com experimentos em que se manipulem artificialmente o fotoperíodo, a temperatura e o nível da água.

Observa-se na figura 5.2.26. que existe um período do ano em que todas as populações estão florescendo simultaneamente, isto é, não ocorre barreira reprodutiva devido a dessincronia de tempos de floração. Tais barreiras devem ter outras causas. Entre *D. glumaepatula* e as tetraplóides, ocorrem barreiras citológicas, na figura da esterilidade do híbrido. As duas tetraplóides produzem híbridos férteis em cruzamentos experimentais, mas não se sabe a taxa de cruzamentos interespecíficos na natureza. Entre as populações da mesma espécie, talvez a principal barreira seja a distância geográfica, reforçada pelo exíguo tempo de viabilidade do grão de pólen (menos de 10 minutos (OKA, 1988)), o que talvez explique as diferenças tão drásticas como as anotadas acima com relação a florescimento/não florescimento, verificadas em populações

próximas. Não se sabe nada sobre a influência relativa do fluxo gênico por via de dispersão de sementes através de animais e rios.

### 5.2.2. Análise multivariada

#### - Classificação de espécies

As figuras 5.2.27 e 5.2.28 mostram a distribuição da primeira e da segunda variáveis canônicas calculadas com 17 variáveis de 20 populações, que explicam 72,5% e 11,0%, respectivamente, da variação observada nesses dados.

As figuras 5.2.29. e 5.2.30. mostram a distribuição da primeira e da segunda variáveis canônicas calculadas com base em todas as 37 variáveis mas de apenas 14 populações, que explicam 65,1% e 14,4% da variação observada nesses dados.

Os coeficientes das variáveis originais estandarizadas nas variáveis canônicas I e II em cada um dos casos acima são listados nas tabelas 5.2.3 e 5.2.4.

Na figura 5.2.27, observa-se que os 17 caracteres foram suficientes para separar perfeitamente as populações em três grupos: *O. glumaepatula*, *O. sativa* e o grupo tetraplóide, mas não discriminou *O. alta* de *O. grandiglumis*. Para distinguir estas duas, foi necessária a utilização dos 37 caracteres na variável canônica I (Fig. 5.2.29).

A segunda variável canônica com 17 variáveis só foi capaz de discriminar a espécie cultivada das selvagens; estas são

agrupadas numa faixa só. A segunda variável canônica com 37 variáveis separou razoavelmente bem *O. alta* das demais; ocorreu uma considerável intersecção entre *O. glumaepatula* e *O. grandiglumis*.

Portanto, isoladamente, a variável com melhor capacidade de discriminação foi a primeira com 37 caracteres. Só a inclusão de mais caracteres morfológicos reprodutivos foi capaz de separar *O. alta* de *O. grandiglumis*, que vegetativamente são muito semelhantes.

Uma separação mais nítida entre as três espécies, entretanto, só é conseguida associando-se as variáveis canônicas I e II, como se pode observar na figura 5.2.31. Nesta análise, usaram-se os dados referentes aos 37 caracteres, que se revelaram mais discriminantes, mas só estavam disponíveis integralmente em 14 populações. Este agrupamento explica 79,50% da variabilidade desses materiais.

A título de comparação, mostra-se também a associação das variáveis canônicas I e III na figura 5.2.32., onde se constata que a utilização de outras variáveis canônicas além da primeira e da segunda não é adequada para a separação de espécies.

VARIÁVEL CANÔNICA I COM 17 CARACTERES. AUTOVALOR = 33,93 (72,5%)

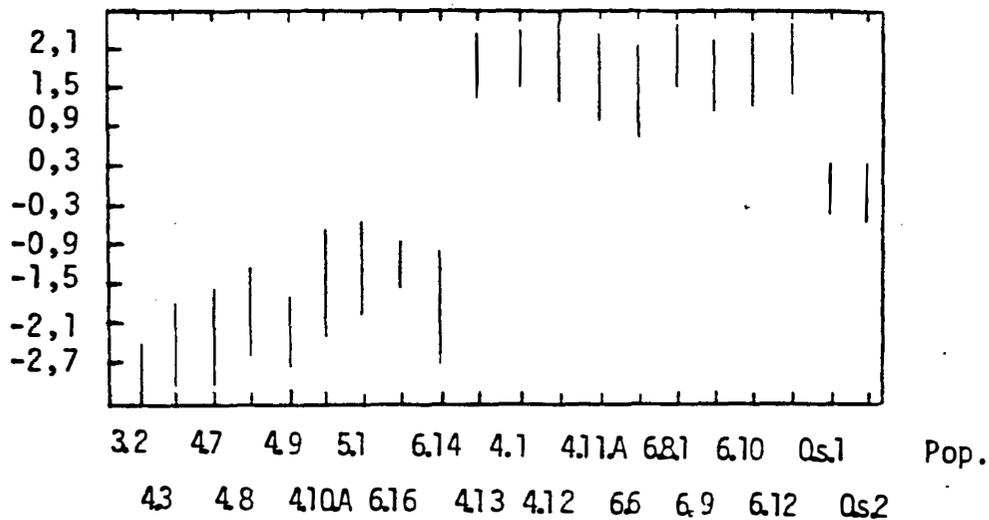


Fig. 5.2.27. Distribuição dos valores da 1ª Variável Canônica com base em 17 caracteres, em 20 populações. De 3.2 a 6.14, *O. glumaepatula*; de 4.13 a 4.11.A, *O. alta*; de 6.6 a 6.12, *O. grandiglumis*; *O.s.* = *O. sativa*. A ordem é de leste (esquerda) para oeste (direita).

VARIÁVEL CANÔNICA II COM 17 CARACTERES = 5,16 (11,0%)

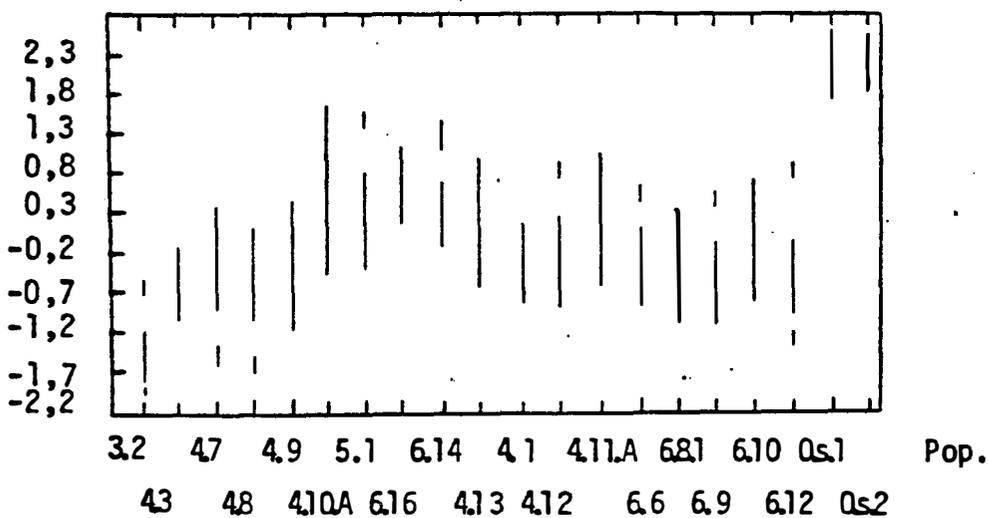


Fig. 5.2.28. Distribuição dos valores da 2ª Variável Canônica com base em 17 caracteres, em 20 populações. De 3.2 a 6.14, *O. glumaepatula*; de 4.13 a 4.11.A, *O. alta*; de 6.6 a 6.12, *O. grandiglumis*; *O.s.* = *O. sativa*. A ordem é de leste (esquerda) para oeste (direita).

VARIÁVEL CANÔNICA I COM BASE EM 37 CARACTERES. AUTOVALOR = 63,68 (65,1%)

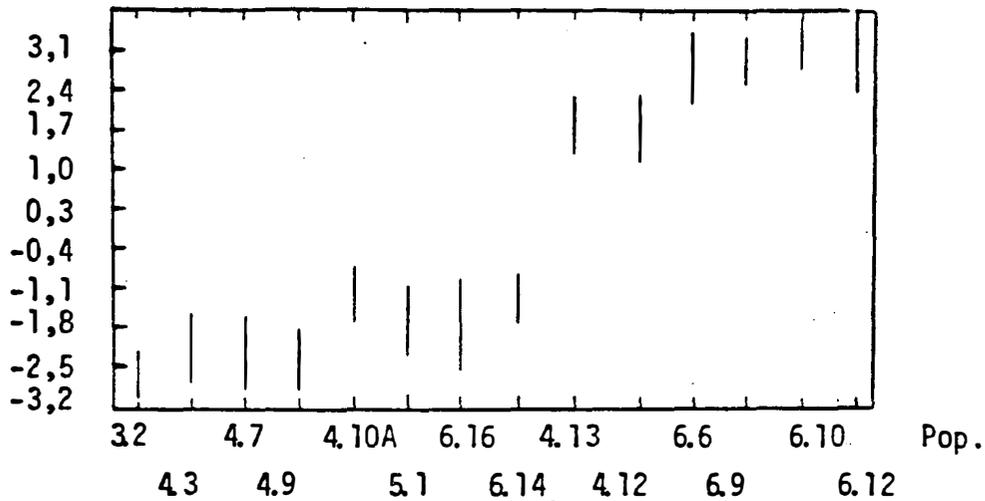


Fig. 5.2.29. Distribuição dos valores da 1ª Variável Canônica com base em 37 caracteres, em 14 populações (3.2 a 6.14, *O. glumaepatula*; 4.13 e 4.12, *O. alta*; restantes, *O. grandiglumis*).

VARIÁVEL CANÔNICA II COM BASE EM 37 CARACTERES. AUTOVALOR = 14,14 (14,4%)

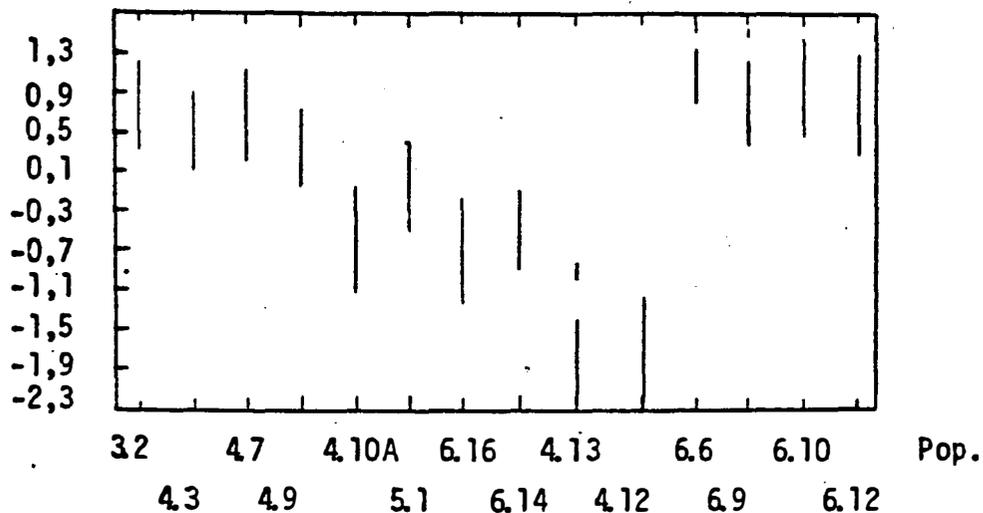


Fig. 5.2.30. Distribuição dos valores da 2ª Variável Canônica com base em 37 caracteres, em 14 populações (3.2 a 6.14, *O. glumaepatula*; 4.13 e 4.12, *O. alta*; restantes, *O. grandiglumis*).

A possibilidade de separação nítida entre *O. alta* e *O. grandiglumis* é muito valiosa em termos de informação, pois a maioria dos estudiosos do gênero *Oryza*, inclusive OKA<sup>2</sup> (comunicação pessoal), tem dúvidas quanto à validade de se manterem as atuais espécies do grupo *latifolia* com o status de espécie. Muitos acham que, mesmo usando critérios puramente morfológicos, as diferenças entre estas espécies não são suficientes para que sejam consideradas mais que subespécies. No entanto, a distância mínima entre *O. grandiglumis* e *O. glumaepatula*, uma espécie de outro grupo genômico, isolada citologicamente das *latifoliae*, é apenas 3 vezes maior que aquela entre *O. alta* e *O. grandiglumis*, ou seja, *O. alta* e *O. grandiglumis* não são tão semelhantes assim feneticamente.

Na tabela 5.2.3., os coeficientes situados no intervalo  $0,20 \leq |x| \leq 0,30$  foram sobrescritos com \* e aqueles maiores ou iguais a 0,30 em módulo foram sobrescritos com \*\*. Considerando-se o número de repetições das populações, esses valores podem ser considerados altos. Só a título de comparação, incluímos também a tabela 5.2.2., com os coeficientes das variáveis canônicas da análise com apenas 17 caracteres. Observa-se que, na tabela 5.2.2., todos os caracteres com coeficientes altos também os apresentaram altos na tabela 5.2.3., portanto, limitar-nos-emos a analisar esta última tabela.

---

<sup>2</sup>OKA, H. I. National Institute of Genetics, Mishima, Japão.

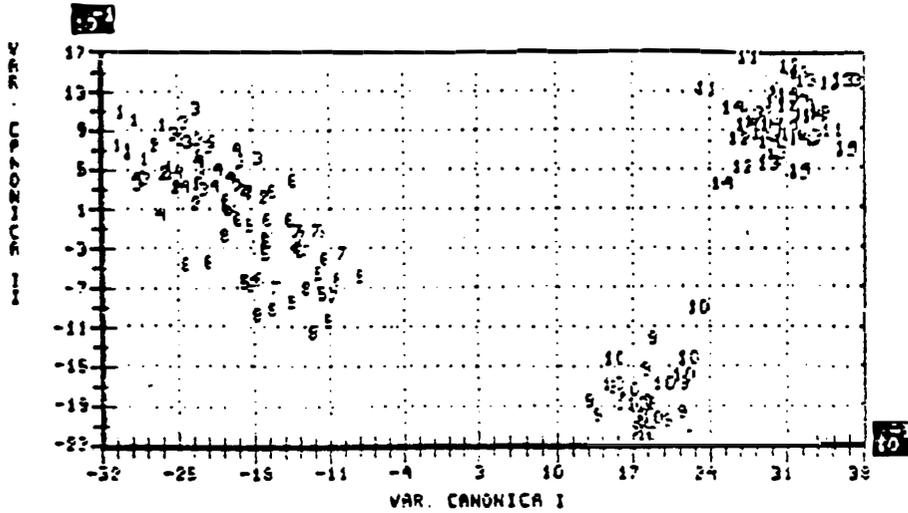


Fig. 5.2.31. Distribuição dos indivíduos de 14 populações no plano Variável Canônica I x Variável Canônica II, com base em 36 caracteres (1=3.2; 2=4.3; 3=4.7; 4=4.9; 5=4.10.A; 6=5.1; 7=6.16; 8=6.14; 9=4.13; 10=4.12; 11=6.6; 12=6.9; 13=6.10; 14=6.12).

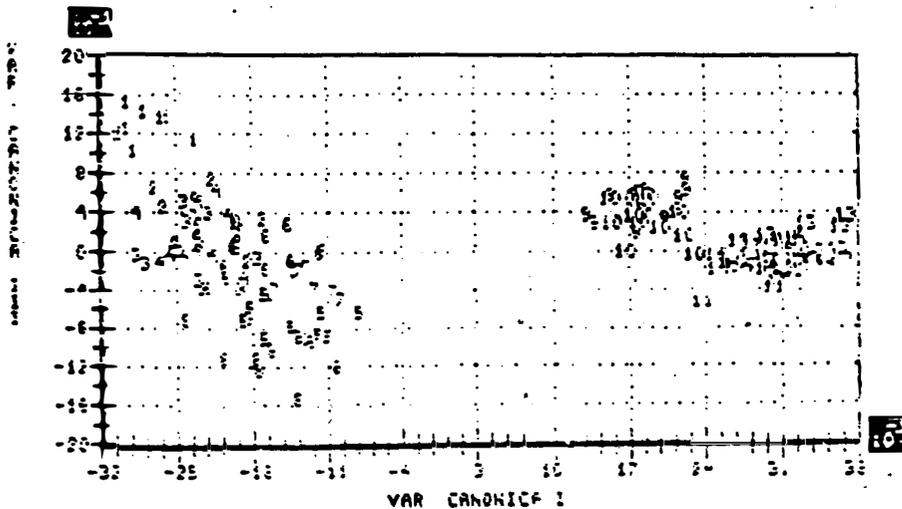


Fig. 5.2.32. Distribuição dos indivíduos de 14 populações no plano Variável Canônica I x Variável Canônica III, com base em 36 caracteres. Códigos iguais a 5.2.31.

Tabela 5.2.2. Coeficientes das variáveis originais nas variáveis canônicas I e II da análise com 17 caracteres e 20 populações.

Caráter	Var. Can. I	Var. Can. II
1- CLB	0,49**	-0,53**
2- LL	0,12	-0,16
3- ROLL	-0,14	0,21*
4- CLG	0,59**	0,11
5- LC	0,01	0,06*
6- NF	0,13	-0,26*
7- NC	-0,28*	0,13
8- CC	0,12	0,00
9- NRC	-0,02	0,01
10- NPC	-0,19	-0,02
11- NPP	-0,13	-0,11
12- NAPL	0,01	-0,01
13- IP	-0,42**	-0,33**
14- IC	0,05	-0,62**
15- CLL	0,05	0,03
16- CLBA	-0,13	-0,19
17- CLAU	0,03	-0,02

Tabela 5.2.3. Coeficientes das variáveis originais nas variáveis canônicas I e II da análise feita com 37 caracteres e 14 populações.

Caráter	Var. Can. I	Var. Can. II
1- CLB	0,22*	-0,50**
2- LL	0,21*	0,26*
3- ROLL	-0,03	0,07
4- CLFB	0,02	0,02
5- CLG	-0,40**	0,23*
6- LC	0,03*	0,05
7- NF	0,20*	0,00
8- NC	-0,29*	0,04
9- CC	0,12	-0,10
10- NRC	-0,05	-0,09
11- NPC	-0,06	0,07
12- NPP	-0,03	0,02
13- NRP	0,14	0,02
14- NAP	-0,01	0,11
15- NAPL	-0,04	0,03
16- CAN (F <sub>1</sub> )	-0,05	0,07
17- LAN (F <sub>1</sub> )	-0,06	0,46**
18- CLE1	-0,06	0,28*
19- CLE2	0,51**	0,29*
20- ROLA (F <sub>1</sub> )	-0,16	0,00
21- DAR	-0,04	0,00
22- CATR	0,02	0,04
23- CE	0,10	-0,03
24- CP	-0,02	-0,20*
25- IP	-0,37**	0,13
26- IC	0,01	0,00
27- CLES	-0,16	0,18
28- CLL	0,07	-0,01
29- CLBA	-0,16	0,06
30- CLAU	0,00	-0,03
31- CLAR	0,00	0,06
32- NDF	0,01	-0,10
33- AMF	-0,16	0,05
34- DDF	0,01	-0,12
35- DPE	0,05	-0,05
36- DMF	0,04	0,19
37- CAR	-0,15	-0,19

Todos os caracteres incluídos na variável canônica I que têm coeficientes  $> 0,30$  já haviam sido apontados como importantes na separação das espécies na análise univariada: CLG, CLE2 (curiosamente o coeficiente de CLE1 foi baixo) e IP.

O caráter LL\* também se revelou discriminatório na análise univariada. Os caracteres CE, CLES, CLBA e CAR, que foram apenas parcialmente discriminatórios, tiveram coeficientes intermediários.

É importante ressaltar que nenhum caráter isolado foi tão eficiente na separação entre as espécies quanto a associação de variáveis canônicas. Disso decorre que a melhor classificação desses materiais de *Dryza* seja politética, o que, aliás, é geneticamente mais correto, uma vez que, tanto na micro como na macroevolução, os caracteres dos taxa não se diferenciaram concatenada e simultaneamente. Cada população pode ter os mesmos alelos, mas frequências genotípicas globais diferentes.

#### - Variação clinal

As variáveis canônicas são construídas de modo a maximizar a variância entre os tratamentos, ou taxa, de modo que, além de evidenciar a separação entre as espécies, elas realçam os clines ou qualquer tipo de variação interpopulacional. A variável canônica I com 17 ou com 37 caracteres evidenciou um cline dentro de *O. glumaepatula* que já havia sido identificado através da análise univariada de alguns caracteres. A variável canônica II nos dois casos também evidencia tal cline, só que, com 37 caracteres, o cline

tem inclinação negativa. Apenas a população 6.14 parece desviar-se um pouco da tendência clinal.

As causas do surgimento dos clines podem ser principalmente duas:

- A variação fenotípica (e genética) é decorrente do processo de adaptação das populações a ambientes que variam também gradativamente ao longo de uma extensão geográfica. Segundo esta hipótese, o fator evolutivo mais determinante na formação do cline é a seleção. No caso do cline estudado neste trabalho, poderia haver um gradiente de temperatura, de fertilidade das águas, de pressão de herbivoria, de padrão de variação do nível das águas, que seria por sua vez causado por uma variação da distribuição anual das chuvas; outros podem ter escapado à nossa lembrança. De qualquer forma, assim como no caso do estudo do cline em *Miltonia spectabilis*, que ocorre entre São Paulo e Espírito Santo (MARTINS, 1967), não temos informações completas a respeito das variáveis ambientais dos habitats das populações. No entanto, com os dados existentes, principalmente os levantados pelo MINISTÉRIO DO INTERIOR (1984), pudemos ao menos descartar variáveis ambientais que não têm variação gradativa ao longo da linha de coleta do material, como, por exemplo, a temperatura, o fotoperíodo (disponível em LIST (1984), entre outros), a radiação solar, ou a composição sedimentológica dos rios. Tomando como referência a teoria desenvolvida para explicar os padrões de variação morfofenológica de *Oryza* na Ásia, supusemos que o principal fator ambiental envolvido era o regime hídrico, e a variável mais adequada, a PTMS. De fato, a regressão

linear sobre PTMS foi significativa em vários caracteres.

- A variação clinal é decorrente do fluxo gênico entre as populações próximas, seja através da dispersão de sementes, seja da dispersão de pólen. Neste caso, algumas das diferenças entre populações próximas, como a relativa ao florescimento, seriam fenômenos isolados, restritos a alguns caracteres. Como a viabilidade do pólen é muito curta, a eficiência do fluxo via pólen depende de dois fatores: velocidade do vento e distância entre populações. Estes fatores têm de ser estudados em pesquisas futuras, bem como os agentes de dispersão de sementes: aves, peixes e fluxo d'água.

De qualquer modo, uma análise com 37 caracteres é robusta o suficiente para que a possibilidade de surgimento casual do cline seja afastada. Outras espécies também apresentam um padrão de distribuição de variabilidade regido pelo fluxo das águas fluviais, como o cacau (*Theobroma cacao*), por exemplo (BARRIGA, 1990).

Tabela 5.2.4. Valores individuais máximos e mínimos de 37 caracteres em cada espécie de *Dryza*, e as populações em que foram observados (*D. gp* = *D. giumaepatula*; *D. a.* = *D. aita*; *D. gg.* = *D. grandiglumis*; *D. s.* = *D. sativa* ). veread 1/5/92

<i>D. gp.</i>	CLB(cm)	LL(cm)	RCLL	CLG(cm)	LC(mm)
Máx.	36,67	1,07	54,60	2,52	6,90
Pop.	6.16	5.1.	6.16.	6.16.	3.2.
Mín.	9,59	0,46	14,67	0,48	0,70
Pop.	4.3.	4.9.	3.2.	4.8.	6.14
<i>D. a.</i>					
Máx.	48,09	1,78	37,87	0,68	6,67
Pop.	4.1.	4.11A, 4.4.	4.1.	4.4.	4.4.
Mín.	10,38	0,68	15,26	0,21	2,00
Pop.	4.4.	4.4.	4.4.	4.12.	4.4.
<i>D. gg.</i>					
Máx.	53,88	2,61	32,51	0,82	7,73
Pop.	6.12.	6.8.1.	6.10.	6.6.	6.9.
Mín.	27,15	1,12	14,47	0,23	3,17
Pop.	6.6.	6.6.	6.12.	6.8.1.	6.6.
<i>D. s.</i>					
Máx.	30,24	1,18	21,2	1,25	5,25
Mín.	15,83	0,67	18,16	0,45	2,50

Tabela 5.2.4. (Cont.) Valores individuais máximos e mínimos de 37 caracteres em cada espécie de *Oryza*, e as populações em que foram observados (*O. gp* = *O. glumaepatula*; *O. a.* = *O. alta*; *O. gg.* = *O. grandiglumis*; *O. s.* = *O. sativa* ).

<i>O. gp.</i>	NF	NC	CC(cm)	NRC	IP
Máx.	332	60	72,1	13,0	4
Pop.	6.16.	4.3.	6.14	5.1.	3.2., 4.3. 4.7., 4.9. e 4.8.
Mín.	20	9	8,2	0,0	1
Pop.	5.1.	5.1.	4.3.	3.2., 4.3., 4.7. 4.8.	4.9., 4.10A, 5.1, 6.14, 6.16
<i>O. a.</i>					
Máx	128	36	130,0	1,20	1
Pop.	4.12	4.12	4.13	4.12., 4.13.	Todas
Mín.	27	9	8,0	0,0	1
Pop.	4.11A, 4.12.	4.12.	4.1.	4.11A, 4.1., 4.4. 4.12., 4.13.	Todas
<i>O. gg.</i>					
Máx.	97	24	120	1,80	1
Pop.	6.12.	6.6.	6.9.	6.10.	Todas
Mín.	24	7	10,0	0,00	1
Pop.	6.8.1.	6.12.	6.8.1.	6.8.1..6.6.. 6.9..6.10..6.12.	Todas
<i>O. s.</i>					
Máx.	23	8	-	0,80	1
Mín.	9	1	-	0,00	1

Tabela 5.2.4. (Cont.) Valores individuais máximos e mínimos de 37 caracteres em cada espécie de *Oryza*, e as populações em que foram observados (*O. gp* = *O. glumaepatula*; *O. a.* = *O. alta*; *O. gg.* = *O. grandiglumis*; *O. s.* = *O. sativa* ).

<i>O. gp.</i>	IC	CLL	CLBA	CLAU	CLFB(cm)
Máx.	10,0	bimórficas	trimórficas	trimórficas	18,10
Pop.	4.7	3.2.,6.16.	3.2.,4.7.,4.9.	5.1.	4.7.
Mín.	5,0	verde	verde	branca	4,75
Pop.	4.10A, 5.1.,6.14.	restantes	4.3,4.10A	todas exc. 3.2 e 5.1	4.3
<i>O. a.</i>					
Máx	8,5	verde	verde	branca	21,0
Pop.	4.11A,4.12. 4.4, 4.1	todas	todas	todas	4.13
Mín.	3,0	-	-	-	8,2
Pop.	4.13	-	-	-	4.13
<i>O. gg.</i>					
Máx.	8,5	verde	verde	branca	29,0
Pop.	6.6.6.9. 6.12	todas	todas	todas	6.12
Mín.	3,0	-	-	-	6,0
Pop.	6.12	-	-	-	6.12
<i>O. s.</i>					
Máx.	3.5	verde	verde	oranca	22,03
Mín.	1.5	-	-	-	11.1

Tabela 5.2.4. (Cont.) Valores individuais máximos e mínimos de 37 caracteres em cada espécie de *Dryza*, e as populações em que foram observados (*D. gp.* = *D. glumaepatula*; *D. a.* = *D. alta*; *D. gg.* = *D. grandiglumis*; *D. s.* = *D. sativa* ).

<i>D. gp.</i>	IC	CLL	CLBA	CLAU	CLFB (cm)
Máx.	10,0	bimórficas	trimórficas	trimórficas	18,10
Pop.	4.7	3.2..6.16.	3.2.,4.7.,4.9.	5.1.	4.7.
Mín.	5,0	verde	verde	branca	4,75
Pop.	4.10A, 5.1..6.14.	restantes	4.3,4.10A	todas exc. 3.2 e 5.1	4.3
<i>D. a.</i>					
Máx.	8,5	verde	verde	branca	21,0
Pop.	4.11A,4.12, 4.4, 4.1	todas	todas	todas	4.13
Mín.	3,0	-	-	-	8,2
Pop.	4.13	-	-	-	4.13
<i>D. gg.</i>					
Máx.	8,5	verde	verde	branca	29,0
Pop.	6.6,6.9, 6.12	todas	todas	todas	6.12
Mín.	3,0	-	-	-	6,0
Pop.	6.12	-	-	-	6.12
<i>D. s.</i>					
Máx.	3,5	verde	verde	branca	22,03
Mín.	1,5	-	-	-	11,1

Tabela 5.2.4. (Cont.) Valores individuais máximos e mínimos de 37 caracteres em cada espécie de *Oryza*, e as populações em que foram observados (*O. gp* = *O. glumaepatula*; *O. a.* = *O. alta*; *O. gg.* = *O. grandiglumis*; *O. s.* = *O. sativa* ).

<i>O. gp.</i>	NPC	NPP	NRP	NAP	NEPL
Máx.	4,0	66	4,0	26,67	632
Pop.	4.9.	4.3	4.8	5.1	4.3
Mín.	0,0	1	0,0	3,33	13
Pop.	4.3	4.3	4.3, 5.1	4.3	4.7
<i>O. a.</i>					
Máx.	0,60	3	19,9	51,00	79
Pop.	4.12, 4.13	4.12, 4.13	4.12	4.12	4.1
Mín.	0,00	0	2,0	5,00	0
Pop.	4.1, 4.4, 4.12, 4.13, 4.11A	4.11A	4.1, 4.12	4.1	4.11A
<i>O. gg.</i>					
Máx.	1,40	4	19,0	200,0	400
Pop.	6.12	6.9	6.9	6.12	6.12
Mín.	0,00	0	2,0	6,0	0
Pop.	Todas	6.8.1	6.6, 6.12	6.12	6.8.1
<i>O. s.</i>					
Máx.	1.20	19	4,3	37,00	286
Mín.	1,00	1	0,0	4,50	22

Tabela 5.2.4. (Cont.) Valores individuais máximos e mínimos de 37 caracteres em cada espécie de *Oryza*, e as populações em que foram observados (*O. gp* = *O. glumaepatula*; *O. a.* = *O. alta*; *O. gg.* = *O. grandiglumis*; *O. s.* = *O. sativa* ).

<i>O. gp.</i>	DAR(mm)	CAR(cm)	CATR(mm)	CE(mm)	CLES
Máx.	0,357	9,22	3,96	2,54	bimórficas
Pop.	4.9	4.7	5.1	4.3	3.2.4.3.4.10A, 5.16.6.14
Mín.	0,166	0,84	1,95	1,15	roxas
Pop.	3.2	4.9	6.16	4.10A	4.7.4.8,4.9
<i>O. a.</i>					
Máx.	0,309	6,14	4,06	3,72	brancas
Pop.	4.12	4.12	4.12	4.13	todas
Mín.	0,170	1,53	2,58	2,28	brancas
Pop.	4.12	4.1	4.12	4.12	todas
<i>O. gg.</i>					
Máx.	0,255	1,20	4,09	4,32	brancas
Pop.	6.12	6.6	6.12	6.6	todas
Mín.	0,149	0,00	2,06	2,30	brancas
Pop.	6.6	6.9,6.10	6.9	6.6	todas
<i>O. s.</i>					
Máx.	-	-	-	1,63	-
Mín.	-	-	-	0,76	-

Tabela 5.2.4. (Cont.) Valores individuais maximos e minimos de 37 caracteres em cada especie de *Oryza*, e as populações em que foram observados (*O. gp* = *O. glumaepatula*; *O. a.* = *O. alta*; *O. gg.* = *O. grandiglumis*; *O. s.* = *O. sativa* ).

<i>O. gp.</i>	CES(F1)(cm)	LES(F1)(cm)	RCLES	CLE1(cm)	CLE2(cm)
Máx.	1,00	0,32	4,0	0,63	0,57
Pop.	4.7.4.9, 4.10A,5.1, 6.14	4.3	6.16,3.2	5.1	5.1
Mín.	0,72	0,20	2,4	0,23	0,2
Pop.	3.2	6.16,3.2	3.2	3.2	3.2
<i>O. a.</i>					
Máx.	0,85	0,30	3,50	0,87	0,77
Pop.	4.13	4.12	4.12	4.13	4.13
Mín.	0,70	0,20	2,33	0,33	0,30
Pop.	4.12	4.12	4.12	4.12,4.13	4.12,4.13
<i>O. gg.</i>					
Máx.	0,98	0,46	2,67	1,07	1,03
Pop.	6.12	6.12	6.12,6.9	6.6	6.10
Mín.	0,70	0,30	1,54	0,67	0,67
Pop.	6.9,6.12	6.9,6.12	6.12	6.9,6.12	6.12
<i>O. s.</i>					
Máx.	-	-	-	-	-
Mín.	-	-	-	-	-

Tabela 5.2.4. (Cont.) Valores individuais máximos e mínimos de 37 caracteres em cada espécie de *Oryza*, e as populações em que foram observados (*O. gp.* = *O. glumaepatula*; *O. a.* = *O. alta*; *O. gg.* = *O. grandiglumis*; *O. s.* = *O. sativa* ).

<i>O. gp.</i>	CLAR	CP(cm)	DPE(dias)	NDF(dias)	AMF(dias)
Máx.		18,50	18	334	245
Pop.		6.14	6.14	4.9	6.16
Mín.		3,22	5	99	0
Pop.		4.3	3.2,4.3,5.1, 4.10A,6.14	4.8	5.1,6.14
<i>O. a.</i>					
Máx		19,90	18	206	32
Pop.		4.12	4.1	4.13,4.1	4.12
Mín.		4,80	6	150	0
Pop.		4.1	4.11A,4.4	4.12	4.1,4.12,4.13
<i>O. gg.</i>					
Máx.		26,00	15	202	99
Pop.		6.12	6.12,6.9	6.9	6.9
Mín.		5,40	5	102	0
Pop.		6.12	6.8.1	6.9	6.6,6.9,6.12
<i>O. s.</i>					
Máx.		12,87	-	232	-
Mín.		2,00	-	116	-

Tabela 5.2.4. (Cont.) Valores individuais máximos e mínimos de 37 caracteres em cada espécie de *Oryza*, e as populações em que foram observados (*O. gp* = *O. glumaepatula*; *O. a.* = *O. alta*; *O. gg.* = *O. grandiglumis*; *O. s.* = *O. sativa* ).

<i>O. gp.</i>	DDF(dias)	DMF(dias)
Máx.	132,23	336
Pop.	4.7	4.7
Mín.	0,00	137,18
Pop.	5.1,6.14	3.2
<i>O. a.</i>		
Máx	16,74	206
Pop.	4.13	4.13,4.1
Mín.	0,00	150
Pop.	4.1,4.12, 4.13	4.12
<i>O. gg.</i>		
Máx.	49,87	202
Pop.	6.9	6.9
Mín.	0,00	142
Pop.	6.6,6.9,6.10, 6.12	6.12
<i>O. s.</i>		
Máx.	83,72	234,50
Mín.	0,00	149,25

### 5.3. A origem das *Oryzae* sul-americanas.

#### A origem dos alotetraplóides

**Distribuição geográfica.** A distribuição das *Oryzae* tetraplóides sul-americanas nunca foi satisfatoriamente sistematizada. Porém, com base nas informações espalhadas pela literatura somadas às nossas próprias observações de 3 viagens à Amazônia, podemos delimitar as áreas de ocorrência das 3 espécies da seguinte forma:

*O. latifolia* ocorre em praticamente toda a América Central e Caribe (Cuba, República Dominicana, Belize, México, Guatemala, Honduras, El Salvador, Nicarágua, Costa Rica, Panamá, Trinidad e Tobago). Com exceção de Belize, onde foi registrada também *O. alta*, em todos os outros países listados *O. latifolia* é única *Oryza* tetraplóide presente. Também ocorre com exclusividade na Venezuela, Equador, Bolívia e Argentina, e acompanhada de outras espécies no Peru, Suriname, Guiana, Paraguai, Colômbia e Brasil. No Brasil, localiza-se principalmente no Sul, Sudeste (áreas restritas devido ao desmatamento) e Pantanal Matogrossense e áreas adjacentes até o norte do Mato Grosso.

*O. alta* concentra-se no Amapá, Ilha de Marajó, praticamente todo o estado do Pará continental, incluindo as bacias do Xingu, Trombetas, Tapajós, Tocantins, Jari, Nhamundá e outras menores; Baixada Maranhense e norte do estado do Tocantins. Há registros esparsos também no Ceará, Colômbia e Belize.

*O. grandiglumis* restringe-se às bacias ocidentais da Amazônia: Negro, Içá, Japurá, Purus, Madeira e Solimões, adentrando o Peru e a Colômbia.

O mais importante a ressaltar é que parece evidente o caráter praticamente alopátrico da distribuição das espécies. *O. grandiglumis* se localiza no ocidente da Amazônia enquanto que *O. alta* ocupa a Amazônia Oriental. O limite das duas áreas de distribuição parece se localizar em algum ponto entre a foz do rio Madeira e a do Nhamundá, onde as duas espécies se sobrepõem parcialmente e surgem populações aparentemente híbridas.

*O. latifolia* cerca a Amazônia pelos flancos mas não a penetra a fundo, entrando em contato com as outras espécies apenas nas bordas.

**Alopoliploidização e irradiação.** GOMPALAKRISHNAN & SAMPATH (1967) sugerem que a espécie parental CC do híbrido primordial CCDD teria sido um ancestral de *O. punctata*, que hoje se distribui pelo centro-oeste da África. No entanto, não existe forma diplóide CC de *O. punctata*. Segundo a sistematização de MORINAGA (1964), a única espécie CC da África é *O. eichingeri*, que também possui uma raça no Sri Lanka, outrora denominada *O. collina*.

Nossa hipótese constitui-se numa alteração daquela correntemente aceita. Consideramos que na antiga Gondwana formaram-se os genomas A, B, C e D. Após o surgimento do Oceano Atlântico, isolaram-se na América do Sul uma espécie AA, que originou *O. glumaepatula*; uma espécie DD que não alcançara a futura África antes da deriva ou que, tendo-a alcançado, extinguiu-se lá

depois; e uma parte da espécie CC, que na África originaria *O. eichingeri* e, na Ásia, *O. officinalis*. A fração isolada na América hibridou-se com a espécie DD e sofreu posterior poliploidização, produzindo a espécie CCDD primordial. Esta deve então ter dominado toda a América do Sul e, após o surgimento do istmo do Panamá, a América Central. Devido ao seu vigor, deve ter extinguido por competição a diplóide CC e também a DD, a menos que a quase legendaria *O. brucheri* do Paraguai seja um seu remanescente.

Os dois autores sustentam que o híbrido primordial era semelhante a *O. grandiglumis*, pois esta possui lemas estéreis tão desenvolvidos como os férteis, um caráter considerado primitivo. De fato, é primitivo, pois a espiguetta de *Oryza* é composta de três flósculos, os dois primeiros tendo se atrofiado com o tempo e a atrofia do lema tendo sido o último passo. Entretanto, já data do surgimento dos orizóides (*Oryza*, *Leersia*, *Luziola*, *Porteresia*, *Rhynchoryza*, etc...) - o ancestral orizóide que se separou dos bambusóides provavelmente no começo do Terciário ou fim do Mesozóico já tinha lemas estéreis atrofiados, caráter compartilhado pela maioria das espécies desses gêneros atualmente.

Além disso, para usar evidências mais imediatas, os próprios supostos parentais das *latifoliae*, viz., *O. eichingeri* e *O. brucheri*(?), têm lemas estéreis atrofiados. A hipótese dos dois autores exige que: (a) à época da alopoliploidização, os parentais ainda tinham lemas inteiros; (b) após a alopoliploidização, tanto o grupo que deu origem a *O. eichingeri* como o que deu origem a *O. brucheri* sofreram a atrofia; (c) quando da especiação das

*latifoliae*, as duas outras espécies, *O. latifolia* e *O. alta*, também sofreram atrofia.

Nossa hipótese alternativa pode ser formulada nos termos seguintes: (a) o alotetraplóide primordial era mais parecido com a atual *O. latifolia*, que (b) conquistou toda a América tropical, menos a planície Amazônica, que foi um mar durante grande parte do Terciário; (c) a hibridação ocorreu depois da deriva continental, pois caso tivesse ocorrido antes, teria sido muito provável a invasão da África pelos poliplóides e sua permanência até a atualidade, devido ao seu vigor; (d) à medida que se formava a planície Amazônica, *O. latifolia* a invadia; no início, a Amazônia estava compartimentada em grandes mares separados por *horsts* (arcos) dispostos no sentido norte-sul (IBGE, 1977). As principais divisões eram a bacia do Alto Amazonas, a do Acre, a do Médio Amazonas, e a fossa do Marajó; (e) a Amazônia Ocidental (duas primeiras bacias), mais próxima dos Andes, apresentava maiores precipitações pluviométricas e menores períodos de seca do que a Amazônia Oriental, que apresentava (e ainda apresenta) estações secas mais pronunciadas. Mesmo após o desaparecimento do arco do Purus, essa distinção ambiental se manteve, como atesta o levantamento feito pelo SUPERINTENDÊNCIA DO DESENVOLVIMENTO DA AMAZÔNIA (1984); (f) o híbrido invasor da Amazônia passou por um processo de seleção divergente, originando *O. grandiglumis* na bacia ocidental e *O. alta* na bacia oriental. *O. alta* depois invadiu a fossa de Marajó, de clima semelhante ao do Baixo Amazonas; (g) a evidência de que o fator evolutivo preponderante na especiação amazônica tenha sido a pressão

de seleção do clima em cada bacia, e não um mero efeito do fundador, é baseada nos padrões de migração únicos das hidrófitas amazônicas. Há um fluxo constante de oeste para leste das chamadas "ilhas de capim", "matupis", "matupás" ou "camalotes", que são pedaços das comunidades herbáceas das margens que se despregam e descem o rio, podendo alcançar centenas de metros quadrados de área (BLACK, 1950). Pois bem, o fluxo dos matupis há milênios vem realizando um gigantesco "experimento" de transplante das populações ocidentais para o leste e, no entanto, nunca foi registrada a ocorrência de nenhuma população ou mesmo de planta isolada de *O. grandiglumis* a jusante de Óbidos.

Peixes e aves também são ativos dispersores de sementes de *Oryza*, e mais de *O. alta* do que de *O. grandiglumis*, pois esta quase não possui a arista escábrida que é o órgão de dispersão por excelência do gênero. Assim mesmo, nunca se registrou população ou indivíduo de *O. alta* a montante da foz do Madeira. Evidentemente, experimentos de transplante racionalmente conduzidos são necessários para testar esta argumentação.

A função adaptativa dos lemas estéreis de *O. grandiglumis* é um mistério. Eles representam um investimento de energia muito grande para a proteção da semente numa espécie que depende relativamente pouco das sementes para a reprodução. A taxa de sementes falhadas por panícula é muito alta, o que chegou a causar problemas em nossos experimentos de germinação (v. item 4.2.1.). O ambiente de *O. grandiglumis* é mais estável do que o de *O. alta*, induzindo possivelmente a um maior grau de perenialidade e

menor taxa de recrutamento de plântulas derivadas de sementes. *O. alta*, que praticamente não tem falhas na produção de sementes, em virtude de uma possível necessidade de repor uma parte da população morta pela seca, possui lema estéril atrofiado. É difícil acreditar que, em *O. grandiglumis*, o lema estéril seja um caráter neutro, assim como é difícil encontrar explicações alternativas.

**Implicações taxonômicas das amplitudes encontradas nos caracteres.** O uso de observações morfológicas provenientes de experimentos com fins taxonômicos é controverso. Grande parte dos caracteres apresenta plasticidade fenotípica, e muitos valores encontrados nos experimentos talvez não sejam alcançados em condições naturais, pois o ambiente experimental ao qual as plantas estão submetidas pode não se repetir em nenhuma região do habitat das espécies. No entanto, nota-se que a plasticidade mais acentuada naqueles caracteres que se constituem em número de módulos, como número de colmos, de folhas, de espiguetas, de ramificações por panícula, de panículas ou de nós; a planta responde ao ambiente alterando o número de módulos preferencialmente ao tamanho do módulo. Portanto, a comparação entre dimensões de limbo, lígula ou espiguetas sob condições experimentais e naturais pode ser feita com menos ressalvas. A herança da coloração de órgãos como folha e estigma é geralmente mono- ou oligogênica e sofre pouca influência do ambiente. Além do mais, a tendência das dimensões das plantas com restrição do volume de terra disponível, temperaturas mais baixas e ausência de variação do nível da água é diminuir; entretanto, vários

caracteres mostraram valores maiores que os estabelecidos pelas descrições da literatura, situação em que é lícito afirmar que a amplitude do caráter é maior que a normalmente aceita.

Foram observadas as seguintes transgressões às descrições oficiais (entre parênteses estão os valores extremos da literatura e em **negrito** as sugestões para alteração das descrições oficiais): *O alta*: Altura de planta- mínimo de 8 cm (1,2m); **diâmetro do colmo**- de 2,0 a **6,67mm** (5,0mm); comprimento do limbo- mínimo de 10,38cm (25,00cm); **largura de limbo**- mínimo de **0,68cm** (2,0cm); **comprimento de lígula**- mínimo de **0,21cm** (0,50cm); comprimento de panícula- mínimo de 4,8cm (20,0cm); número total de ramificações da panícula- de 2,0 a 19,9 (15,0); número total de espiguetas por planta- de 0 a 79 (mínimo de 198); **largura da espiguetas**- **2,0 a 3,0mm** (2,2, a 2,6mm); **comprimento do lema estéril**- **máximo de 8,7mm** (4,5mm);

*O. grandiglumis*: altura de planta- mínimo de 0,10m (1,5m); **diâmetro do colmo**- **3,17 a 7,73mm** (7,00mm); **comprimento de limbo**- **27,15 a 53,88cm** (58cm); **largura de limbo**- **1,12 a 2,61cm** (4,5cm); **comprimento de lígula**- **0,23 a 0,82cm** (0,8cm); comprimento de panícula- de 5,4 a 26,0cm (40,0cm); número total de ramificações da panícula 2 a 19 (26); **número total de espiguetas por planta**- **0 a 400** (216 a 347); **comprimento da espiguetas**- **7,0 a 9,8mm** (7,5 a 8,0mm); **largura da espiguetas**- **máximo de 4,6mm** (3,0mm); **comprimento da arista**- **máximo de 1,2cm** (0,9cm); **comprimento do lema estéril**- **6,7 a 10,7mm** (7,5 a 8,0mm);

*O. glumaepatula*: Inclinação do colmo- ereto a prostrado (semi-ereto); comprimento de espiguetas- mínimo de 7,2 mm (>11,4mm); largura de espiguetas- mínimo de 2,0mm (>4,4mm); comprimento de arista- mínimo de 8,4cm (>11,0cm); comprimento de antera- mínimo de 1,95mm (>3,00mm)

A origem do arroz selvagem sul-americano e a introdução do arroz cultivado.

Do conjunto de referências históricas revisto no item 3.1., três aspectos devem-se salientar (1) já existia arroz selvagem no Brasil antes da vinda dos portugueses, opinião generalizada hoje em dia. (2) os indígenas não cultivavam as espécies de *Oryza* nativas, mas as colhiam para uso esporádico e secundário. (3) o arroz cultivado deve ter sido introduzido muito antes das datas costumeiramente citadas em obras especializadas, que aliás, são imprecisas. Estes tópicos são discutidos a seguir:

(1) Além da prova histórica do relato do piloto de Cabral, os botânicos encontraram aqui cinco espécies que não ocorrem em nenhum outro continente e que portanto não podiam ter sido introduzidas.

(2) Apóia esta asserção a total ausência de referências confiáveis ao plantio de arroz selvagem por parte dos índios brasileiros em todos os clássicos da botânica consultados. O professor Francisco SALZANO<sup>3</sup> informa que não conhece nenhum caso de consumo indígena de arroz selvagem; Denevan et al. (1984), citado por ele, relata no

---

<sup>3</sup>SALZANO, F. M. Departamento de Genética. Instituto de Biociências, UFRGS. Cx. Postal 1953. 90001. Porto Alegre, RS.

máximo o uso de *O. sativa* por índios Bora da Amazônia peruana, sem contar em detalhes: segundo KERR E POSEY (1984), o arroz asiático foi introduzido recentemente pela FUNAI (ao redor de 1964) na Nação Kayapó. Eu mesmo perguntei a dois caciques Kaiapó sobre o uso de arroz e fui informado de que o cereal não era plantado em seu território. PETERS<sup>4</sup> mencionou vagamente o uso de arroz selvagem por populações ribeirinhas do rio Marañon, no Peru, mas, como não se trata de um especialista em arroz, é bem possível que o tenha confundido com *O. sativa*. Atualmente nenhuma tribo indígena planta ou colhe arroz nativo.

(3) A data exata da introdução de *O. sativa* no Brasil é uma incógnita. Muitas referências são vagas: GRIST (1975) é genérico ao dizer que "*o cultivo de arroz no Brasil é mencionado em alguns dos primeiros registros de estabelecimento dos europeus*". PIO CORREA (1984) informa que o arroz foi introduzido pela primeira vez no Brasil em Iguape em meados do séc. XVII, enquanto que ANGLADETTE (1969) diz que a introdução foi no final do séc. XVII. Outras obras referenciais importantes não citam data alguma. É bem provável que Iguape tenha mesmo sido uma das primeiras regiões a importar *O. sativa*, ou até a primeira, mas não se pode concordar com a época. Pero Magalhães de Gandavo afirma que em 1576 já havia "muito arroz na colônia", o que indica sua introdução vários anos antes. A data da introdução na Bahia porém não deve ser anterior a 1549, data da fundação de Salvador, que foi o primeiro núcleo de povoamento na região.

---

<sup>4</sup>PETERS, Charles. New York Botanic Garden.

YOUNG (1906) afirma que, nos princípios do século XVII, a produção de arroz na região de Iguape era relativamente grande. Portanto a sua introdução deve ter sido bem anterior, mas não antes de 1538, data de fundação da cidade, a segunda do país.

No século XVI havia bem poucos núcleos de povoamento no Brasil. Havia a possibilidade de o cereal ser introduzido em São Vicente, fundada em 1532, Iguape, Santos (1543), Rio de Janeiro (1565), Salvador ou Olinda. Como só há referências a Iguape e Salvador, podemos sugerir então que a introdução do arroz asiático no Brasil deve ter ocorrido, com máxima probabilidade, entre 1538 e 1576, em Iguape, ou em Salvador (1549-1576).

A introdução do arroz no Brasil teria portanto antecedido a introdução na Virgínia, EUA, em 1609, que é considerada por ADAIR (1973), a primeira nas Américas.

A origem do arroz introduzido também é um assunto interessante. Além da procedência caboverdiana citada por Soares de Souza, há o arroz indiano citado pelo frei Vicente do Salvador em 1627, provavelmente provindo das principais possessões portuguesas na Índia (Goa, Damão e outras). A origem do próprio arroz de Cabo Verde é ignorada. Em 1745, foi introduzido no Maranhão o arroz da Carolina, uma variedade, ou conjunto de variedades selecionadas, desenvolvidas a partir de uma introdução trazida em 1664 pelo Governador da Carolina do Sul, Thomas Smith, da ilha de Madagascar (CAMINHOÃ, 1877). O material fora introduzido em Madagascar pelos árabes, tendo origem incerta. O arroz da Carolina chegou a Iguape, mas constituía apenas duas das muitas variedades lá cultivadas

(YOUNG, 1906). As outras podem ser descendentes das introduções do século XVI e também das possíveis importações dos séculos XVII, XVIII e XIX.

## 6. CONCLUSÕES

1. As variáveis-resposta mais indicadas para expressar a velocidade de germinação são: Índice de Velocidade de Emergência Relativo, que é calculável mesmo quando a germinação falha e que permite comparações entre experimentos diferentes; e os quantis, que não dependem da duração do experimento, e que também podem ser expressos na forma de seus inversos. As variáveis  $\bar{t}$ ,  $IB$ ,  $IB_{\sigma}$ ,  $IB_{\nu}$ ,  $V_L$  não são recomendáveis pois na verdade não representam médias verdadeiras (ou seus inversos), ou são incalculáveis quando a germinação falha, ou dependem da duração do experimento e, portanto, dificultam as comparações.

2. Embora muito bem adaptadas a suportar anoxia provocada pela imersão em água, as sementes de *Oryza* sobrevivem menos, germinam menos e o fazem mais lentamente quando imersas em água. A anoxia impede, aparentemente, a oxidação dos inibidores da germinação. Esse efeito verifica-se nas três espécies e, em geral, em todas as temperaturas, embora as interações sejam significativas.

3. A imersão afeta menos *O. glumaepatula* do que as outras. Este resultado conforma-se com dados de campo e observações na natureza de que *O. glumaepatula* é menos tolerante ao estresse

hídrico que as tetraploides. *O. glumaepatula* é mais hidrófita que as outras duas espécies.

4. A temperatura máxima de germinação das três espécies é um pouco acima de 42°C, que coincide com a de *O. sativa*. A temperatura mínima não pôde ser estimada, mas deve ser bem menor que 22°C, a menor temperatura do experimento, pois a essa temperatura, os valores de G ainda eram altos. A amplitude de temperaturas do experimento foi pequena demais para permitir detectar-se a temperatura ótima de germinação. Em todo caso, dentro dos limites do experimento, as temperaturas de máxima germinação foram 22°C para *O. glumaepatula*, 27°C para *O. grandiglumis* e 32°C para *O. alta*.

5. De modo geral, às temperaturas em que a germinação é mais rápida, ocorre uma redução da variância, ou seja, as condições adversas evidenciam mais a variabilidade para germinação.

6. O aumento na temperatura provoca um aumento na sensibilidade das sementes à anoxia, em termos de G, IVE, IVE<sub>R</sub>, M e V<sub>M</sub>, o que talvez se explique pela aceleração do consumo de O<sub>2</sub> e pela difusão do O<sub>2</sub> dissolvido na água.

7. O experimento não foi desenhado para estudar propriamente a dormência, que pode ter caído por pós-maturação, mas, considerando-se, como hipótese de trabalho, que 11 meses após a coleta ainda havia dormência nas sementes das 3 espécies, as melhores temperaturas para quebrá-la foram: *O. alta*: 22° a 37°C; *O. grandiglumis*: 22° a 37°C; *O. glumaepatula*: 22° a 32°C.

8. Existe uma quantidade considerável de variabilidade intra-e interpopulacional para a maioria dos caracteres e essa variabilidade, tanto em *O. glumaepatula* como no grupo tetraplóide, parece estar organizada na forma de um cline ao longo do rio Amazonas. Os caracteres em que mais claro ficou o padrão clinal são o comprimento do limbo, o índice de prostração, a razão comprimento/largura de limbo, o diâmetro de arista e o número de dias de florescimento. Os determinantes do cline podem ser a adaptação a gradientes de condições ambientais ao longo do rio Amazonas e o fluxo gênico entre populações próximas, através das sementes ou do pólen. No entanto, as regressões significativas dos caracteres sobre o PTMS (Precipitação Total no Trimestre Mais Seco) são um forte indicio de que o fator principal é a adaptação às condições climática, especialmente a variação na disponibilidade de água ao longo do ano. O fluxo gênico pode estar condicionado pela direção do fluxo das águas dentro da bacia Amazônica, mas parece não ter toda a importância que pensávamos antes, pois não são encontradas a jusante formas típicas de regiões a montante. Os desvios da regressão, muitas vezes significativos, indicam que existem outras causas de variação além da adaptação ao padrão de precipitação pluviométrica macrorregional; pode ser uma variação transversal dependente da posição topográfica da população, que influencia a disponibilidade hídrica dentro de uma pequena região, no sentido da largura dos cursos d'água.

9. A distribuição multivariada dos dados permite uma separação nitida entre as três espécies selvagens. Os caracteres que

mais contribuem para essa distinção são a largura de limbo, o comprimento de ligula, os comprimentos de lemas estereis, o comprimento de estigma, o índice de prostração, o comprimento do limbo da folha bandeira e comprimento da arista. Caracteres não quantificáveis facilmente, como a forma do antécio e da ligula são também muito eficientes na discriminação.

10. Embora as populações apresentassem variabilidade interpopulacional para caracteres normalmente correlacionados com o esforço reprodutivo e com o esforço de polinização, que estão ligados aos padrões de estratégias adaptativas, não se pode definir cada população como sendo do tipo *r* ou *k*. Esse tipo de atribuição é mais seguro quando proveniente de uma comparação entre populações vizinhas e de um estudo *in loco* do ciclo vital e das variações ambientais dos habitats das populações, assim como do esforço reprodutivo propriamente dito.

11. Os estudos de taxonomia numérica em condições experimentais, embora controlem satisfatoriamente as variações ambientais, focalizam os genótipos numa única superfície de interação genótipos x ambiente, que pode, em alguns casos, mascarar diferenças ou semelhanças que ocorreriam na natureza. Um exemplo é a ausência de florescimento em 3 populações verificada no experimento.

12. O padrão de florescimento ao longo do ano é similar entre as populações da mesma espécie, sendo bimodal em *O. glumaepátula* e unimodal em *O. alta* e *O. grandiglumis*. Em conjunto, o florescimento se concentra nos meses de maio a junho no pico primário e de outubro a novembro no pico secundário. Os padrões

observados no experimento são bastante semelhantes aos que ocorrem na Amazônia, deduzidos de datas de coleta de herbário. As causas da existência desse padrão não pôde ser confirmada, mas especulamos a respeito de possível sensibilidade ao fotoperíodo (com maior probabilidade), de sensibilidade à variação do nível das águas, de ritmos internos e de sensibilidade a variações na temperatura.

13. Há bastante intersecção nos períodos de florescimento de todas as populações. O período das tetraplóides é bem curto, mas o de *O. glumaepatula* se estende por mais de 7 meses. Tal intersecção, que parece ser generalizada, elimina a possibilidade de haver barreira reprodutiva temporal, devido a dessincronia de florescimentos. Barreiras reprodutivas, se houver, podem ser causadas pelas distâncias entre as populações e pela duração da viabilidade do pólen. Barreiras citológicas entre *O. glumaepatula* e as tetraplóides, é certo que existem. Entre as duas tetraplóides, parece ser possível o cruzamento, sempre que haja simpatria. Apesar de *O. alta* e *O. grandiglumis* terem sido bem separadas pela análise multivariada, observaram-se alguns indivíduos que pareciam ser claramente híbridos entre as duas espécies, com base no principal caráter discriminador, que é o comprimento de lemas estéreis.

14. As aristas maiores em *O. glumaepatula* e menores ou ausentes em *O. grandiglumis* parecem ser uma causa importante da mais ampla distribuição geográfica da primeira e mais restrita da segunda. *O. alta* é intermediária sob os dois aspectos.

15. A metodologia utilizada neste trabalho consistiu em fazer inferências ecológicas a partir de dados experimentais obtidos *ex situ*. Estas inferências devem posteriormente ser verificadas utilizando-se metodologia ecológica de campo.

16. A população 3.2, de Marajó, parece pertencer a uma raça geográfica dentro de *O. glumaepatula*, devido a suas características particulares de coloração, hábito, produção e dimensões de sementes e tamanho. A diferenciação entre a raça litorânea e a continental é semelhante a existente na Ásia entre *O. nivara* e *O. rufipogon*, respectivamente, só que ocorre em escala macrogeográfica e não local.

17. Os resultados controvertidos de CATR e CE evidenciam dramaticamente a necessidade de estudar o sistema reprodutivo dessas espécies mais detalhadamente, incluindo estimativas de taxas de cruzamento com marcadores genéticos e observação da biologia floral (escalonamento da antese).

18. Raciação parece ter ocorrido também no grupo tetraplóide. *O. grandiglumis* e *O. alta* não são simpátricas, como diz a literatura; a primeira é uma espécie (raça) ocidental e a segunda, oriental. As condições hídricas do ambiente parecem ter provocado neste grupo o mesmo tipo de variação clinal que provocaram em *O. glumaepatula*. *O. latifolia* está praticamente ausente da Amazônia e tampouco é simpátrica às outras duas.

19. O gênero *Oryza* parece habitar a América do Sul desde a época anterior à deriva dos continentes, e não ter sido introduzido pelos europeus, como pensam alguns. As evidências

historicas corroboram nossa hipotese e ainda indicam que o Brasil foi o primeiro pais das Américas a receber a espécie *O. sativa*.

ANEXO 1

## ANEXO 1

REVISÃO DE LITERATURA: TAXONOMIA DE *Oryza*. Espécies não tratadas no texto principal.

As espécies *O. alta*, *O. latifolia*, *O. grandiglumis*, *O. glumaepatula*, *O. rufipogon*, *O. nivara*, *O. longistaminata*, *O. meridionalis*, *O. glaberrima* e *O. barthii* já foram descritas no item 3.2 da dissertação. A seguir apresenta-se a descrição das restantes, agrupadas por complexo.

## I- Espécies isoladas taxonomicamente:

1. *O. schlechteri* Pilger in Engl. Jahrb. 52. 168 [1914]; Prodoehl, Bot. Arch. 1 (1922) 234; Roshev. (Reznik), Rev. Bot. Appl. Agr. Trop. 12 (1932) 957; Grasses (1937) 222; A. Cheval. in Rev. Bot. Appl. et Agr. Trop. 12 (1932) 1024; Tateoka, Bot. Mag. Tokyo 76 (1963), f. 13; Henty, Bot. Bull., Lae 1 (1969) 137 [citados por CHATTERJEE (1948) e DUISTERMAAT (1987)].

Tipo: Schlechter 16684 (B. holo, existente ?; G, L; K, n. v.), Papua, Nova Guiné, Distrito de Madang, próximo a Bogadjim, Janau Gorge, 145 1 E, 4 55 S, c. 300 metros de altitude, 10 de outubro de 1907.

É a mais rara e menos conhecida espécie de *Oryza*, pertencendo a um ramo evolutivo de que é a única representante. Foi descoberta em 1907 por Schlechter no nordeste da Nova Guiné e não tem sido coletada recentemente. Conhecem-se apenas 3 exemplares herborizados. Não existem acessos vivos em nenhuma instituição do mundo. Suspeita-se que pode estar extinta, dado o desmatamento crescente de seu habitat (VAUGHAN, 1989).

**Descrição:** Perenes, cespitosas, estoloníferas. **Colmos** eretos, ramificações extravaginais na base, com 25-85 centímetros de comprimento, produção de raízes adventícias nos nós basais, glabros, macios. **Entrenós** estreitamente tubulares. **Nós** pilosos. **Bainhas** adpressas. **Aurículas** frequentemente presentes, lineares, falcadas, c. 1 mm por 0,1 mm, com pêlos com cerca de 1 mm de comprimento. **Líguas** colariformes, c. 1 mm de comprimento, com ápice erose, herbáceas, rasgadas, nervadas, sem venulas transversas, glabras, macias. **Limbos** lineares, 10-30 por 0,6-1,2 cm, com pêlos brancos em ambos os lados, macios a escabrosos em ambos os lados, margens escabrosas, nervura central não muito saliente, venulas transversais ausentes. **Paniculas** frouxamente contratas, 4,2 a 6,5 cm de comprimento por 0,6 a 3,5 cm de diâmetro. **Pedúnculo** e eixo ± delicados, nervados, macios a escabrosos. **Ramos** ascendentes a eretos, um pouco ondulantes, glabros, apenas nas axilas com um tufo de pêlos brancos, os ramos basais solitários ou pareados, o maior com 1,5-3,5 cm de comprimento, c. 4 ramos secundários, cada um com 2-5 espiguetas e o terminal com 5-7 espiguetas. **Pedicelo** não clavado, não adaxialmente curvado para dentro, com 0,5-2,0 mm de comprimento, glabro ou escábrido. **Espiguetas** inseridas obliquamente a horizontalmente em seus pedicelos, ovais, 1,75-2,15 por 0,95-1,25 mm, com razão comprimento/largura de 1,65-1,85, acuminada (Fig. 3.2.1). **Glumas** c. 0,1 mm de comprimento. **Lemas** estéreis deltóides, largamente ovais, ovais-oblongos a lineares ou setiformes, com 0,1-0,55 mm por 0,01-0,02 mm, com 0,05-0,27 do comprimento da espiguetas. margem inteira, ápice agudo, glabro, herbáceo. **Lema**

fértil oblongo a lanceolado, 1,7-2,1 por 0,6-1 mm, margem enrolada para dentro, ápice acuminado, não sulcado, finamente nervado longitudinalmente, nervura central escabrosa na metade superior ou glabra, herbácea, arista ausente. Pálea parecida com o lema, oblonga, 1,4-1,95 por 0,4-0,65 mm. margem estreitamente escariosa, não encurvada, ápice agudo, não sulcado; arista ausente. Lodículas oblongas com c. 0,45 por 0,2 mm, ápice obtuso, escarioso, nervuras indistintas. Cariopse elíptica, compressa lateralmente, binervada, com 1,15-1,30 por 0,75-0,85 mm de diâmetro, marrom escura, embrião com 0,5-0,8 do comprimento da cariopse. Como nunca foi analisado um espécime vivo, não há descrições do androceu nem do gineceu (DUISTERMAAT, 1987). Segundo Roshevitz (1932, citado por DUISTERMAAT, 1987) a única diferença marcante entre *O. schlechteri* e o gênero *Leersia* é a presença, na primeira, de glumelas (lemas) estéreis. A espécie é, portanto, ao lado de *O. brachyantha*, um sobrevivente pouco modificado de um grupo que, há milhões de anos, ainda estava se especiando em direção a *Oryza* e *Leersia*.

**Habitat:** Cresce em rochas. a 300 metros de altitude; é ecologicamente, portanto, bastante diferente da norma de *Oryza* e mesmo de *Leersia*. Frutifica pelo menos em outubro e novembro.

**Distribuição geográfica:** Unicamente na Nova Guiné: rio Van der Sande, rio Beaufort, Madang. (Fig. A.1.1)

2. *O. brachyantha*. A. Cheval. et Roehrich in Compt. Rend. Acad. Sciences Paris 159, 561 (1914): Roshev. l.c. 86; A. Cheval. in

Rev. Bot. Appl. et Agric. Trop. 12. 1022 (1932).[citados por CHATTERJEE, 1948].

**Descrição:** A seguir, sintetizamos as descrições de TATEOKA (1963, 1964), VAUGHAN (1989) e SHARMA & SHASTRY (1965). Colmo curto (menor que 1 mm), não geniculado e fino; **espigueta** linear com menos de 1,6 mm de largura e 6-8 mm de comprimento, obliquamente articulada com o pedicelo (Fig. 3.2.1); **lemas estéreis** setáceos, com 2 mm de comprimento, o que corresponde a c. 1/3 do comprimento do lema fértil, superfície não granulada; as vezes ausentes; **lema fértil** mucronado; arista robusta, escabriúscula, com 6-18 cm de comprimento, bastante larga em comparação com a espigueta; **pálea** com a superfície não granulada. O embrião não tem aurícula (caráter primitivo); o **epiblasto** não é lateralmente fundido com o escutelo, de modo que é reconhecido externamente como uma estrutura óbvia. Estas características delimitam o grupo II de TATEOKA (1964), que inclui, além de *O. brachyantha*, as espécies *O. longiglumis*, *O. ridley* e *O. meyeriana*, todas consideradas primitivas. Embora A. Chevalier já tenha incluído *O. brachyantha* em *O. barthii* A. Cheval por algum tempo (CHATTERJEE, 1948), esta espécie é de maneira geral considerada peculiar o suficiente para não ser confundida com outras. É morfológicamente a espécie mais parecida com *Leersia*, mas caracteres como a arista coriácea, com estrutura rígida servida por um único feixe vascular (LAUNERT, 1965) e a presença de lemas estéreis na maioria dos indivíduos garantem a sua inclusão em *Oryza*.

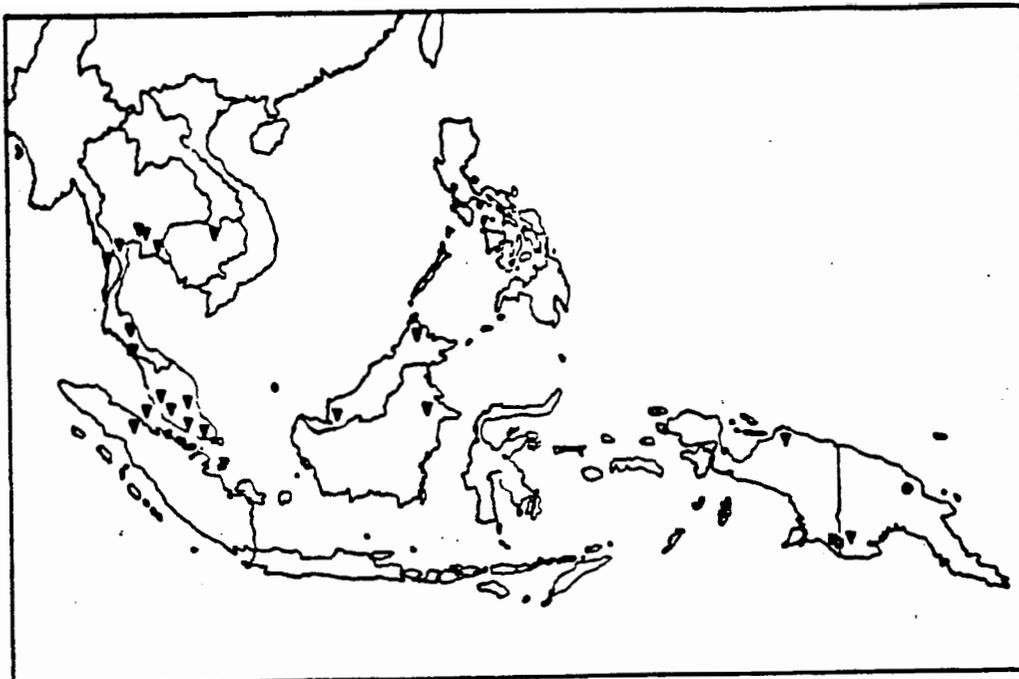


Figura A.1.1. - Distribuição das espécies do gênero *Oryza*: 1. *O. schlechteri* (círculo); 2. *O. longiglumis* (quadrado); 3. *O. ridley* (triângulo). Extraída de VAUGHAN (1989).

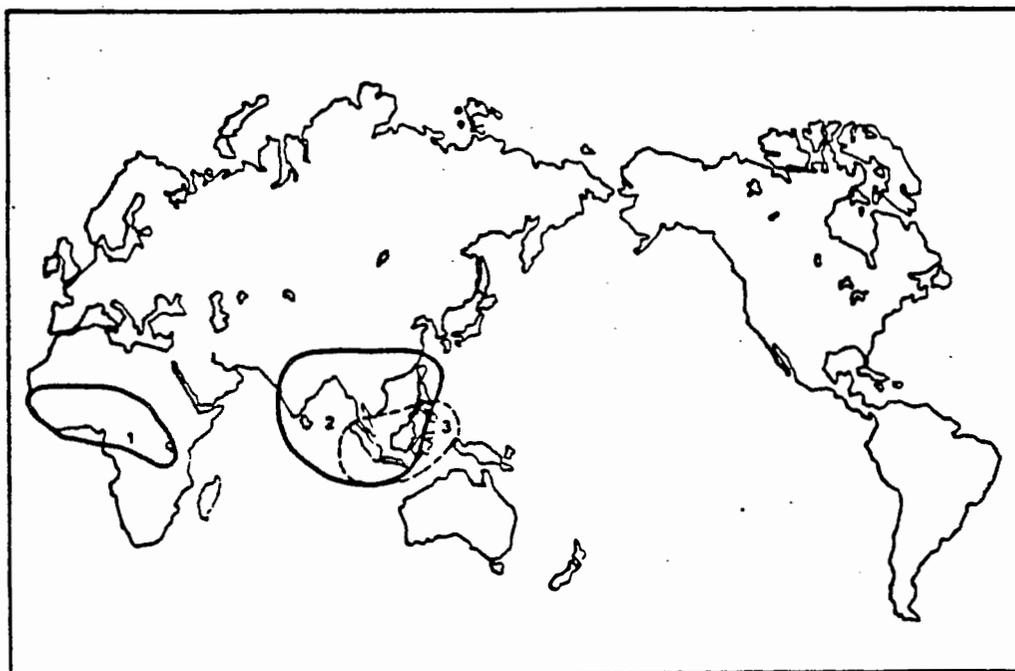


Figura A.1.2. - Distribuição das espécies do gênero *Oryza*: 1. *O. brachyantha*; 2. *O. granulata*; 3. *O. meyeriana*. Extraída de VAUGHAN (1989).

Os limites da espécie sempre foram relativamente consensuais, mas os limites de *Oryza* nem sempre. Testemunha disto foi a inclusão de *O. brachyantha* na Secção Angustifolia de SHARMA & SHASTRY (1965), ao lado de *O. angustifolia* e *O. perrieri*, que no mesmo ano foram transferidas para o gênero *Leersia*, com o mesmo epíteto específico (LAUNERT, 1965).

**Distribuição geográfica e ecologia:** Esta espécie habita a zona do Sahel (Sul do Saara e a África Oriental em pequenas lagoas temporárias, geralmente em solos lateríticos. Geralmente coabita com *O. barthii* (CHEVALIER, 1932) (Fig. A.1.2).

## II- Complexo *ridleyi*

O complexo *ridleyi*, que compreende *O. ridleyi* e *O. longiglumis*, coincide absolutamente com a série Ridleyanae, da Secção Padia na classificação de SHARMA & SHASTRI (1965), que foi descrita da seguinte maneira:

**Series Ridleyanae** Sharma et Shastri. Plantas perenes, de até 2 m de altura; folhas herbáceas; espiguetas de 7-11 mm de comprimento; lema estéril com comprimento igual ou superior à metade do lema fértil, setácea; superfície externa do lema fértil e da pálea punctulada longitudinalmente, hispida ao longo da quilha e das margens, não-mucronada; arista com 4-30 mm de comprimento. Tipo: *O. ridleyi* Hook. f.

Os embriões desta série são do tipo II de TATEOKA (1964), que é descrito como F+FP no sistema de REEDER (1957), ou seja, tem

mesocótilo e epiblasto, não tem fenda no escutelo e a prefoliação é dobrada.

3. *D. longiglumis* Jansen, Reinwardtia 2 (1953) 312, f. 13b; TATEOKA, Bot. Mag. Tokyo 75 (1962) 458, f. 1b; ibid. 76 (1963) 168; Henty, Bot. Bull., Lae 1 (1969) 136; Second, Orstom Études & Thèses (1985) 24. Tipo: Brass 8721 (L. holo; A. BM), Papua Nova Guiné, Western District, Tarara, Wassi Kussa R., Jan. 1937.

São sintetizadas a seguir as descrições de DUISTERMAAT (1987), VAUGHAN (1989) e TATEOKA (1962, 1963, 1964):

**Plantas** perenes, cespitosas, sem estolões. **Colmos** eretos, às vezes ramificando intravaginalmente na base, com 85-120 cm de comprimento, com as raízes adventícias surgindo dos nós basais e nós superiores submersos, glabros, lisos. **Entrenós** tubulares, fortemente nervados. **Nós** glabros. **Bainhas** adpressas. **Aurículas** ausentes (decíduas ?). **Lígulas** colariformes, com c. 1,0-1,5 mm de comprimento, ápice irregular, herbácea, não rasgada, nervada, sem vênulas transversas, glabras, lisas. **Limbos** lineares, 25-40 cm por c. 1 cm., glabros, lisos, margens escabrosas, nervura central abaxialmente salientes, vênulas transversas presentes. **Panicula** frouxamente contrata, 28-30 por 3-3,5 cm de diâmetro. **Pedúnculo** e eixo ± flexíveis, lisos, tornando-se escabrosos na parte superior. **Ramos** inclinados para cima, abertos a ± eretos, ondulados, glabros, somente as axilas com um tufo de pêlos brancos, os mais basais solitários, com 9-11 mm de comprimento. com 3-8 ramos secundários, cada um com 1 a 5 espiguetas e com 4-5 espiguetas na extremidade

(dos primários). **Pedicelo** levemente clavado, levemente curvado para dentro no sentido adaxial, 1-9.5 mm de comprimento, glabro. **Espiguetas** oblíqua a horizontalmente inseridas em seus pedicelos, obovado-lanceoladas, 7,0-8,0 por 1,85-2,25 mm, razão comprimento/largura de 3,25-4,20, acuminadas. **Glumas** com c. 0,2 mm de comprimento. **Lemas estéreis** lineares, setáceos, herbáceos, 6,3-14 por 0,13 a 0,2 mm, com 0,8 a 1,6 do comprimento da espiguetas, ápice agudo, escabridamente pubescentes. **Lema fértil** obovado-lanceolado, 6,6-13 por 0,13-0,2 mm, herbáceo, margem enrolada para dentro, ápice acuminado, sulcado, um pouco granuloso, com pequenas fendas, 1 ou 2 fileiras de pelos vitreos sobre as nervuras; **arista** verde com 12-36 mm de comprimento, escábrida antrorsamente, fina, não calosa na base. **Pálea** como o lema, linear-lanceolada, 6,65-7,30 por 0,7-0,85 mm, margem estreitamente escariosa, não encurvada, ápice acuminado, não sulcado; **arista** ereta, com 0,1-0,5 mm de comprimento. **Lodiculas** obovado-oblongas, com 0,8-1,0 por 0,4-0,5 mm, ápice truncado, escariosas, nervuras distintas. **Anteras** com 1,6-2,2 mm de comprimento. **Estigmas** brancos ou pretos. **Cariopse** lanceolada, cilíndrica, c. 4,2 por 1,1 mm de diâmetro, marrom. Embrião com 0,17 do comprimento da cariopse. O embrião é do mesmo tipo de *D. brachyantha* (Tipo II de TATEOKA, 1964). (Fig. 3.2.1).

**Ecologia:** Esta espécie cresce em ambiente sombreados, próximos a rios, regatos, pântanos e lagoas perenes, em terras baixas. É gregária.

**Distribuição geográfica:** Papua Nova Guiné: Distrito Ocidental, Tarara, Wassi Kussa R., Estrada Moorehead-Arufi. Iran

Saya, na Indonésia: em alguns locais ao longo do rio Koembe. É aparentemente rara. (Fig. A.1.1).

4. *O. ridleyi* Hook. f., Fl.Br. Ind. 7 (1896) 93; Ridley, Mat. Fl. Mal. Pen. 3 (1907) 148; Merr., Enum. Born. (1921) 49; Prodoehl, Bot. Arch. 1 (1922) 220; Camus, Fl. Gén. I. - C.7 (1922) 501, t. 41, f. 14; Ridley, Fl. Mal. Pen.. 5 (12925) 252; Backer in Heyne, Nutt. Pl. Ned. Ind. 1 (1927) 250; Backer, Handb. Fl. Java 2 (1928) 193; Chev., Rév. Bot. Appl. 12 (1932) 1024; Rosh., Grasses (1937) 222; Backer, Blumea Suppl. 3 (1946) 54; Chatterjee, Nature 160 (1947) 8, f.3; Jansen, Reinwardtia 2 (1953) 313, f.23a; Nezu, Ann. Rep. Nat. Inst. Genet. Japan 9 (1958) 139; Schmid, l'Agron. Tropic. 13 (1958) 469, t. 85, f.3; Bor, Dansk Bot. Ark. 20 (1962) 151; Tateoka, Bot. Mag. Tokyo 75 (1962) 458, f. 1a; ibid. 76 (1963) 168, f.8; Henty, Bot. Bull., Lae 1 (1969) 136; Gill., Rev.Fl.Mal. 3 (1971) 101, pl. 12 c, f. 117b; Nakagama, Mem. Fac. Agric. Kagoshima 12 (1976) 47.

Tipo: Ridley 1178 (K., holo; LE, SING, n.v.), Malaya, Pahang, Pekan, Ayer Etam, 4/5/1890.

A seguir são sintetizadas as descrições de DUISTERMAAT (1987) e TATEOKA (1962, 1963 e 1964):

**Plantas** perenes, cespitosas, estoloníferas e rizomatosas (talvez), de aspecto bambusóide. **Colmos** eretos, ramificando intra-, raramente extravaginalmente na base, com 75-300 cm de comprimento, produzindo raízes nos nós basais e nos superiores submersos, glabros, lisos. Entrenós curtos, às vezes tubulares, levemente

nervados (sulcados? canelados?). Nós glabros. Bainhas adpressas. Aurículas geralmente presentes, linear-lanceoladas, falcadas, com 2-6 por 0.2-1 mm, com pelos de até 2 mm de comprimento. Ligulas colariformes, deltóides, triangulares ou oblongo-triangulares, com 1-5 por 2-4 mm. truncadas ou obtusas, herbáceas, rasgadas, nervadas, sem vénulas transversais, glabras, lisas. Limbos lineares, com 21-42 por 1,2-2,4 cm, glabros, lisos a escabrosos na face inferior, margens escabrosas, nervura central saliente abaxialmente, vénulas transversais ausentes. Panicula frouxamente contrata, 15-40 por 1-5 cm de diâmetro. Pedúnculo e eixo ± flexíveis, nervados (sulcados), lisos ou se tornando escabrosos na parte superior. Ramos ascendentemente patentes a ± eretos, ondulados, glabros, somente as axilas com um tufo de pêlos brancos; os basais solitários, com 4,1-12 cm de comprimento, sendo, ou simples, com c. 6 espiguetas, ou com 1 a 5 ramos secundários, cada um com 2 a 4 espiguetas e a extremidade com 4 a 5 espiguetas. Pedicelo não curvado ou com leve curvatura adaxial para dentro, com 1 a 3 mm de comprimento, glabro, um pouco escabroso. Espiguetas horizontalmente inseridas em seus pedicelos, obovadas a obovado-lanceoladas, com 7,6 a 12,7 por 1,65 a 2,9 mm, razão comprimento/largura de 3,45 a 6,35, acuminadas. Glumas com c. 0,2 mm de comprimento. Lemas estéreis lineares, setáceos, herbáceos, com 2,3 a 10,5 por 0,15 a 0,45 mm, com 0,3 a 0,85 vezes o comprimento da espiguetas, escaberulosamente pubescente. Lema fértil linear-lanceolado, com 6,8 a 10,5 por 1,35 a 2,1 mm, herbáceo, margem enrolada para dentro, ápice acuminado, levemente sulcado, um pouco granuloso por pequenas reentrâncias, 1 a 2 fileiras de pêlos

vitreos sobre as nervuras ; **arista** com 3 a 15 mm de comprimento (mas moda de 8 a 10 mm), antrorsamente escaberula, fina, não calosa na base. **Pálea** como o lema, linear-lanceolada, com 6,7 a 10,4 por 0,85 a 1,20 mm, margem escariosa, não encurvada, ápice acuminado, não sulcada; **arista** com 0,1 a 1,2 mm de comprimento, patenti-ereta. **Lodículas** obovadas, oblongas, lanceoladas ou obovado-lanceoladas, com 0,55 a 1,30 por 0,2 a 0,5 mm, ápice agudo a obtuso, escarioso, nervuras mais ou menos distintas. **Anteras** com 1,1 a 3,5 mm de comprimento. **Estigmas** brancos a púrpura-escuros. **Cariopse** linear-lanceolada, cilíndrica, com 5,9 a 7,0 por 0,7 a 1 mm de diâmetro, marrom; embrião com 0,13 a 0,18 vezes o comprimento da cariopse; pertence também ao tipo II de TATEOKA (1964), tendo estrutura F+FP (sensu REEDER, 1957). O antécio é mostrado na figura 3.2.1.

**Ecologia.** Habita ambientes sombreados, próximos a rios, regatos, pântanos e lagoas perenes, margens ou interior de florestas perenifólias de várzea ou campo aberto. É comum, exceto na Nova Guiné. Comunidade de gramíneas.

**Distribuição geográfica:** Myanmar (antiga Birmânia): Tenasserim; Tailândia: Lop Buri, Phra Nakhon, Prachin, Chanthaburi, Krabi, Nakhon Si Thammarat, Trang); Kampuchea (Camboja): Sting-streng; Malásia: Sumatra (Costa leste, Arquipélago Riau), Malaia (Kedah, Perak, Pahang, Selangor, Johore), Java, Borneo (Sabah, W. Kutai), Nova Guiné (Irian Jaya: rio Mamberamo, rio Idenburg). (Fig. A.1.1)

A maioria dos caracteres do complexo *ridleyi* apresenta intersecções nas amplitudes e suas medidas, de modo que nenhum deles isoladamente pode ser usado como caráter-chave com segurança. O melhor caráter é a razão do comprimento do lema estéril/comprimento da espiguetas, que geralmente é maior em *O. longiglumis* que em *O. ridleyi*. A espiguetas de *O. longiglumis* é menor também. Apesar desse caráter multivariado na distinção entre as duas espécies, o complexo é nitidamente distinto do resto do gênero e não tem havido problemas com sua delimitação e com seus nomes.

O aspecto bambusóide de ambas, a presença de nervuras transversas e a ausência de aurículas em *O. longiglumis* permitem sugerir que sejam as mais primitivas espécies do gênero.

III- Complexo *meyeriana*. Este complexo asiático corresponde integralmente à Série Meyerianae, da Secção Padia na classificação de SHARMA & SHASTRY (1965), que é descrita da seguinte forma:

Series Meyerianae Sharma et Shastry. Plantas perenes, rizomatosas, com menos de 1 m de altura, espiguetas com 4,2 a 10,5 mm de comprimento, lemas estéreis setiformes, com 2 mm de comprimento, superfície externa do lema fértil e da pálea irregularmente corrugadas, e às vezes híspidas na base ao longo da quilha; arista ausente. Tipo: *O. meyeriana* (Zoll. et Mor.) Baill.

Com este complexo, começam as confusões taxonômicas em *Oryza*, se bem que pequenas se comparadas com as do complexo *sativa*.

Há quatro taxa no complexo *meyeriana*, cujo status varia de autor para autor. *O. meyeriana* (Fig. 3.2.1) foi descrita por Zollinger e Moritz em 1846 como espécie válida. Em 1891, Watt descreveu *O. granulata* (Fig. 3.2.1) e em 1922, Alice Prodoehl acrescentou mais uma espécie ao grupo, *O. abromeitiana*, que habita as Filipinas e as ilhas Malaku, na Indonésia. Segundo Prodoehl, a diferença entre *O. meyeriana* e *O. abromeitiana* são 0,15 mm do comprimento da espiguetta. Roshevitz (1937) citado por DUISTERMAAT (1987) e esta mesma autora consideraram a diferença muito pequena para distinguir as duas espécies, o que foi aceito por VAUGHAN (1989). As opiniões têm sido controversas sobre a própria manutenção da separação entre *O. meyeriana* e *O. granulata*. Embora tenhamos adotado a separação, não se pode deixar de levar em conta a observação do próprio VAUGHAN (1989) de que foram examinados muito poucos espécimes de ambas as espécies, de modo que não se tem idéia das amplitudes dos valores dos caracteres. Pode ser que haja toda uma graduação na natureza que una continuamente os exemplares já analisados.

Em 1985, Ellis reportou e descreveu uma espécie nova, *O. indandamanica*, que habita as ilhas Andaman (Índia) e as Ilhas Nicobar (Índia), localizadas na baía de Bengala. A espécie, indistinguível de *O. granulata*, foi cruzada com esta. O  $F_1$  era também indistinguível dos pais e não tinha meiose anormal; todavia, apresentou uma redução na fertilidade masculina, de 72,5% (média dos pais) para 41%, que ainda é alta: os embriões  $F_1$  tiveram de ser cultivados *in vitro*. Todos esses dados permitem concluir que a confusão existente no complexo *meyeriana* deriva do fato de estar

esse grupo em processo de especiação, por isso, os liames taxonômicos entre os taxa estão sempre incompletos. DUISTERMAAT (1987) reuniu, apropriadamente, os quatro taxa em duas variedades botânicas da espécie *O. meyeriana*: *O. meyeriana* var. *meyeriana*, que engloba *O. abromeitiana*, e *O. meyeriana* var. *granulata*, que hoje em dia, englobaria certamente *O. indandamanica*. Não me senti à vontade para criar outro sistema para *Oryza*, por isso adotei um já publicado. Como DUISTERMAAT (1987) não propôs um sistema completo, o adotado foi o de VAUGHAN (1989) que mantém a distinção entre as 2 espécies, *O. meyeriana* e *O. granulata*.

Seguem as descrições sintetizadas de DUISTERMAAT (1987) e TATEOKA (1962, 1963 e 1964):

5. *O. meyeriana* (Zoll. et Mor.) Baill. Hist. Pl. 12, 166 [1894]; Mez. & Pilg. in Perk., Fragm. Fl. Filip. (1904) 145; Merr., Philip. J. Sc. 1 (1906) Suppl. 370. p.p.; Koord., Exk. Fl. Java (1911) 142; Prodoehl, Bot. Arch. 1 (1922) 223; Camus, Fl. Gén. I.-C. 7 (1922) 495, f. 41, t.17, p.p.; Backer in Heyne, Nutt. Pl. Ned. Ind., (1927) 250; Backer, Handb. Fl. Java 2 (1928) 193, Chev., Rév. Bot. Appl. 12 (1932) 1022, f.17; Rosh., Grasses (1937) 221; Backer, Blumea Suppl. 3 (1946) 52; Monod de Froideville in Backer & Batch. f., Fl. Java 3 (1969) 544; Chang in Simmonds, Evol. Crop Pl. (1979) 99.

Plantas perenes, cespitosas, pouco densas ou estoloníferas, bambusóides. Colmos eretos a ascendentes, às vezes

ramificando intra e extravaginalmente na base, com 23 a 78 cm de comprimento, produzindo raízes nos nós basais, glabros, lisos. **Entrenós** tubulares, nervados (sulcados?). **Nós** glabros. **Bainhas** adpressas a levemente infladas. **Aurículas** linear-lanceoladas, falcadas, com 1 mm por 0,2 mm, glabras ou com pêlos de até 1 mm de comprimento. **Líguas** ± colariformes, com 1 a 5 mm de comprimento por 2 a 4 mm de largura, ápice irregular, herbácea, nervada, sem vênulas transversais, glabras, lisas. **Limbos** ovado-lanceolados, linear-lanceolados a lineares, com 8 a 27 cm de comprimento por 0,8 a 3,2 cm de largura, glabros, lisos a escabrosos em ambos os lados, margens escabrosas, nervura central saliente abaxialmente, vênulas transversais ausentes. **Panicula** bastante contrata, com 4 a 15 cm de comprimento por c. 0,5 cm de diâmetro, esverdeada. **Pedúnculo** e **eixo** ± teretiforme, nervado (sulcado), liso. **Ramos** eretos, ondulados, glabros, os basais solitários, com 1,3 a 6,3 cm de comprimento, sendo ou simples, com 2 a 5 espiguetas, ou com 1 ou 2 ramos secundários, cada um com duas espiguetas, e com 2 a 4 espiguetas na extremidade. **Pedicelo** não clavado, não curvado para dentro adaxialmente, com 0,5 a 10 mm de comprimento, glabro. **Espiguetas** ± horizontalmente inseridas em seus pedicelos, lanceoladas a linear-lanceoladas, esverdeadas, com 6,1 a 10,5 mm de comprimento por 1,50 a 2,65 mm, com razão comprimento/largura de 3,1 a 6,4, agudas a acuminadas. (Fig. 3.2.1). Abre-se às 10:00. **Glumas** com 0,2 a 0,3 mm de comprimento. **Lemas** estéreis deltóides, triangulares, ovados a lanceolados, com 0,15 a 2,45 mm de comprimento por 0,2 a 0,8 mm de largura, com 0,01 a 0,25 do comprimento da espiguetas,

herbáceo, margem inteira, ápice agudo a acuminado, glabro . **Lema** fértil ovado a ovado-oblongo, lanceolado a linear-lanceolado, com 4,85 a 9,30 mm por 1,40 a 2,75 mm. Osseo, margem curvada para dentro. ápice acuminado, às vezes em forma de anzol, levemente sulcado e finamente reticulado, superfície granulada, base da nervura central freqüentemente coberta por pêlos vítreos: **arista** ausente. **Pálea** como o lema, linear-lanceolada a linear, com 4,5 a 9,4 por 0,50 a 1,35 mm, margem densamente escariosa, não encurvada, ápice acuminado, não sulcado, superfície granulada; **arista** ausente. **Lodículas** obovadas a obovado-lanceoladas, com 0,5 a 1,4 mm de comprimento por 0,15 a 0,70 mm de largura, ápice obtuso, escarioso, nervuras mais ou menos distintas. **Anteras** com 1,5 a 3,9 mm de comprimento, amarelas ou marrons. **Estigmas** brancos. **Cariopses** oblongas a oblongo-lanceoladas, com 4,1 a 7,3 mm de comprimento por 0,80 a 1,95 mm de diâmetro, marrons; embrião com 0,1 a 0,2 vezes o comprimento da cariopse, pertencente ao tipo II de TATEOKA (1964) com fórmula F+FP segundo REEDER (1957).

**Ecologia:** crescem em laterita marrom, areia fina grei, calcário, argila, em locais sombreados ou parcialmente sombreados em florestas primárias ou florestas secundárias já com 6 a 10 m de altura, ou em locais perturbados, em solo seco a encharcado, comumente em encostas. Como podem se desenvolver longe de rios e lagoas, a até 1000 m de altitude, diferentemente de outras espécies do gênero, não têm sido alvo de expedições de coleta de germoplasma de arroz, razão pela qual o complexo *meyeriana* tornou-se um dos menos estudados. Embora sejam comuns em seu habitat e ocupem grandes

extensões de floresta, sua densidade demográfica é pequena; não são vistos em grupos e aparentemente não toleram competição.

**Distribuição geográfica:** (Fig. A.1.2.) Indonésia: Sumatra (Aceh), Java (Bogor, Priangan, Banyumas, Kediri, Besuki), Bornéu (Sabah, Kalimantan Timur), Sulavasi (ex-Célebes) (Menado, Palu, Kendari, Bambau), Molucas (Halmaheira); Filipinas: Palawan, Panay, Negros, Mindanao; Tailândia.

6. *O. granulata* Nees & Arn. ex [Stend., Syn.1 (1853) 3, nomen] Watt. Dict. Econ. Prod. Ind. 5 (1891) 500; Hook f., Fl. Br. Ind.7 (1896); Merr., Govt. Lab. Publ. Philip. 6 (1904) 7, p.p.; Prodoehl, Bot. Arch. 1 (1922) 220; Backer, Handb. Fl. Java 2 (1928) 193; Chev., Rév. Bot. Appl. 12 (1932) 1022; Rosh., Grasses (1937) 221; Backer, Blumea Suppl. 3 (1946) 51; Senarata, Grasses Ceylon (1956) 37; Bor, Grasses (1960) 604; Monod de Froideville in Backer & Bakh. f., Fl. Java 3 (1969) 544; Gill., Rev. Fl. Mal.3 (1971) 101; Chang in Simmonds, Evol. Crop. Plant (1979) 99.

Tipo: Wight 2354 (= Wallich 8634) (K, holó; LE, W; P, n.v.), Índia.

A descrição morfológica é idêntica à de *O. meyeriana*, com as seguintes exceções: **Aurículas** com 0,5 a 3 por c. 0,2 mm. **Lígulas** com 0,5 a 2,0 mm de comprimento. **Limbo** linear-lanceolado, com 0,7 a 2,0 cm de largura. **Espiguetas** oblongas a lanceoladas, com 4,90 a 6,45 mm de comprimento, razão comprimento/largura de 2,10 a 3,25 (Fig. 3.2.1). **Lemas estéreis** com 0.05 a 1,40 mm de comprimento. **Lodículas** obovado-oblongas, com 0,8 a 2,2 mm de comprimento.

Cariopses oblongas a obovado-oblongas, com 3,4 a 4,1 mm de comprimento; embrião com 0,2 a 0,3 vezes o comprimento da cariopse.

**Ecologia:** Cresce sobre argila preta, solo vulcânico vermelho, solos e rochas calcários: em florestas primárias perenifólias ou decíduas, florestas secundárias ou florestas de teca; geralmente em locais úmidos e sombreados ou parcialmente sombreados, até 780 metros de altitude; diversamente de *O. meyeriana*, *O. granulata* só habita as bordas das florestas e não seu interior mais fechado.

**Distribuição geográfica:** (Fig. A.1.2.) Sikkin; Índia (Uttar Pradesh, Mysore, Keraba, Andhra Pradesh, Behar, Assam); Sri Lanka; Tailândia (Sukothai, Chanthaburi, Kanchanaburi, Ratchaburi, Prachuap Khiri Khan, Trang); Laos; Cambodja; China (Guangdong, Yunnan); Indonésia: Sumatra (Costa Leste), Java (Jakarta, Priangan, Pekalongan, Semarang, Rembang, Madiun, Surabaya), Kangean; Malásia (Perak); Filipinas (Luzón, Palawan, Panay, Mindanao); Nepal. Considerando-se a espécie duvidosa *O. indandamanica* inclusa em *O. granulata*, a distribuição desta estende-se às ilhas Andaman e Rutland, no Golfo de Bengala.

IV- Complexo *officinalis*. Este complexo compreende 9 espécies e se estende por todos os continentes tropicais. Há três espécies válidas exclusivas da Ásia. *O. minuta* e *O. officinalis*, sobre cujo status existe alguma controvérsia e *O. rhizomatis*, recentemente descrita; uma espécie exclusivamente australiana, *O. australiensis*; duas espécies majoritariamente africanas, *O.*

*eichingeri*, que tem uma raça ocupando o Sri Lanka, e *O. punctata*, que inclui um *taxon* subspecífico tetraplóide que recebeu o nome de "*O. schweinfurtiana*", de status controverso; e três espécies americanas alotetraplóides, *O. latifolia*, *O. alta* e *O. grandiglumis*, nesta ordem decrescente de amplitude geográfica. Estas três espécies são as maiores do gênero *Oryza* no mundo. Há ainda referência a *O. brucheri*, uma suposta espécie diplóide, morfologicamente muito próxima de *O. latifolia*, endêmica do Paraguai e sem exemplares vivos ou herborizados em nenhuma instituição do mundo.

Espécies exclusivamente asiáticas. A maioria dos taxonomistas considera *O. officinalis* e *O. minuta* como espécies distintas. A primeira é muito comum no Sul e Sudeste da Ásia e a segunda é endêmica das Filipinas. Alguns outros cientistas, porém, não consideram as diferenças entre os dois *taxa* suficientes para uma separação em espécies diferentes e os agrupam em *O. minuta* (Bor, 1960 e Backer, 1946, citados por TATEOKA, 1962; DUISTERMAAT, 1987). CHATTERJEE (1948) distinguiu as 2 espécies unicamente pelo comprimento das espiguetas, mas TATEOKA (1962) não constatou descontinuidade neste caráter, que portanto é de menor utilidade taxonômica; notou descontinuidade, no entanto, na largura, que DUISTERMAAT (1987), por sua vez não notou. Essa controvérsia vem indicar que as espécies são muito parecidas e que não foi examinado material suficiente ainda. A seguir, apresentam-se as descrições das duas espécies, resultantes de uma síntese das descrições de DUISTERMAAT (1987), TATEOKA (1962a, b, 1964, 1965) e VAUGHAN (1989):

7. *O. minuta*. Presl. Rel. Haenk. 1 (1830) 208; Mig., Fl. Ind. Bat. 3 (1857) 371; Prodoehl. Bot. Arch. 1 (1922) 221; Rosh., Grasses (1937) 219; Chase, J. Arn. Arb. 20 (1939) 306; Backer, Blumea Suppl. 3 (1946) 53; Bor, Grasses (1960); Tateoka, Bot. Mag. Tokyo 75 (1962) 425; *ibid.* 76 (1963) 170, f.5; Tateoka & Pancho, Bot. Mag. Tokyo 76 (1963) 366; Monod de Froideville in Backer & Bakl.f., Fl. Java 3 (1969) 544; Henty, Bot. Bull., Lae 1 (1969) 136; Gill., Rev. Fl. Mal. 3 (1971) 102. f. 17a; Rao, Curr. Sc. 44 (1975) 602; Chang in Simmonds, Evol. Crop Pl. (1979) 99; Second, Orstom Études & Thèses (1985).

Tipo: Haenke s. n. (PR, holo), Filipinas, Luzón.

**Descrição.** Plantas perenes, cespitosas (até 50 colmos), estoloníferas, com aspecto frágil, colmos eretos, com ramificações basais intra e extravaginais, com 50 a 100 cm de comprimento, produzindo raízes nos nós basais e nos superiores submersos, glabros, lisos. **Entrenós** tubulares, sulcados. **Nós** glabros. **Bainhas** inferiores levemente infladas, as superiores adpressas. **Aurículas** geralmente presentes, obovado-lanceoladas, lanceoladas a linear-lanceoladas, falcadas, 0,5 a 8 por 0,1 a 2 mm, com pêlos de até 2 mm de comprimento. **Lígulas** colariformes a triangulares, com 1 a 8 por 2 a 5 mm, truncadas a obtusas, herbáceas, rasgadas, nervadas, sem vênulas transversas. glabras, ou com pêlos com 1,5 mm de comprimento, lisas. **Limbo**s lineares, com 15,5 a 28 por 0,7 a 1,3 cm, glabros, ou com pêlos brancos de até 2 mm de comprimento em ambas as faces, lisos a escabrosos, margens lisas a escabrosas, nervura principal saliente na face inferior, vênulas transversas

ausentes. **Panicula** frouxamente contrata, com 7,7 a 17 cm de diâmetro. **Pedúnculo** e eixo  $\pm$  teretiformes, sulcados, lisos, tornando-se escabrosos na parte superior. **Ramos** ascendentemente patentes, ondulados, glabros, somente as axilas às vezes com um tufo de pêlos brancos, os mais basais em grupos de 1 a 2. O terço inferior dos ramos basais é desprovido de espiguetas (tipo M de TATEOKA, 1962). **Pedicelo** clavado, com uma leve curvatura adaxial para dentro ou sem curvatura, com 0,5 a 2,5 cm de comprimento, glabro. **Espiguetas** horizontais ou obliquamente inseridas em seus pedicelos, elípticas a oblongas, com 3,6 a 4,2 por 1,65 a 1,95 mm, com razão comprimento/largura de 2,05 a 2,35, agudas a acuminadas, verdes, tingidas de púrpura, decíduas. Glumas com 0,2 a 0,3 mm de comprimento (Fig. 3.2.1). **Lemas estêreis** oblongos, lanceolados a linear-lanceolados, com 0,5 a 3,4 por 0,1 a 0,7 mm, com 0,1 a 0,6 do comprimento da espiguetas, herbáceos, margem inteira, ápice acuminado, escaberulosamente pubescentes. **Lema fértil** oblongo a lanceolado, com 3,7 a 6,2 por 1,2 a 2 mm, herbáceo a ósseo, margem enrolada para dentro, ápice acuminado, sulcado, finamente reticulado, a nervura central densamente coberta com pêlos vítreos, ou esparsamente pubescente, **arista** com 4,5 a 23 mm de comprimento, antrorsamente escabérula, delgada, não calosa na base. **Pálea** como o lema, lanceolada, com 3,60 a 5,15 por 0,50 a 1,85 mm, margem estritamente escariosa, não encurvada, ápice acuminado, não sulcado; **arista** com 0,2 a 1 mm de comprimento, ereta. **Lodiculas** largamente obovadas, obovadas a elípticas, ou obovado-oblongas com 0,1 a 1 por 0,20 a 0,55 mm, ápice agudo a retuso, escarioso, nervuras mais ou menos

distintas. **Anteras** com 1,45 a 2,80 mm de comprimento, amarelas ou marrons. **Estigmas** púrpura-escuros, as vezes marrom escuros. **Cariopses** elípticas, oblongas a obovado-oblongas, lateralmente compressas, com 2 nervuras, com valores mínimos de 2,3 mm de comprimento e 1,3 mm de largura (os máximos não foram encontrados); **embrião** com 0,15 a 0,35 do comprimento da cariopse; o epiblasto é fundido com as partes laterais do escutelo em ambos os lados, e somente a parte superior é livre; o tecido contínuo do epiblasto e do escutelo quase que completamente circunda o coleóptilo; na face epiblastica do embrião, nota-se uma fissura em forma de I, as margens da qual formadas pelas aurículas (embrião tipo I de TATEOKA, 1964). Este tipo de embrião é compartilhado por todo o complexo *officinalis* e o *sativa*.

**Distribuição geográfica:** Filipinas (Luzón, Mindoro, Leyte, Bohol, Mindanao). (Fig. A.1.3.).

**Ecologia:** Solo argiloso-arenoso ou calcáreo, em florestas pluviais primárias alagadas, florestas mistas decíduas (perturbadas), campos alagados, planícies aluviais, savanas, plantações, de até 750 m de altitude. Localmente muito comum a rara.

*B. O. officinalis*. Wall. ex Watt, Dict. Econ. Prod. 5(1891) 501; Prodoehl, Bot. Arch. 1(1922) 221; Rosh., Grasses (1937) 219; Senaratna, Grasses Ceylon (1956) 37; Tateoka, Bot. Mag. Tokyo 75(1962) 425; Tateoka & Pancho, Bot. Mag. Tokyo 76(1963) 366; Deshaprabhu, Wealth of India 7(1966) 327; Hu, Bot. Ac. Sin. 8(1967)

327; Nakagama, Mem. Fac. Agric. Kagoshima 12 (1976) 47. Born. in Fl. Assam 5, 171(1940).

**Descrição.** A descrição é a mesma de *O. minuta*, visto que são espécies muito parecidas, com a exceção dos seguintes caracteres: **Plantas** robustas, com 1,2 a 2,3 m de altura. **Limbos** com até 80 cm de comprimento e até 2,3 cm de largura. **Paniculas** abertas com até 42 cm de comprimento e até 24 cm de diâmetro. **Ramos** mais basais em grupos de até 6, os mais longos com até 28 cm de comprimento. A metade inferior dos ramos basais é desprovida de espiguetas (tipo 0 de TATEOKA, 1962). **Espiguetas** com 3,6 a 6,4 mm de comprimento por 1,95 a 2,75 mm de largura e razão comprimento/largura de 1,60 a 2,35. (Fig. 3.2.1). **Cariopses** maiores que as de *O. minuta*, com valores máximos de 4,4 mm por 2,3 mm (os valores mínimos não foram encontrados). Como será mencionado mais adiante, *O. minuta* pode facilmente ser distinguida de *O. officinalis* pelo número de cromossomos (48 e 24, respectivamente).

Há um táxon muito semelhante a *O. officinalis*, chamado inicialmente *O. malampuzhaensis* e descoberto próximo à vila de Malampuzha, na região de Coimbatore, no Sul da Índia, onde é endêmico (Krishnaswamy & Chandrasekharan, 1957, citado em TATEOKA, 1962). É um grupo tetraplóide (mas não se sabe se anfidiplóide), o que, do ponto de vista biossistemático, já seria um motivo razoável para considerá-lo uma espécie biológica. Os poucos espécimes examinados até o presente diferem pouquíssimo de *O. officinalis* quanto à morfologia. O comprimento da espiguetta é de 5,2 a 5,4 mm, a largura, de 2,35 a 2,45 mm e a razão comprimento/largura, de 2,20 a

2,35, valores todos incluídos na amplitude de variação de *O. officinalis*. Outros caracteres supostamente específicos de *O. malampuzhaensis*, como as lígulas pilosas e curtos rizomas não são raros em *O. officinalis*. Com base nisso, TATEOKA (1962) criou-lhe uma subespécie nova: *O. officinalis* Wall. ex Watt subsp. *malampuzhaensis* (Krishnasw. et Chandrasek.) Tateoka, **comb. nov.**, que adotamos formalmente neste trabalho, embora consideremos tratar-se mais provavelmente de duas espécies crípticas.

**Distribuição:** Sikkim; Índia (Maharashtra, Madhya Pradesh, Andhra Pradesh, Assam); Sri Lanka; Myanmar (antiga Birmânia); Tailândia (Sukothai, Phra Nakhon, Kanchanaburi, Ratchaburi); Camboja; Vietnã do Sul; Malásia (Kedah, Perak, Selangor, Johore); Sumatra (Aceh, Costas Leste e Oeste, Palembang, Lampong); Java; Bornéu (Sarawak, Sabah, Samarinda), Filipinas (Luzón, Mindanao, Leyte, Mindoro, Bohol), Sulawasi (Makassar), Ilhas Sunda (Flores), Molucas (Halmaheira, Buru), Nova Guiné (Merauke, Distrito Ocidental). (Fig. 3.2.2.).

**Ecologia:** A mesma de *O. minuta*.

9. *O. rhizomatis*. O isolamento da ilha do Sri Lanka parece ter favorecido o surgimento de uma espécie endêmica, recentemente descoberta (VAUGHAN, 1989b). A nova espécie é maior que a *O. einchingeri*, que com ela convive, e é mais parecida morfológicamente com *O. officinalis*. Seu descobridor já lhe providenciou uma breve descrição latina, que transcrevemos a seguir.

**Descrição.** **Planta** herbácea, perene com rizoma crasso, cerca de 1,2 a 1,5 m de altura, com inflorescência tipo panícula, exserta, ereta, laxa, com 20 a 28 cm de comprimento; 5 a 9 ramos na panícula. Espiguetas frequentemente verde-púrpura, com 5,3 a 7,7 mm de comprimento e 1,9 a 2,4 mm de largura. **Número de cromossomos** =24. Holotipo em Kew, UK. Acessos do IRGC nºs 103414, 103417, 103427, 105659 e 105660, coletados em Anduorwa, Rahuna National Park, Hambantota, Sri Lanka.

A seguir são dados valores médios de alguns caracteres avaliados em 5 acessos: Comprimento do colmo: 135,4 cm; comprimento da folha bandeira 23,8 cm; largura da folha bandeira 1,53 cm; comprimento da lígula da folha bandeira: 1,7 mm; comprimento da panícula 23,7 cm; comprimento do grão: 6,0 mm; largura do grão: 2,2 mm; comprimento da arista: 7,7 mm.

**Ecologia:** Terrenos abertos a parcialmente sombreados, sazonalmente secos (habitat diferente, portanto, do de *O. officinalis*.)

Espécies africanas do complexo *officinalis*: *O. eichingeri* e *O. punctata*. Essas duas espécies são muito parecidas entre si, o que tem provocado alguma confusão na sua delimitação, existindo, aliás, intermediários. Nunca foram, entretanto reunidos numa espécie só. TATEOKA (1965) distingue-as por meio de uma combinação de 6 caracteres: 1) comprimento e largura de espiguetas, 2) Ligula, 3) Colmo, 4) Arista, 5) Panícula, 6) Forma do lema estéril. Segue-se a sua descrição, baseada na integração das informações de TATEOKA (1965a,b 1964, 1963, 1962) e VAUGHAN (1989).

10. *O. punctata*. Kotschy ex Steud. Syn. Pl. Glum. 1, 3[1855]; Roshev. l.c. 48; A. Cheval. in Rev. Bot. Appl. et Agric. Trop. 12, 1016 [1932].

**Descrição:** Planta perene ou anual. **Colmo:** base larga, com mais de 4 mm de diâmetro, usualmente mais ou menos esponjosa. **Lígulas.** Embora variáveis, em geral com comprimento maior que 4 mm (3-10), macias, esbranquiçadas, glabras, partindo-se facilmente no sentido longitudinal quando secas. **Paniculas** com ramos mais ou menos abertos, embora o caráter seja variável. **Espiguetas** com 4,9 a 6,6 mm de comprimento, 1,9 a 2,6 mm de largura, e razão comprimento/largura de 2,20 a 3,10. (Fig 3.2.1). **Aristas** retas ou flexuosas e com cerdas rígidas, maiores que 1 cm e freqüentemente maiores que 2,5 cm. **Lema estéril** agudo e triangular. **Embrião** de tipo 1 (TATEOKA, 1964) como *O. officinalis*.

A combinação da maior parte dos caracteres acima constitui o Tipo I de TATEOKA (1965), em contraposição ao Tipo II, que corresponde a *O. eichingeri*. Suspeita-se que essas duas espécies possam produzir híbridos naturais, pois ele encontrou espécimes com morfologia intermediária na área de simpatria de ambas, inclusive o tipo da espécie inválida *O. glauca* (TATEOKA, 1962). Os indivíduos intermediários de TATEOKA (1965) podem talvez pertencer à raça allotetraplóide de *O. punctata*, embora não lhes tenha contado os cromossomos. Alice Prodoehl, em 1922, nomeou uma espécie da África Oriental, muito parecida com *O. punctata*, como *O. schweinfurtiana*, sem fazer, tampouco, menção a seu  $n^{\circ} 2n$ . Sharma & Sampath (1985), citados por VAUGHAN (1189), adotaram esse nome para a raça

tetraplóide. As duas raças, diploide e tetraplóide, diferem ecologicamente (SANO, 1980); a primeira é anual e a segunda, perene. VAUGHAN (1989) sugere que as duas raças recebam o status de subespécies mas não formalizou a divisão. Neste trabalho, mantenho uma espécie com duas raças por conveniência, mas em minha opinião, até que façam testes de cruzabilidade entre os dois grupos, eles deveriam ser considerados duas espécies crípticas.

**Distribuição.** África Ocidental ao Sul do Saara (da Costa do Marfim para o Leste), África Oriental (Tanzânia, Quênia, Uganda), África Central, Rodésia e Madagascar. (Fig. 3.2.2.).

11. *O. eichingeri*. Peter in Fedde Repert.40, Anhang 74 [1930] et l.c. 40,251 [1931].

**Descrição:** Planta perene. Colmo: base delgada, geralmente com menos de 3 mm, dura e não completamente esponjosa. **Lígulas** com 0,5 a 3 mm de comprimento (moda entre 1,5 e 2,0), duras, amareladas, glabras e não se partem quando secas. **Paniculas** contratas, com ramos ascendentes e curtos. Ramos basais, não verticilados, com espiguetas inseridas desde a base até a extremidade. **Espiguetas** com 4,4 a 5,8 mm de comprimento, 1,5 a 1,9 mm de largura e razão comprimento/largura de 2,65 a 3,55, estreitamente elípticas. **Aristas** com cerdas pequenas, flexuosas a muito flexuosas, geralmente com comprimento menor que 3 cm (moda de 1 a 2 cm). **Lema** estéril acuminado e estreitamente triangular. **Embrião** do tipo I (TATEOKA, 1964), como *O. officinalis*.

Uma forma cingalesa visivelmente pertencente ao complexo *officinalis* foi nomeada, em 1889, como *O. sativa* L. var. *collina* Trimen. Embora SHARMA & SHASTRI (1965) a tenham renomeado como *O. collina* (Trimen) Sharma et Shastri, acabou prevalecendo a opinião emitida anteriormente por TATEOKA (1963) e aceita por VAUGHAN (1989) de que essa forma era apenas uma raça geográfica de *O. eichingeri* disjunta da área de ocorrência principal da espécie, que é a África Centro-Oriental.

**Distribuição.** Sri Lanka, África Centro-Oriental (Uganda, Tanzânia, Congo). (Fig. 3.2.2.).

12. *O. australiensis*. Dom., Bibl. Bot. 85,1 (1915)333; Rosh., Grasses (1937) 217; Gardn., Fl. W. Austr. 1 (1952) 14, f.1a-e; Tateoka, Bot. Mag. Tokyo 76(1963) 170, f.1; Gopalakrishnan & Shastri, Ind. J. Genet. Pl. Breed. 26 (1966)237; Chang in Simmonds, Evol. Crop. Pl.(1979) 99; Second, Orstom Études & Thèses (1985).

Tipo: F. von Mueller s.n. (PR. holo, n.v.; A, K, L), Austrália, Northern Territory, Sturt's Creek.

TATEOKA (1962a) coloca esta espécie entre aquelas do gênero *Oryza* que não pertencem a complexo algum, por possuir características muito peculiares. No entanto, SECOND (1985a) a inclui no complexo *officinalis*, mesmo levando em conta que ocorre na Austrália e é a única espécie com genoma EE. Esta opinião foi aceita por VAUGHAN (1989), que é adotada formalmente neste trabalho.

**Descrição:** (Baseada em VAUGHAN (1989), DUISTERMAAT (1987) e SHARMA & SHASTRI (1965)). Plantas perenes e anuais, cespitosas,

estoloníferas, fortemente rizomatosas. **Colmos** ± eretos, com ramificações intra- e extravaginais na base, com 80 a 240 cm de comprimento, produzindo raízes nos nós basais e nos superiores submersos, glabros, lisos. Entrenos, ao menos os inferiores, largamente tubulares, fortemente sulcados. **Nós** glabros. **Bainhas** inferiores levemente infladas, as superiores adpressas. **Aurículas** ausentes (o que distingue a espécie de todas as outras do gênero). **Lígulas** ovado-triangulares a lanceoladas, orbiculadas, com 4 a 8 por 2,5 mm, agudas a obtusas, herbáceas, rasgadas, nervadas, às vezes com vênulas transversas, glabras, lisas. **Limbos**, com 25 a 35 cm de comprimento por 0,4 a 1,4 cm de largura, superfície superior pilosa na base, superfície inferior glabra, lisa a escabrosa em ambos os lados, margens escabrosas, nervura central saliente na face inferior, vênulas transversas ausentes. **Panícula** frouxamente contrata, com 18 a 50 cm de comprimento por 2 a 15 cm de diâmetro, ramificadas verticiladamente na base; **Pedúnculo** e **eixo** ± teretiformes, fortemente sulcado, liso na base, tornando-se muito escabroso em direção ao ápice, cobertos por pêlos vítreos. **Ramos** ascendentes patentes a eretos, ondulados, escabérulos, pubescentes, as axilas com um tufo de pêlos brancos, as suas regiões basais não-espiculíferas, os mais basais em grupos de 1 a 7, os mais longos com 11,0 a 21,5 cm de comprimento, com 1 a 5 ramos secundários, cada um com 2 a 5 espiguetas, e terminalmente com 4 a 7 espiguetas. **Pedicelo** ± clavado, adaxialmente curvado para dentro, com 0,5 a 8,5 mm de comprimento, coberto por pêlos vítreos de 0,15 a 0,40 mm. **Espiguetas** ± oblíqua a horizontalmente inseridas em seus pedicelos,

ovado-oblongas a ovado-lanceoladas, com 6,5 a 8,4 mm de comprimento por 2,25 a 3,10 mm de largura, com razão comprimento/largura de 2,3 a 3,1, acuminadas, verdes, tornando-se pretas na maturação, com ráquila rudimentar e ereta. (Fig. 3.2.1). **Glumas** com 0,45 a 1,20 mm de comprimento. **Lemas estéreis** ovados a ovado-lanceolados, com 1,0 a 3,2 por 0,4 a 0,9 mm, com 0,15 a 0,40 do comprimento da espiguetas, margem inteira, ápice agudo a acuminado, glabro, herbáceo. **Lema fértil** ovado-lanceolado, com 6,5 a 8,0 por 2,0 a 2,25 mm, ósseo, hispido, margem encurvada para dentro, ápice acuminado, levemente sulcado e finamente reticulado, nervos com pelos vítreos; **Arista** com 5 a 55 mm de comprimento, antrorsamente escabérula, fina (capilar); não calosa na base. **Pálea** como o lema, linear-lanceolada, 6,2 a 7,1 por 0,7 a 2,2 mm, margem estreitamente escariosa, não encurvada, ápice acuminado, não sulcado, **arista** com 0,6 a 4,4 mm de comprimento, (patenti-ereta), antrorsamente escabérula. **Lodículas** obovadas a obovado-oblongas, com 0,5 a 0,9 por 0,25 a 0,50 mm, ápice truncado, escarioso a carnososo, nervuras distintas. **Anteras** com 3,15 a 4,45 mm de comprimento, marrons. Estigmas brancos ou branco-amarelados. **Cariopses** oblongas, lateralmente compressas, com 2 nervuras, com 4,7 a 6,4 por 2,0 a 2,5 mm, marrom a marrom-avermelhado; **embrião** com 0,25 a 0,35 do comprimento da cariopse, do tipo I (TATEOKA, 1964).

**Ecologia:** Solo vermelho argiloso em planícies onduladas, em pântanos sazonalmente secos, porções baixas de florestas de eucalipto com estrato herbáceo composto de gramíneas, depressões

suaves em companhia de *Eucalyptus microtheca* e *Leptochloa brownii*, a 100 a 225 m de altitude. Localmente muito abundante.

**Distribuição:** Austrália: West Australia: Meda; Northern Territory: Sturt's Creek em Daly Waters, Katherine; Queensland: Distr. de Cook, Toonpan próximo de Townsville; Distr. de North Kennedy: Antil. Plains próximo a Townsville; (Fig. 3.2.2.).

ANEXO 2

## ANEXO 2

## Metodologia - Comentários sobre as variáveis-resposta.

A porcentagem de germinação (G) é fundamental em qualquer análise de sementes, seja em tecnologia de sementes, seja em trabalhos ecológicos. Ela é um índice de vigor de sementes e é usada para estudar o grau de dormência de sementes. É importante que esta porcentagem seja calculada com base no número de sementes vivas e não no número total de sementes, para que não haja confundimento com a variável "número de sementes vivas", especialmente num experimento como este, em que se testa o efeito de fatores físicos (temperatura e imersão - ou anoxia) sobre a fisiologia das sementes. Estes fatores não têm efeito algum sobre sementes mortas, e portanto, é inútil testá-los nelas. Daí a necessidade da aplicação do teste do tetrazolium.

As medidas de tempo ou velocidade de germinação empregados neste experimento têm qualidades e eficiência muito discrepantes. O tempo médio de germinação ( $\bar{t}$ ) tem  $N_G$  como denominador, impondo um problema quando  $N_G = 0$ , o que acontece freqüentemente. Nestes casos, a atribuição do valor 0 a  $\bar{t}$  é arbitrária e de lógica discutível. Para contornar o problema da definibilidade de  $\bar{t}$ , MALUF (1978) criou o Índice de Brotamento (IB), que tem  $N_T$  (número total de sementes) no denominador, que nunca se iguala a 0. Só que, para isso, bastaria adaptar  $\bar{t}$  para  $\bar{t}_T = \frac{\sum(t.n)}{N_T}$ . Infelizmente, tanto uma como outra solução recorrem a  $N_T$ , o que dá ensejo à interferência do número de sementes mortas. Além disso o IB

contém a expressão  $(D-T)$  no numerador, que, além de não trazer vantagem alguma, acrescenta uma desvantagem: quando  $T$ , e, portanto,  $D$ , variam entre autores ou entre experimentos, os IB's ficam difíceis de comparar. Esse problema, pelo menos, não é apresentado por  $\bar{t}$ . Propusemos duas modificações de IB, nomeadamente,  $IB_V$  e  $IB_G$ , com denominadores  $N_V$  e  $N_G$ , respectivamente, e que ainda são muito insatisfatórios. Embora tenhamos analisado estatisticamente estes índices no presente trabalho, não chegamos a compará-lhes as médias na análise gráfica.

As variáveis que envolvem o conceito de tempo médio padecem do mesmo problema, inerente ao tipo de fenômeno sob estudo: as sementes da parcela não germinam todas, obrigatoriamente, no intervalo de tempo  $T$ , que é a duração do ensaio. Na verdade, o tempo médio calculado com base nos dados de um experimento com duração determinada é uma estimativa que pode estar muito longe do valor correto, que seria medido se o tempo permitisse que todas as sementes germinassem. É bem verdade que, muitas vezes, a inadequação de uma variável-resposta a um dado delineamento pode significar, também, a inadequação desse delineamento à variável. No caso do tempo médio, é possível que a um aumento no parâmetro  $T$  permita que todas as sementes germinem e que o erro da estimativa de  $\bar{t}$  (e de  $V_L$ ,  $IB$ ,  $IB_V$  e  $IB_G$ ) volta a ser devido apenas à amostragem das sementes; mas é possível também que isso não venha a ocorrer. Algumas sementes podem demorar anos para germinar, e o  $\bar{t}$  será uma distorção grosseira.

Para estudar fenômenos de duração indeterminada, para os quais é difícil ou impossível medir todos os itens de uma amostra necessários para obter uma média, é mais aconselhável usar estatísticas como os quantis ou separatrizes (SOKAL e ROHLF, 1981, por exemplo). Dentre estes, os mais comuns são os diversos percentis, os quartis e a mediana, que foi medida neste trabalho, com base nas sementes vivas. A mediana, entretanto, só pode ser calculada quando pelo menos metade das sementes vivas germina, o que a torna potencialmente mais restrita que a média, do ponto de vista computacional. Os quantis apresentam uma vantagem: se um deles se revela inapropriado, a mudança na estrutura do experimento não implica na mudança de T, mas tão-somente a escolha de um quantil de ordem menor. A mediana foi incalculável em algumas de nossas parcelas; talvez a escolha do tercil ou do quartil tivessem resolvido o problema. Esta é uma diretriz para trabalhos futuros.

As medianas foram geralmente menores que as médias, pois as distribuições são assimétricas à direita. Houve raras exceções devidas, provavelmente, ao pequeno  $N_v$  em algumas parcelas, o que magnifica os efeitos do acaso.

O IVE, índice de velocidade de emergência, citado por POPIWIGIS (1977) e utilizado recentemente neste Departamento por LOVATO (1991), foi idealizado para ensaios no campo, daí o nome, mas pode ser perfeitamente usado em ensaios em estufa BOD. É um índice conceitualmente bom, pois associa a noção de velocidade de germinação com a unidade sementes/dia e também é computacionalmente bom, pois é calculável mesmo com  $N_g=0$ , o que se constitui numa

vantagem em relação a  $\bar{t}$ ,  $V_L$ ,  $IB_G$  e  $V_M$ . Entretanto, o IVE na forma citada em POPINIGIS (1977) apresenta dois problemas: o primeiro, como os IB's, se  $N_T$  (o número de sementes por parcela) varia com o autor ou com o experimento, varia também cada  $n_t$  e torna-se difícil a comparação dos resultados; segundo, não se levam em consideração as sementes mortas e se produz uma medida distorcida. Para contornar esses dois problemas, propusemos aqui uma modificação do IVE chamada  $IVE_R$ , Índice de Velocidade de Emergência Relativo, em que se usam as porcentagens de sementes germinadas por dia em relação às vivas  $[(n_t/N_V)/100]$  em vez de  $n_t$ , o que torna experimentos diferentes mais fáceis de comparar, embora T's diferentes ainda possam complicar a comparação.

Fazendo uma comparação entre os quantis e o  $IVE_R$ , fica claro que os primeiros são independentes de  $N_T$ , e, sempre que possam ser calculados, são independentes de T e, portanto, permitem comparações entre autores. Já  $IVE_R$ , conquanto independente de  $N_T$ , só permite comparações entre autores quando os T's envolvidos, mesmo quando diferentes, são grandes o suficiente para que todas as sementes vivas germinem.

A velocidade mediana ( $V_M$ ) e o  $IVE_R$  nem sempre estão correlacionados positivamente. A mediana depende apenas das porcentagens acumuladas de germinação enquanto que o  $IVE_R$  depende da distribuição dessas porcentagens no intervalo [0-T]. O exemplo fictício abaixo mostra que um fator determinado pode, por exemplo, aumentar  $IVE_R$  e diminuir  $V_M$ :

A) t	1	2	3	4	5=T	$V_M = \frac{1}{M} = \frac{1}{4} = 0,25$
$P_t$	10	10	10	20	20	

$$IVE_R = 27,33$$

B) t	1	2	3	4	5=T	$V_M = \frac{1}{M} = \frac{1}{5} = 0,20$
$P_t$	40	0	0	0	10	

$$IVE_R = 42,00$$

onde  $P_t$  é a porcentagem de sementes vivas germinadas no tempo  $t$ .

Em qual das duas parcelas a velocidade, em termos genéricos, é maior? A resposta depende do algoritmo. Ambas as estimativas podem ser usadas, desde que se tenha em mente como são calculados e o que significam. No caso B acima, a germinação está mais concentrada no começo do ensaio, enquanto que em A, ela está mais bem distribuída pelos 4 primeiros dias.

A mediana e a velocidade dentro da mesma parcela são sempre a inversa uma da outra, mas quando se consideram as médias de parcelas, os resultados podem não se coadunar com o intuitivamente esperado, com mostra o exemplo fictício seguinte:

*O. glumaepatula*(P)    *O. alta*(A)    *O. glumaepatula*(P)    *O. alta*(A)

Velocidade Mediana

$$P_1 = 10 \quad A_1 = 5$$

$$P_2 = 1 \quad A_2 = 4$$

Mediana

$$1/P_1 = 0,1 \quad 1/A_1 = 0,2$$

$$1/P_2 = 1 \quad 1/A_2 = 0,25$$

No exemplo,  $P_1$  e  $P_2$  são as  $V_M$  de 2 parcelas de *O. glumaepatula* e  $A_1$  e  $A_2$ , as de 2 parcelas de *O. alta*. Dentro das

parcelas, a relação de inversão se observa, mas as médias já não a guardam:

$$\bar{P} = 5,5 \quad \bar{A} = 4,5 \quad (1/P)_{\text{medico}} = 0,550 \quad (1/A)_{\text{medico}} = 0,225$$

Ou seja, com base na velocidade mediana, *D. glumaepatula* é mais rápida que *D. alta*, mas com base na mediana, *D. glumaepatula* é mais lenta que *D. alta*. A razão disto é simplesmente que  $\overline{\left(\frac{1}{P}\right)}$  não é necessariamente igual a  $\left(\frac{1}{\bar{P}}\right)$ . Essa discrepância possível entre  $V_M$  e  $M$  ocorreu em nosso experimento apenas com relação à temperatura, como se pode notar na figura 5.1.3. e mesmo assim, só com temperaturas mais altas.

A porcentagem de germinação, embora classificada na secção Material e Métodos num grupo separado das velocidades, de uma certa maneira também está relacionada ao tempo, ainda que grosseiramente. X % de germinação significa, na verdade, X % num tempo T. A porcentagem poderia ser maior que X, se T fosse maior. Ao se calcular a mediana, fixa-se a porcentagem e o tempo varia; ao se calcular G, fixa-se o tempo e a porcentagem varia.

A rigor, velocidade de germinação deveria ser medida em sementes por unidade de tempo (sem./dia, mais comumente) , ou, melhor ainda, porcentagem de sementes por dia, e poderia ser a velocidade média ou a velocidade instantânea. A velocidade média é dada por  $\left(\sum_{t=1}^T p_t\right) / T$ , ou seja,  $G/T$ . A velocidade instantânea dada por  $dn/dt$ , varia com t e não seria representável por um simples número, a menos que  $f(t)=n$  fosse uma reta, o que é raro, de modo que é de

difícil utilização na prática. É razoável pensar na inclusão de  $V_{\text{media}}$  em pesquisas sobre germinação mas sempre se tendo em mente duas restrições ao analisar os dados:  $V_{\text{media}}$  depende de  $T$  e não dá nenhuma idéia da distribuição da germinação durante o experimento. Todas as outras variáveis de medida de velocidade de germinação são, a rigor, apenas índices, inclusive a  $V_L$  de LABOURIAU (1970).

Finalmente, a variância do tempo de germinação ( $\sigma_t^2$ ) foi calculada sem modificações segundo LABOURIAU (1970), embora, idealmente, devesse ser calculado com base em  $N_v$  e não  $N_g$ . Ela compartilha dos mesmos problemas de  $\bar{t}$ , decorrentes da imprevisibilidade do tempo necessário para todas as sementes germinarem, mas é difícil encontrar-lhe um substituto. A dispersão dos tempos de germinação tem importantes implicações ecológicas. Distribuir a germinação no tempo através da dormência é uma estratégia reprodutiva desenvolvida por muitas espécies de ambientes instáveis. As populações se previnem assim contra uma mortalidade em massa caso haja intermitência das condições ambientais favoráveis. Mesmo quando a dormência já tenha sido quebrada, a variabilidade no tempo de germinação continua como adaptação a microinstabilidades, ou seja, alternâncias entre períodos favoráveis e desfavoráveis com intervalos menores.

Além das variáveis aqui discutidas, algumas outras mais são usadas em biologia de sementes (das quais, porém, só mencionamos uma).

SESHU et al. (1988) produziram a taxa de germinação (RG = rate of germination), calculada com a seguinte expressão:

$$RG = \frac{\text{N.º de sementes germinadas em 48 h (1 contagem)}}{\text{N.º de sementes germinadas em 168 h (contagem final)}} 100$$

Lotes de sementes com predominância de germinação no primeiro dia têm tanto RG como  $IVE_R$  altos; quando a predominância de germinação ocorre no último (setimo) dia, tanto RG como  $IVE_R$  são mais baixos. A correspondência entre ambos não é exata, contudo, porque  $IVE_R$  leva em consideração todos os dias do experimento, e não apenas o 1 e o último. A RG é, grosseiramente, uma forma simplificada de IVE. Seus criadores a compararam com o tempo mediano e com o valor de pico de germinação ao serem aplicados a uma série de variedades de arroz. Constataram que as ordenações das variedades foram as mesmas com RG e com a mediana, mas discreparam com o valor de pico. Segundo aqueles autores, a RG seria mais fácil de calcular e melhoraria a discriminação entre variedades.

A RG pode ser usada com vantagens, em nossa opinião, sempre que não houver condições de se usar o  $IVE_R$ .

É importante voltar a ressaltar que, sempre que o foco de atenção forem os efeitos de fatores bióticos ou abióticos sobre a germinação, devem-se considerar índices baseados no número de sementes vivas e, separadamente, calcular o número de sementes mortas. Desta forma, o efeito dos fatores fica devidamente explicado: o efeito sobre a sobrevivência das sementes e o efeito sobre a velocidade de germinação propriamente.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

(Entre parênteses, ao final de cada uma, a(s) página(s) em que são citadas)

ADAIR, C.R. Introduction. *In*: UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE. Rice in the United States: Varieties and Production. Washington, USDA, 1973. p. 1-5. (USDA Agriculture Handbook, no. 289). (243)

ANGLADETTE, A. El Arroz. Barcelona, Blume, 1969. 866 p. (242)

BARRIGA, J.P. Um novo modelo para coleta de germoplasma na Amazônia. Seminário de curso de Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas. ESALQ/USP. Mimeografado. Piracicaba. (225)

BLACK, G.A. Os capins aquáticos da Amazônia. Boletim Técnico do Instituto Agronômico do Norte, Belém (19):53-94, 1950. (34,238)

BUU, B.C. & LOAN, L.T.H. Genetic studies of seed dormancy in grain quality cultivars. International Rice Research Newsletter, Manila, 15 (5):5,1990. (72)

- CAMINHOÁ, J. M. Elementos de Botânica Geral e Médica. Rio de Janeiro, Nacional, 1877. 3 v. (6, 19, 243)
- CHANG, T. T. Rice. In Simmonds, N. W. Evolution of Crop Plants. London, Longman, 1979. p. 98-103. (47)
- CHATTERJEE, D. Botany of the wild and cultivated rices. Nature, London, 160 (4059): 234-, 1947. (28, 29)
- CHATTERJEE, D. A modified key and enumeration of the species of *Oryza* Linn. Indian Journal of Agricultural Science, Delhi, 18:185-92, 1948. (26, 253, 256, 271)
- CHEVALIER, A. Nouvelle contribution a l'étude systematique des *Oryza*. Revue de Botanique Appliquée et d'Agriculture Tropical, Paris, 12: 1014-32, 1932. (258)
- CLAYTON, W.D. & RENVOIZE, S.A. Genera Graminum. Grasses of the world. London. Her Majesty's Stationary Office, 1986. 389 p. (Kew Bulletin Additional Series XIII.) (26,29)
- COHN, M.A.; CHILES, L.A.; HUGHES, J.A.; BOULLION, K.J. Seed dormancy in red rice VI Monocarboxylic acids: a new class of pH-dependent germination stimulants. Plant Physiology, Rockville, 84:716-9, 1987. (79)

- COHN, M.A.; JONES, K.L.; CHILES, L.A.; CHURCH, D.F.  
Seed dormancy in red rice VII. Structure-activity studies of germination stimulants. Plant Physiology, Rockville, . 89 (3) 879-82, 1989. (79, 80)
- CORREA, M.P. Dicionário das Plantas Úteis do Brasil e das exóticas cultivadas. Rio de Janeiro, IBDF, 1926. 6 v. (242)
- DANIEL, J. Tesouro descoberto no Rio Amazonas. Anais da Biblioteca Nacional, Rio de Janeiro, 95:308-14, 1976. (15)
- DUISTERMAAT, H. A revision of *Oryza* (Gramineae) in Malesia and Australia. Blumea, Leiden, 32:157-93, 1987. (29, 30, 69, 253, 255, 259, 261, 265, 266, 271, 280)
- ELLIS, R.H.; HONG, T.D.; ROBERTS, E.H. Procedures for the safe removal of dormancy from rice seed. Seed Science & Technology, Copenhagen. 11, 77-112, 1983. (71, 72, 75, 77, 78, 80, 131, 138, 142)
- FONSECA, H., coord. Arroz. produção, pré-processamento e transformação agroindustrial. São Paulo, Vol.I. Coordenadoria da Indústria e Comércio, 1983. v. 1. (71, 74)
- FANKLAND, B. Light and Plant Development. Proceedings of 22nd Easter School of Agricultural Science, University of Noyttingham, Butterworths, London. (96)

GOPALAKRISHNAN, R. & S. SAMPATH. Taxonomic status and origin of american tetraploid species of the series *latifoliae* Tateoka in the genus *Oryza*. Indian Journal of Agricultural Science, Delhi, 37 (6) 465-75, 1967. (34, 35, 36, 43, 235)

GRIST, D.H. Rice. London, Longman, 1974. 601 p. (71, 242)

HARLAN, J. R. . Crops and Man. Madison, American Society of Agronomy, 1975. 295 p. (22, 47)

HAYASHI, M. Relationship between endogenous germination inhibitors and dormancy in rice seeds. JARQ (Japan Agricultural Research Quarterly), Tokyo 21 (3):153-61, 1987 (72, 74, 77)

HAYASHI, S.; ITO, S. Effect of limitation of oxygen supply on oxygen uptake and activities of iron-containing respiratory enzymes in the germination of japonica and indica rice seeds Japanese Journal of Tropical Agriculture, Ibaraki-ken, 34 (3):156-62, 1990. (131)

HENDERSON, M.T. Cytogenetic studies at the Louisiana Agricultural Experimental Station of species relationships in *Oryza*. In: INTERNATIONAL RICE RESEARCH INSTITUTE. Rice genetics and cytogenetics. Amsterdam, Elsevier, 1964. p. 103-10. (33)

HOEHNE, F. C. Botânica e Agricultura no Brasil no século XVI, pesquisa e contribuições. São Paulo, Nacional, 1937. 410 p. (6, 11, 17)

HOLANDA, S. B. História Geral da Civilização Brasileira. Tomo I: A época colonial. 6. ed. S. Paulo, DIFEL, 1982. v. 1 e 2. (17)

FUNDAÇÃO INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. Geografia do Brasil - Região Norte. Rio de Janeiro, Superintendência de Estudos Geográficos e Sócio-Econômicos, Departamento de Geografia, 1977. (81, 237)

INTERNATIONAL SEED TESTING ASSOCIATION International Rules for Seed Testing; rules, 1976. Seed Science & Technology, Norway, 4:3-49, 1976. (75)

KAPUR, A.; SINGH, H.; SHARMA, H.L. Physiological blocks underlying dormancy of rice. Current Science, India, 57 (7):386-7, 1988. (74)

KERR, W. E. & POSEY, D. Informações adicionais sobre a agricultura dos Kayapó. Interiência, Recife, 91:392-400, 1984. (242)

KRISHNASAMY, V. & SESHU, D.V. Seed germination rate and associated characters in rice. Crop science, Madison, 29: 904-8, 1989. (131)

KUPKANCHANAKUL, K.; VERGARA, B.S.; KUPKANCHANAKUL, T. Germination and seedling development of floating rice at different soil moisture regimes. International Rice Research Newsletter, Manila, 15 (5):13, 1990. (131)

LABOURIAU, L.G. On the physiology of seed germination in *Vicia graminea* Sm. - 1. Anais da Academia Brasileira de Ciências, São Paulo, 42: 235 -62, 1970. (96, 291)

LAUNERT, E. A survey of the genus *Leersia* in África. Senckenbergiana Biologica, Frankfurt, 46:129-153, 1965. (29, 256, 258)

LEITE, M. Cultura Konduri aflora com mineração de bauxita. Folha de São Paulo, São Paulo, 15 fev. 1989. p. C-5. (11)

LEOPOLD, A.C.; GLENISTER, R. & COHN, M.A. Relationship between water content and afterripening in red rice. Physiologia Plantarum, Kobenhaun, 74: 659 - 62, 1988. (77, 79, 138)

LIST, R. J. Smithsonian meteorological tables. 6. ed. Washington, Smithsonian Meteorological Press, 1984. 527 p. (224)

LOVATO, M.B. Variabilidade Genética da tolerância salina em populações de *Stylosanthes humilis* H.B.K. de diferentes regiões ecogeográficas do Estado de Pernambuco. Piracicaba, 1991. 134 p. (Doutorado- Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).

(95, 287)

LUO, G.H.; WANG, A.G.; SHAO, C.B., GUO, J.Y. The injury caused by high oxygen concentration to seed germination and seedling growth.

Acta Phytophysiological Sinica, 13 (2) 161 -7, 1987. (74)

MALLUF, W.R. Response associated with low temperature seed germinating ability in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill). West Lafayette, 1978. 81 p. (Master of Science, Purdue University).

(96, 285)

MARTINS, P.S. Análise de clines e revisão taxonômica da espécie *Miltonia spectabilis* Ldl. (Orchidaceae-Oncidieae). Piracicaba, 1968. 39 p. (Mestrado- Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/ USP).

(224)

MARTIUS, K.F.P. Flora Brasiliensis; enumeratio plantarum in Brasilia. Weinheim, J. Cramer, 1965. 15 v.

(20, 26)

MORINAGA, T. Cytogenetical investigations in *Oryza* species In INTERNATIONAL RICE RESEARCH INSTITUTE. Rice genetics and cytogenetics. Amsterdam, Elsevier, 1964. p. 91-102.

(36, 235)

MURTHY, P.S.S.; REDDY, P.J.R. & PRASAD, S.S.D. Seed dormancy of rice varieties released by Andhra Pradesh Agricultural University (APAU). International Rice Research Newsletter, Manila, 15 (6):6-7, 1990. (71, 72, 74)

NEVES, P.C.F.; GUIMARÃES, E.P.; TAILLEBOIS, J. Correlations between allogamic and agronomic traits in rice. International Rice Research Newsletter, Manila, 14 (2):12, 1989. (48)

OKA, H.I. Origin of Cultivated Rice. Japan Scientific Societies Press-Elsevier, 1988. 254 p. (46, 47, 121, 142, 188, 189, 214)

OKA, H. I.; MORISHIMA, H. Variations in the breeding systems of a wild rice, *Oryza perennis*. Evolution, Lancaster, 21:249-58, 1967. (165)

PARODI, L.R. La estructura de las espiguillas de arroz. Primera Reunión Argentina de Agronomía, 1., Buenos Aires, 1941. p. 55. (29, 30)

PETRUZZELLI, L. The effect of fusicochin on rice seed germination. Seed Science & Technology, Copenhagen, 16:435 - 43, 1988. (78, 80, 142)

PIANKA, E.R. Evolutionary Ecology, 4. ed. New York, Harper & Row, 1988. 468 p. (175)

- POPINIGIS, F. Fisiologia de Sementes. Brasília, MA/AGIPLAN, 1974. (71, 95, 97, 133, 287, 288)
- REEDER, J.R. The embryo in grass systematics. American Journal of Botany, New York, 44:756-68, 1957. (258, 263, 268)
- SA, J.G.; KIM, K.S.; HAN, S.K., HUH, B.L.; KIM, K.H. Effect of plant growth regulator treatments during the grain filling period on seed and viviparous germination in rice Korean Journal of Crop Science, 33 (3):262 - 9, 1988. (72)
- SANO, Y. Adaptive strategies compared between the diploid and tetraploid forms of *Oryza punctata*. Botanical Magazine, Tokyo, 93 (1031), 171-80, 1980. (279)
- SECOND, G. Evolutionary relationships in the Sativa group of *Oryza* based on isozyme data. Génétique Sélection Evolution, Paris, 17 (1): 89-114, 1985. (48, 280)
- SESHU, D.V.; KRISHNASAMY, V.; SIDDIQUE, S.B. Seed vigor in rice. In: INTERNATIONAL RICE RESEARCH INSTITUTE. Rice Seed Health. Manila, IRRI, 1988. p. 315-29. (74, 291)
- SHARMA, S.D. & SHASTRY, S.V.S. Taxonomic studies in genus *Oryza* L. 6. A modified classification. Indian Journal of Genetics and Plant Breeding, New Delhi, 25:173-8, 1965. (46, 256, 258, 264, 280)

SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. Biometry. 2 ed. San Francisco, W.H. Freeman, 1981. 589 p. (287)

SUPERINTENDÊNCIA DO DESENVOLVIMENTO DA AMAZÔNIA. Atlas climatológico da Amazônia Brasileira. Belém, 1984. (SUDAM. Publicação 39). (121, 224, 237)

TATEOKA, T. Taxonomic studies of *Oryza* I. *O. latifolia* complex. Botanical Magazine, Tokyo, 75:418-27, 1962. (33, 34, 36, 259, 261, 266, 271, 275, 276, 277, 278, 280)

TATEOKA, T. Taxonomic Studies of *Oryza* III. Key to the species and their enumeration. Botanical Magazine, Tokyo 76 (899):165-73, 1963. (34, 46, 256, 259, 261, 266, 277, 280)

TATEOKA, T. Notes on some grasses. XVI. Embryo structure of the genus *Oryza* in relation to the systematics. American Journal of Botany, New York, 51 (5): 539-43, 1964. (29, 256, 258, 259, 260, 261, 263, 266, 268, 271, 274, 277, 278, 282)

TATEOKA, T. A taxonomic study of *Oryza eichingeri* and *O. punctata*. Botanical Magazine, Tokyo, 78 (923) 156-63, 1965a. (271, 277, 278)

TATEOKA, T. Taxonomy and chromosome numbers of african representatives of the *Oryza officinalis* complex. Botanical Magazine, Tokyo, 78, (924):198-201, 1965b. (278)

VARNHAGEN, F.A. História Geral do Brasil. 9 ed. São Paulo, Melhoramentos, 1975. 403 p. (10)

VAUGHAN, D.A. The genus *Oryza* L. Current status of taxonomy. Manila, IRRI, .1989a. 21 p. (IRPS, 138). (29, 30, 31, 32, 34, 36, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 69, 253, 256, 257, 259, ,265, 266, 271, 277, 278, 279, 280)

VAUGHAN, D.A. Two species of *Oryza officinalis* complex present in Sri Lanka. International Rice Research Newsletter, Manila, 14 (4):5, 1989b. (276)

VELLOZO, J.M. Flora Fluminensis. Rio de Janeiro, Museu Nacional, 1881. (19)

YOUNG, E.G. A cultura de arroz. São Paulo, Espíndola, 1906. 42 p. (21, 243, 244)