

FATORES ECOFISIOLÓGICOS E GENÉTICOS QUE AFETAM O MELHORAMENTO DO ARROZ PARA MAIOR RENDIMENTO

Orlando Peixoto de Moraes¹

INTRODUÇÃO

Ao selecionar-se diretamente para produção de grãos, provocam-se, a rigor, alterações nos processos fisiológicos da produção. Assim, o conhecimento das características fisiológicas e morfológicas que influenciam o desempenho produtivo das plantas torna-se valioso não apenas para o entendimento das modificações funcionais que são provocadas pelo melhoramento, mas também para a identificação de características auxiliares, que podem ser consideradas durante o processo seletivo, e para a definição da melhor fase do desenvolvimento em que se deve praticar a seleção (Fehr, 1987).

Para melhor eficiência dos programas de melhoramento, contribui também o entendimento das causas de natureza fisiológica da interação genótipo x ambiente, cujas conseqüências sobre os ganhos de seleção são comentadas a seguir. Adicionalmente, discutem-se algumas das causas de natureza genética que nos últimos anos têm limitado o desenvolvimento de cultivares de maior capacidade produtiva, principalmente de arroz irrigado.

INFLUÊNCIA DA VARIAÇÃO AMBIENTAL NA SELEÇÃO PARA MAIOR RENDIMENTO

Como mencionado por Akita (1995), em sua conferência, o rendimento de uma dada cultivar varia enormemente quando cultivada em diferentes localidades e em diferentes estações do ano. Com a variação temporal e espacial, um ou vários fatores do ambiente de natureza abiótica ou biótica pode(m) variar, influenciando o desenvolvimento e o rendimento de qualquer cultura. Como as plantas, à semelhança de todos os seres vivos, reagem de maneira diferente às alterações do meio em que se desenvolvem, surge o fenômeno da interação genótipo x ambiente, que tem reflexos extremamente importantes na eficiência dos programas de melhoramento.

¹ Pesquisador, EMBRAPA - Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAP), Caixa Postal 179, 74001-970 Goiânia, GO, Brasil.

Nas fases de avaliação e de seleção, o melhorista sempre se preocupa com a magnitude da interação genótipo x ambiente, visando ao melhor planejamento das estratégias do melhoramento e ao estabelecimento de recomendação mais adequada de cultivares, além de melhor entendimento de seus níveis de estabilidade fenotípica (Vencovsky & Barriga, 1992).

Ao implementar um programa de melhoramento, os ensaios de avaliação devem ser conduzidos em locais (fator aleatório) representativos da área de abrangência do programa. A seleção geralmente é feita com base na análise conjunta desses ensaios e, por conseguinte, sob os efeitos da interação genótipo x ambiente ou, no caso, genótipo x local. As fórmulas de resposta à seleção demonstram que o ganho esperado é diretamente proporcional à magnitude da variância genética presente entre as unidades de seleção. Em busca de simplificação, considerar-se-á, como variância genética, a variância genotípica.

Sendo os ensaios conduzidos em vários ambientes, a variância genotípica (σ_G^2) entre as unidades de avaliação, estimada pela análise conjunta, pode ser representada por:

$$\sigma_G^2 = \bar{\sigma}_G^2 - \sigma_{GA}^2$$

onde: $\bar{\sigma}_G^2$ = média das variâncias genotípicas entre as unidades de avaliação de cada ambiente; e σ_{GA}^2 = variância dos efeitos da interação genótipo x ambiente.

Vê-se, pois, que a estimativa de σ_G^2 pode até se anular, dependendo das magnitudes de σ_{GA}^2 , mesmo havendo considerável variância genotípica em cada local, individualmente. Portanto, para aumentar a resposta à seleção, função direta de σ_G^2 , é importante que a área de abrangência do programa seja pouco variável em relação aos diversos fatores de natureza biótica (doenças, pragas, etc.) e abiótica (características físico-químicas do solo, temperatura, pluviosidade, etc.). De acordo com Tai (1971), se a área for heterogênea, existem duas estratégias não mutuamente exclusivas: (1) subdividi-la em áreas menos heterogêneas, estabelecendo-se para cada uma delas um programa de melhoramento, ou (2) utilizar um conjunto gênico mais resistente aos estresses de ambiente, de tal forma que se obtenha maior estabilidade sem redução das possibilidades de progresso para as características de interesse.

Para determinada área, à medida que avançam os ciclos de seleção, é esperado que aumente a estabilidade, diminuindo a interação genótipo x ambiente, pois a cada recombinação estarão sendo utilizadas unidades de seleção de maior adaptação geral, pelo aumento da frequência de indivíduos portadores de genes favoráveis ao melhor desempenho nos diversos ambientes da área em questão. Por outro lado, quando o programa de melhoramento explora apenas

um local por vários ciclos sucessivos, tende-se a desenvolver uma população cada vez mais especificamente adaptada e de maior instabilidade, quando experimentada na área de maior variabilidade ambiental, que se supunha representada pelo local de seleção.

Pode-se também demonstrar que, quando se toma apenas um local j como representativo da área de abrangência do programa, a variância genotípica esperada entre as unidades de seleção nesse local ($\sigma_{G(j)}^2$) é dada por:

$$\sigma_{G(j)}^2 = \sigma_G^2 + \sigma_{GA}^2$$

em que: σ_G^2 e σ_{GA}^2 são definidas como anteriormente, considerando toda a área do programa.

Ao desenvolver o programa em um único local, portanto, as estimativas de variância genotípica obtidas correspondem não a σ_G^2 , mas sim a $\sigma_G^2 + \sigma_{GA}^2$. Diz-se, neste caso, que a estimativa de σ_G^2 está "inflacionada" pelo componente de variância relativo à interação genótipo x ambiente. As estimativas de resposta esperada à seleção tornam-se, por conseguinte, superestimadas, ou seja, os benefícios médios do programa de melhoramento para os produtores da região serão invariavelmente menores do que os estimados na estação experimental, mesmo quando expressos em percentuais em relação à média.

O fato de as cultivares *Japonica*, sob temperaturas mais elevadas, apresentarem maior tendência, em relação às *Indica*, de utilizar fotoassimilados para o desenvolvimento de componentes estruturais, na fase reprodutiva, pode ser atribuído à sua domesticação em áreas de temperaturas geralmente mais amenas. Essa domesticação com algum isolamento reprodutivo levou, inclusive, ao aparecimento de uma certa barreira à troca de genes entre os dois grupos, representada pela existência de esterilidade nos cruzamentos *Indica* x *Japonica*. Com o desenvolvimento dos programas de melhoramento, esta barreira ao intercâmbio de genes está se reduzindo, sendo comum a existência de populações híbridas (pontes) oriundas de cruzamentos entre variedades *Indica* e *Japonica*.

MELHORAMENTO PARA MAIOR PRODUÇÃO DE GRÃOS

São inquestionáveis as respostas indiretas de maior rendimento obtidas com a seleção praticada em características morfo-fisiológicas responsáveis por maior produção de grãos. O maior avanço, mundialmente reconhecido, refere-se à seleção de linhagens semi-anãs e resistentes à brusone, realizada pelo IRRI, na década de 60, em cruzamento entre Dee-Geo-Woo-Gen e Peta, das quais a IR8 foi amplamente difundida. A partir desta fase, contudo, podem-se admitir como

frustrantes os progressos havidos em relação ao caráter rendimento do arroz irrigado, apesar de os recursos investidos em melhoramento do arroz terem crescido mundialmente.

Jennings et al. (1979), ao discorrerem sobre o estabelecimento dos objetivos do melhoramento, afirmam, enfaticamente, que objetivos vagos, como melhoramento para alto rendimento, resultam em frustração e fracasso. Esta é a filosofia de trabalho ainda predominante na grande maioria dos programas de melhoramento de arroz e que, indubitavelmente, já permitiu grandes sucessos, mas que não parecem promissores para o futuro, no tocante ao aumento de potencial produtivo da cultura. Esses autores aconselham a preocupar-se com os fatores que limitam o rendimento, tais como: colmos fracos e acamamento; capacidade inadequada de perfilhamento; auto-sombreamento devido à morfologia foliar deficiente; suscetibilidade a doenças e pragas, etc.

Selecionar indiretamente para produção de grãos utilizando características secundárias relacionadas com o tamanho do dreno das plantas parece ser menos eficiente do que praticar a seleção direta, pois a produção representa a síntese balanceada de todas essas características secundárias. Sabe-se que, mantendo-se fixas as intensidades de seleção, a resposta indireta é superior à resposta direta somente se o produto da correlação genética (r_g) entre a característica principal (y) e a secundária (x) pela raiz quadrada da herdabilidade da característica secundária (h_x) for superior à raiz quadrada da herdabilidade da característica principal, h_y (Falconer, 1987). Considerando, por exemplo, o índice de colheita, que representa a razão entre a produção de grãos e a produção biológica, $r_g h_x$ tenderá a ser inferior a h_y , pois mesmo que a correlação genética entre as duas características seja alta, o índice de colheita não deverá apresentar herdabilidade superior ao da produção de grãos. É oportuno ressaltar que, para o índice de colheita, acresce-se ainda a necessidade de gerar informações de uma característica adicional, de avaliação trabalhosa, qual seja, a produção biológica.

As características relacionadas com o índice de colheita, como, por exemplo, número de espiguetas por planta por unidade de nitrogênio absorvido antes da antese, teor de carboidratos não estruturais nas bainhas e colmos antes da antese, taxa de fotossíntese, etc., não são de avaliação suficientemente fácil para ser adotada como rotina em um programa de melhoramento, no qual manejam-se normalmente milhares de unidades de avaliação.

Por outro lado, é também compreensível que a seleção exclusiva para a produção de grãos pode levar a situações frustrantes, pois a resposta indireta para altura, ciclo, qualidade de grão, etc. pode não ocorrer na direção desejada. A melhor alternativa consiste em realizar uma seleção simultânea, no sentido desejado, para as várias características de interesse, inclusive para maior produção de grãos. A ênfase atribuída a cada característica dependerá dos

objetivos do programa e dos diferenciais entre as médias atuais e as metas desejadas. Além de incluir a produção de grãos como uma das características mais importantes a ser considerada no processo de seleção, se possível desde as gerações iniciais, necessita-se maior esforço a fim de reduzir o tempo entre as fases de recombinação, além de se precaver da perda de genes favoráveis, dentro de um enfoque de melhoramento populacional.

Em geral, os programas de melhoramento de arroz, a exemplo do que ocorre com as demais culturas autógamas, canalizam todos os seus recursos na obtenção e avaliação de linhagens para atender à demanda por cultivares com características requeridas pelo produtor, sem prestar a devida atenção ao melhoramento da sua população como um todo. Por analogia, agem como um criador e vendedor de reprodutores que não investe no melhoramento do seu rebanho e que, por isso, só consegue oferecer animais de desempenho medíocre. Para produzir linhagens superiores às já existentes, é imprescindível que os melhoristas de arroz melhorem seu material genético básico e que, para tanto, introduzam, em suas rotinas de trabalho, as alterações necessárias para a obtenção de respostas satisfatórias à seleção.

Tradicionalmente, as fases de avaliação e de seleção dos programas de melhoramento das culturas autógamas são extremamente longas. Os cruzamentos são realizados colocando-se o conjunto gênico, dentro dos limites impostos pelo reduzido tamanho efetivo, em condições favoráveis à recombinação. A partir daí, contudo, deixa-se operar, por sucessivas gerações, um processo reprodutivo que maximiza a endogamia $[F=1 - (1/2)^n]$, em que n representa o número de gerações de autofecundação], qual seja o acasalamento do indivíduo com ele mesmo. A partir da terceira geração de autofecundação, as chances de recombinação já não parecem compensar mais o aumento do tempo que se impõe ao término do ciclo de seleção, mas, em geral, o processo se prolonga até gerações bastante avançadas, quando ainda se gastam alguns anos adicionais avaliando linhas fixadas. Finalmente, algumas poucas linhas de melhor desempenho geral voltam a ser utilizadas para iniciar o novo ciclo.

Como são poucas as unidades de seleção finalmente aproveitadas, para iniciar um novo ciclo recorre-se aos "imigrantes", originados de outros programas e, por conseguinte, selecionados em outros ambientes, ou representados por fontes primitivas de resistência a doenças, pragas etc., muitas vezes utilizadas no ciclo anterior, mas cujos genes foram perdidos no afã de somente selecionar indivíduos que encerravam todos os atributos desejados. Mesmo sem ampliar suficientemente a base genética da nova população-base, gera-se bastante variabilidade, mas, lamentavelmente, à custa da redução da média, por exemplo, para rendimento, pois "imigrantes" pouco adaptados foram utilizados. Nesse processo de "vai-e-volta", ou de "ganha-e-perde", o programa permanece anos a fio praticamente no mesmo patamar.

Dobzhansky (1973) afirma que a autofecundação é uma forma de oportunismo que sacrifica a plasticidade evolutiva oriunda da recombinação gênica em troca de vantagens adaptativas imediatas e talvez efêmeras, propiciadas pela auto-sexualidade. Este mesmo autor, citando Stebbins (1957), complementa que a autofecundação conduz a um “beco sem saída” evolutivo, porque aparentemente fecha as portas à elaboração de mecanismos adaptativos novos.

A recombinação é a força motriz da evolução, dentro de sua teoria sintética, por representar a fonte imediata de variabilidade sobre a qual a seleção natural exerce a sua ação (Stebbins, 1970). No melhoramento genético, que pode ser considerado como a evolução dirigida pela vontade do homem (Vavilov, citado por Vieira, 1964), a recombinação desempenha papel idêntico, sendo a principal força amplificadora da variabilidade genética pela formação de combinações novas de alelos, tanto por meio da distribuição independente dos cromossomos na meiose como também através da permuta genética (Ramalho et al., 1990). Rotineiramente, os melhoristas de arroz adotam procedimentos que não favorecem alto nível de recombinação, o que limita, portanto, as possibilidades de aparição de combinações gênicas favoráveis.

Ora, quando se entra num beco sem saída, deve-se procurar recuperar as alternativas que realmente conduzem ao objetivo. Pode-se, nesse caso, considerar como objetivo a participação do processo evolutivo, sob a ótica do melhoramento de plantas, com reais chances de êxito. Para tanto, não há necessidade de recuperar as condições de alogamia dos arroz primitivos, mas, a fim de evitar a perda de alelos favoráveis, é imprescindível ampliar a base genética dos programas e, sobretudo, adotar processos que privilegiem a recombinação gênica por meio da heterossexualidade, da redução da duração dos ciclos de seleção e da seleção de subpopulações com tamanho efetivo conveniente.

As vantagens de implementar um programa de melhoramento populacional na geração de material básico para a extração de linhas superiores, de maior potencial produtivo e de melhor desempenho quanto às demais características de interesse, são comentadas de maneira clara e convincente por, entre outros, Paterniani & Miranda Filho (1987) e Hallauer (1985). Como exemplo, destaca-se o caso de uma característica hipotética governada por 20 *loci* independentes. Se a população for conduzida à situação de endogamia plena ($F = 1$), a frequência de indivíduos com alelos favoráveis (em homozigose) em pelo menos 80% dos *loci*, em função da frequência gênica, é a representada na Tabela 1.

TABELA 1. Frequência de indivíduos com alelos favoráveis em pelo menos 80% dos *loci*, em função da frequência gênica (p), considerando-se uma população totalmente endogâmica e uma característica governada por 20 *loci* independentes.

p	Frequência
0,3	1:180.163*
0,4	1:3.154
0,5	1:170
0,6	1:20
0,7	1:5

* Um indivíduo com alelos favoráveis em pelo menos 16 *loci* para 180.163 indivíduos da população.

Assim, à medida que se aumenta a frequência dos alelos favoráveis, aumenta-se a probabilidade de identificação de indivíduos superiores na população.

No que refere ao tamanho do conjunto gênico utilizado, a grande maioria dos programas de melhoramento de arroz pode ser classificada como medíocre e impressionaria qualquer melhorista de espécies alógamas ou da área animal. O programa de melhoramento de arroz de sequeiro da EMBRAPA-CNPAF, que, em relação a vários outros programas, não é pequeno, sendo considerado de tamanho mediano, realizou, em 1992, 96 cruzamentos (simples, duplos, triplos, etc.), utilizando 86 progenitores. Devido ao uso de alguns progenitores em maior frequência e dos graus variáveis de parentesco entre os mesmos, o tamanho efetivo estimado da população recombinada foi de apenas 13,5. Para ser considerado razoável, esse número deveria situar-se acima de 30 ou, preferivelmente, igual ou superior a 50 (Pereira, 1980; Vencovsky, 1987). Numa análise comparativa, verifica-se que o número efetivo de 13,5 corresponde ao tamanho do conjunto gênico de uma população resultante do inter cruzamento ao acaso de apenas 14 famílias S_1 (ou plantas S_0), ou de sete famílias de irmãos completos, ou ainda de quatro famílias de meio-irmãos, extraídos de uma população não endogâmica.

Quanto menor o tamanho efetivo de uma população selecionada, maior será a endogamia da população melhorada do ciclo seguinte, restringindo-se o efeito da principal fonte de geração de variabilidade útil de que dispõe o melhorista, qual seja, a recombinação genética. Outra forma de avaliar o efeito danoso da crescente endogamia de uma população melhorada é considerá-la sob

o aspecto de perda de alelos favoráveis. Se há endogamia, significa que há *loci* ocupados por alelos idênticos e, por conseguinte, houve perda da outra forma alélica, que jamais será recuperada, a menos que se amplie novamente a base genética da população pela introdução de progenitor “imigrante” que carregue o alelo perdido. Além de divergente, comparado à população de base genética restrita, esse imigrante deverá apresentar, “per se”, bom desempenho quanto a todas as características objeto de melhoramento, a fim de não prejudicar o programa no que refere aos avanços já obtidos.

Recentemente, influenciados por Hanson (1959a, 1959b), Gilmore Jr. (1964), Fehr (1987), entre outros, vários programas de melhoramento de arroz, como os da EMBRAPA-CNPAF, CIRAD-CA, CIAT etc., começaram a enfatizar o melhoramento populacional como estratégia para aumentar a probabilidade de se obterem linhagens de maior potencial produtivo e com outras características requeridas para sua pronta adoção pelos agricultores. A utilização dessa estratégia deverá crescer, priorizando, para produção de grãos, a seleção direta, sem, contudo, ignorar as alterações que deverão sofrer as características responsáveis pelo aumento do rendimento da cultura.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AKITA, S. Aspectos ecofisiológicos relacionados ao aumento do potencial de rendimento biológico e comercial da cultura do arroz (*Oryza sativa* L.). In: CONFERÊNCIA INTERNACIONAL DE ARROZ PARA A AMÉRICA LATINA E O CARIBE, 9., 1994, Goiânia. **Arroz na América Latina: perspectivas para o incremento da produção e do potencial produtivo.** Goiânia: EMBRAPA-CNPAF-APA, 1995. v.1 (EMBRAPA-CNPAF. Documentos, 60).
- DOBZHANSKY, T. **Genética do processo evolutivo.** São Paulo: Polígono, 1973. 453p.
- FALCONER, D.S. **Introdução à genética quantitativa.** Viçosa: UFV, 1987. 279p.
- FEHR, W.R. **Principles of cultivar development: theory and technique.** New York: Macmillan, 1987. v.1.
- GILMORE JR., E.C. Suggested method of using reciprocal recurrent selection in some naturally self-pollinated species. **Crop Science**, Madison, v.4, n.3, p.323-325, 1964.

- HALLAUER, A.R. Compendium of recurrent selection methods and their application. **CRC Critical Reviews in Plant Sciences**, Boca Raton, v.3, n.1, p.1-33, 1985.
- HANSON, W.D. Theoretical distribution of the initial linkage block lengths intact in the gametes of a population intermated for n generations. **Genetics**, Bethesda, v.44, p.839-846, 1959a.
- HANSON, W.D. The breakup of initial linkage blocks under selected mating systems. **Genetics**, Bethesda, v.44, p.857-868, 1959b.
- JENNINGS, P.R.; COFFMAN, W.R.; KAUFFFMAN, H.E. **Rice improvement**. Los Baños: IRRI, 1979. 186p.
- PATERNIANI, E.; MIRANDA FILHO, F.B. Melhoramento de populações. In: PATERNIANI, E.; VIEGAS, G.P. (Eds). **Melhoramento e produção do milho**. Campinas: Fundação Cargill, 1987. v.1. p.217-274.
- PEREIRA, M.B. **Progresso imediato e fixação de genes em um método de seleção**. Piracicaba: ESALQ, 1980. 125p. Tese Mestrado.
- RAMALHO, M.A.P.; SANTOS, J.B. dos.; PINTO, C.A.B.P. **Genética na agropecuária**. São Paulo: Globo, 1990. 359p.
- STEBBINS, G.L. **Processo de evolução orgânica**. São Paulo: Polígono, 1970. 255p.
- TAÍ, G.C.C. Genotype stability analysis and its application to potato regional trials. **Crop Science**, Madison, v.11, p.184-190, 1971.
- VENCOVSKY, R. Herança quantitativa. In: PATERNIANI, E.; VIEGAS, G.P. (Eds). **Melhoramento e produção do milho**. Campinas: Fundação Cargill, 1987. v.1. p.135-214.
- VENCOVSKY, R.; BARRIGA, P. **Genética biométrica no fitomelhoramento**. Ribeirão Preto: Revista Brasileira de Genética, 1992. 496p.
- VIEIRA, C. **Curso de melhoramento de plantas**. Viçosa: UFV, 1964. 249p.