

ORIGEM DO MILHO *

F. G. Brieger

Escola Superior de Agricultura «Luiz de Queiroz»
Universidade de São Paulo

As teorias sôbre a origem do milho podem ser classificadas essencialmente em duas categorias. De acôrdo com a teoria de ST. HILAIRE, de 1829, o milho é descendente de um capim selvagem, sendo o milho *tunicata*, com os seus grãos cobertos pelas glumas bem desenvolvidas, a forma hoje ainda existente que mais se aproxima da forma original. Como lugar de origem, ST. HILAIRE considera a região que podemos denominar a bacia do rio Paraguai. De outro lado, ASCHERSON (1875) postulou que o milho é descendente de um capim selvagem que hoje ainda existe na América Central, no México e na Guatemala, a *Euchlaena mexicana*. As teorias de ambos os autores foram provocadas por material novo recebido. Assim, ST. HILAIRE recebeu uma espiga de milho *tunicata* do Paraguai e ASCHERSON tirou as suas conclusões com a descoberta da *Euchlaena* no México.

A maioria dos cientistas aderiu à teoria de ASCHERSON, mas muitas variações em detalhes foram propostas, como se pode ver no resumo da literatura dada recentemente por MANGELSDORF e REEVES (1939). Mas, uma vez que não foi achado material essencialmente novo, também estas variantes das hipóteses não continham elementos novos ou convincentes.

Mais recentemente a discussão obteve de novo um impulso com a obtenção de novo material, e novas observações permitiram fazer-se novas deduções.

MANGELSDORF e REEVES (1938, 1939) tiraram novas

* *Introdução à discussão das 8 horas do dia 23-7-43*

conclusões dos seus estudos sobre os híbridos entre Zea e Tripsacum, que eles foram os primeiros a obter por meio de uma técnica especial. (1931).

Eu iniciei estudos em 1936, quando, começando trabalhos em Piracicaba, foi-me possível usar linhagens de Zea da bacia do rio Paraguai, que antes não tinham sido estudadas.

MANGELSDORF e REEVES, como eu, concordam num ponto importantíssimo, isto é, que a antiga teoria de ST. HILAIRE era fundamentalmente certa. Também estamos de acordo que o tipo atual de milho tunicata é bastante afastado da forma ancestral, porém a direção pela qual procuramos uma solução do problema de reconstruir a forma ancestral, é bastante diferente.

MANGELSDORF e REEVES combinaram duas observações: a) a dificuldade de se obterem formas homozigotas **Tu Tu**, dificuldade esta conhecida por todos os cientistas que estudaram milho tunicata e que dá margem a formular hipóteses sobre o seu fenótipo; b) a ocorrência de formas de milho tunicata com uma supressão da espiga lateral e o aparecimento de flores hermafroditas nas flexas, que se apresentam mais ou menos cheias de barba. Assim, os autores citados pensam que a forma ancestral era uma planta homozigota **Tu Tu**, sem espigas laterais e com uma inflorescência terminal hermafrodita. Uma aproximação apenas parcial a este ideal eles obtêm introduzindo além do gen **Tu**, um gen "tassel-seed"; porém, mesmo assim, o número de sementes formadas na flexa é muito pequeno.

Os estudos iniciados em Piracicaba em 1936 podem ser classificados em dois grupos: análise do milho tunicata Paulista e estudos com outras linhagens, não tunicata, da região da bacia do Rio Paraguai.

Tendo obtido parte de uma espiga do milho tunicata Paulista de um aluno da nossa Escola, iniciei em 1937 com os seus descendentes estudos especiais. Não pode haver dúvida de que se trata de um gen dominante. As segregações mostram porém

frequentemente anomalias devidas a um fator gametofítico no mesmo cromossômio e que causam uma competição entre tubos polínicos; sendo sem efeito no lado fêmeo. E' quase certo que o gen **Tu** do tunicata Paulista seja o mesmo que o gen **Tu** das linhagens dos Estados Unidos e localizados no cromossômio 4. Os testes decisivos serão concluídos ainda êste ano.

Porém, mais importantes foram estudos sôbre a possibilidade de modificar o efeito do gen **Tu** pela seleção do complexo de gens modificadores. Mencionei apenas duas das séries experimentais executadas.

No material original apareceu já uma tendência das plantas **Tu** para terem flores hermafroditas nas flexas, além das flores masculinas normais.

Iniciei em 1937 uma seleção para aumentar a tendência hermafrodita na flexa e foram obtidas linhagens onde quase tôdas as plantas **Tu** têm flexas com até 500 sementes maduras. A espiga lateral é normalmente preformada, mas somente se desenvolve quando a flexa é removida antes de se formarem grãos nela.

Demonstrou-se também que o aparecimento dêste fenótipo extremo é independente da homozigotia ou heterozigotia do gen **Tu** e depende unicamente dos modificadores acumulados pela seleção, os quais, sozinhos, isto é, em plantas **tu tu**, não têm efeito fenotípico algum.

Assim, chegamos, na direção indicada por MANGELSDORF e REEVES, bem além do que foi alcançado por êstes autores. Mas ao mesmo tempo ficou evidente que o caminho da seleção deveria ser alterado. Em vez de simplesmente suprimir a espiga lateral, devemos substituí-la por uma inflorescência mais simples. Mas parece que êste fim não pode ser alcançado com modificadores do milho hoje em cultivo. A natureza da flexa é evidentemente menos importante.

Iniciamos experimentos com o fim de alterar a estrutura da espiga e de substituir, nas plantas tunicata, os modificadores de milho cultivado por modificadores "wild type". Isso parecia unicamente possível com a introdução dos gens de *Euchlaena mexicana*. Devemos aqui frisar que o emprêgo desta

espécie apenas teria o fim indicado, não afetando em nada os nossos conceitos com referência ao problema da origem de *Euchlaena*. Se considerarmos *Euchlaena* como um antepassado do milho; como ASCHERSON e outros, ou um descendente do cruzamento *Zea* x *Tripsacum*, como MANGELSDORF e REEVES, ou ainda, como uma espécie independente — o que acho mais provável — um fato é incontestável: Trata-se de uma forma adaptada às condições da vida selvagem e não apenas às condições de cultivo, como o milho.

Cruzamentos entre *tunicata* e teosinte já foram feitos por vários autores (EMERSON 1929, MANGELSDORF e REEVES 1939) porém os meus experimentos diferem daqueles em dois pontos importantes: utilizei milho *tunicata* Paulista e não linhas norte-americanas e as principais análises foram por mim feitas em F2 e não em "backcross" para o milho.

Já em F1 e, mais ainda, em F2, ficou evidente que os modificadores de *Euchlaena* provocam uma alteração profunda no efeito do gen *Tu*. Os efeitos principais ficam evidentes se analisarmos as plantas da geração F1, tanto da constituição *tu tu* como *Tu tu*, com referência ao carácter da espiga:

	PLANTAS <i>tu tu</i>	PLANTAS <i>Tu tu</i>
Nº de pares de fileiras:	2 (raramente mais)	3 a mais (raramente menos)
Espiguetas por Alvéolo:	geralmente 1 fêmea (ou também 2 fêmeas)	geralmente 1 fêmea e 1 macho (ou também 2 fêmeas)
Glumas:	curtas, sem ponta e córneas	longas, pontudas e «membranáceas»
«Tapas» (crescimento protetor da ráquis que cobre lateralmente as sementes):	presentes	ausentes
Ráquis:	muito rígida	quebradiça
Flexa:	normal	normal

Dêstes contrastes interessantísimos, poucos podem ser simplesmente considerados como efeitos dominantes do fator *tu* do teosinte sobre *Tu* do milho. Quase todos eles são desconhecidos no milho e igualmente em teosinte, como a estrutura das glumas e a introdução de tendências masculinas na espi-

ga. Foi inesperado que a ráquis quebradiça de *Euchlaena* fosse recessiva em indivíduos *tu tu* e dominante quando o gen *Tu* do milho está presente.

Estas observações permitem duas conclusões: 1) o efeito do gen *Tu* é altamente modificável; 2) uma grande parte das modificações que aparecem nos indivíduos *F1* não são nem na direção de *Euchlaena* nem na do milho, mas em uma nova direção, que corresponde ao que se pode esperar numa forma primitiva e selvagem.

Se invertermos a comparação, a situação acentua-se ainda mais. Os característicos que distinguem os *Tu*-híbridos das plantas normais de milho (*tu tu*) são todos caracteres de domesticação.

Incluindo na consideração plantas da geração *F2*, a situação torna-se mais interessante ainda: aparecem plantas *Tu* que têm nas espigas rigorosamente duas fileiras fêmeas, ráquis muito quebradiça, glumas bem compridas e longamente pontuadas, sendo a metade basal da espiga macho e a parte apical fêmea. Estas inflorescências não parecem mais milho ou teosinte, mas são formas inteiramente novas. Se há tipos até certo ponto paralelos, eles se encontram entre as formas de *Tripsacum*, gênero do qual uma espécie, *T. australe*, foi recentemente encontrada pelo Dr. Cutler em Mato Grosso e Paraguai e que está em estudos em Piracicaba.

Não posso comprovar definitivamente que as referidas formas segregantes são de fato réplicas bastante aproximadas da forma ancestral do milho, mas entre todos os tipos até agora descritos, elas são as que mais satisfazem as nossas exigências com referência à adaptação à vida selvagem.

Não é minha intenção entrar aqui numa discussão detalhada das relações dos três gêneros *Zea*, *Tripsacum* e *Euchlaena*. Mas uma vez que usei extensivamente cruzamentos de milho com teosinte tanto do México como da Guatemala e como estou também estudando a espécie sul-americana *Tripsacum australe*, parece-me indicado resumir rapidamente a situação.

A nova teoria de MANGELSDORF e REEVES, que segue uma sugestão de E. ANDERSON de que *Euchlaena* é um segregante do cruzamento *Zea* x *Tripsacum*, baseia-se essencialmente em três argumentos:

1) Os autores, comparando os três gêneros, concluíram que, com referência aos caracteres por eles considerados essenciais, *Euchlaena* seria intermediária entre as outras duas.

Contra isso, deve-se afirmar que um tal julgamento contém um elemento bastante subjetivo. Mostraremos isso num exemplo: os referidos autores declaram que *Euchlaena* é intermediária no seu crescimento vegetativo. *Zea* é uma planta anual de ciclo curto, *Tripsacum* é perene, quando *Euchlaena* é intermediária por ser uma espécie anual de ciclo mais longo.

Porém, não há aqui intermediariedade. *Tripsacum* é perene porque tem um rizoma que, exceto uma interrupção no período sêco (inverno), produz continuamente novas perfilhações que florescem sucessivamente. *Zea* e *Euchlaena* são anuais e não têm rizoma, mas as perfilhações, quando existentes, brotam dos nós basais da haste principal ou de hastes secundárias. Ambos os gêneros têm o mesmo tipo de sistema radicular de vida curta. As plantas sempre têm um único ciclo e morrem inevitavelmente, tendo ou não produzido sementes. Neste ponto diferem de muitas outras espécies anuais que brotam de novo quando são removidas as frutas com sementes.

De outro lado, e a-pesar-de que em alguns caracteres *Euchlaena* é igual ou semelhante a um dos outros gêneros, ela mostra na estrutura das suas inflorescências características específicos: na forma da ráquis e na posição das espiguetas, no desenvolvimento dos órgãos protetores, tanto glumas como "tapas".

2) A análise genética e sumária de vários caracteres dominantes de teosinte, no "backcross" (*Zea* x *Euchlaena*) x *Zea* conduziu MANGELSDORF e REEVES à conclusão de que estas diferenças são controladas por um número não muito grande de gens, localizados em poucas e limitadas regiões de cromossomos de *Euchlaena*. O restante dos cromossomos deste gênero serão idênticos àqueles de *Zea*. Mas as minhas observa-

ções em F2 não dão a impressão de uma segregação muito simples, e achei também que não é justificável desprezar todos os gens recessivos de teosinte, como se faz usando somente o "backcross" para o milho.

LANGHAM (1939) estudando também a segregação em F2, chegou à conclusão de que as principais diferenças dos dois gêneros são devidas a muito poucos gens, dando segregações simples monofatoriais. Meus dados, como também aqueles de COLLINS e KEMPTON (1920) não estão de acordo com as deduções de LANGHAM.

3) O último argumento também é de natureza genética. Os autores observaram que nos dois "backcrosses" (*Zea* x *Euchlaena*) x *Zea* e (*Zea* x *Tripsacum*) x *Zea*, apareceram segregantes semelhantes. Mas, uma vez que a segregação é muito limitada em tais "backcrosses" e que *Euchlaena* e *Tripsacum* têm uma certa semelhança pela presença de duas fileiras de espiguetas e a existência de "tapas" protetores, o aparecimento de segregantes semelhantes pode ser facilmente explicado sem recorrer à hipótese de que os gens em ambos os gêneros são idênticos e que *Euchlaena* é descendente de *Tripsacum*.

Concordamos com os taxonomistas que o gênero *Euchlaena* é suficientemente específico e julgamos que tem também a sua origem independente de *Zea* e *Tripsacum*.

O segundo caminho indicado para tentar resolver o problema da origem do milho como de qualquer outra espécie, consiste em analisar linhagens da suposta região de origem, isto é, no nosso caso, a bacia do Rio Paraguai. Alguns critérios que podem ser úteis foram bem frisados por VASILOW. Assim a região de origem deve ser a mais rica em diferentes formas e deve conter o maior número de gens dominantes.

Porém, a avaliação destes dois pontos está longe de ser fácil. Assim, encontramos erros graves na literatura quando autores julgam a frequência de gens recessivos pelo número de tipos com grãos brancos encontrados em milho, supondo que esta cor é sempre devida a um ou mais gens recessivos comple-

mentares A1, A2, C e R. Assim todo o milho da bacia do Paraguai com aleurona incolor ou amarela deveria ser recessivo. Meus estudos genéticos não deixam nenhuma dúvida de qua a ausência de côr é devida a um inibidor dominante no cromosomio IX e alele dos gens C/c.

A extensão da variação em diferentes regiões é bem difficil a estimar comparativamente, de modo que não acho possível decidir se há mais variação ño Perú ou México ou na bacia do Paraguai. Porém, entre o material que recebemos aquí, encontram-se tipos com caracteres tão primitivos e que me parecem não foram ainda encontrados em outras regiões. Destas mencionarei apenas duas:

Milho indígena Diamantino, Mato Grosso, obtido por intermédio do Dr. Drumond, do Instituto Biológico de São Paulo. A maioria das espigas era grande, com numerosas fileiras, sabugo forte e grosso. Mas apareceu também um outro tipo com sabugo fino e muito flexível, com grãos pequenos e pela metade cobertos pelas glumas.

Um tipo mais interessante ainda apareceu numa população de milho pipoca trazido para o nosso laboratório pelo Sr. Sebastião Coelho Fischer, e que chamamos "pipoca paulista". Citaremos três características: pares de fileiras muito salientes, em geral em número de 4, em forma de cruz, grande desenvolvimento das glumas que cobrem até metade dos grãos e que podem ser de estrutura córnea, ráquis fina e flexível. Muitas vezes a espiga é somente na base bem granada e termina numa ponta comprida com flores masculinas.

Foi surpresa encontrar êstes dois tipos que evidentemente, sem carregar o gen **Tu**, mostram uma aproximação fenotípica pronunciada a esta forma. As duas linhagens se aproximam especialmente a certos segregantes do cruzamento tunicata paulista x Euchlaena.

BRIEGER e CUTLER (ainda não publicado) fizeram estudos histológicos das flores de vários tipos de milho e verificaram que no período de florescimento não há diferença entre as espiguetas de pipoca paulista e tunicata paulista. Em am-

bos temos as glumas bem desenvolvidas e as diferenças aparecem apenas mais tarde no desenvolvimento postfloral.

Nestes estudos observamos também que no milho da bacia do rio Paraguai não somente encontramos um pecíolo mais comprido das espiguetas, mas que estas quase sempre desenvolvem uma pequena escama, ausente no milho norte-americano. Supomos que, histologicamente, esta escama corresponde às "tapas" de *Euchlaena* e *Tripsacum*, e que se encontram também em outras *Andropogoneae* como *Rotboellia* e *Manisuris*.

Assim achamos entre o milho da bacia do rio Paraguai tipos que se aproximam ao milho *tunicata*, sem estar presente o gen **Tu**, e assim aproximam-se também à hipotética forma ancestral de *Zea Mays*.

Do material rapidamente mencionado acima e que será apresentado em detalhes e com bastantes ilustrações em outro lugar, podemos tirar conclusões em duas direções:

I — Origem do milho

Os fatos relatados acima estão de acôrdo com a nossa teoria, que é uma modificação da hipótese de ST. HILAIRE, e da qual consta: a) o milho originou-se na bacia do rio Paraguai; b) o gen *tunicata* é um antigo gen selvagen ("wild relic gene"); a sua atuação sendo hoje fenotipicamente bem diferente, nós podemos fazer voltá-la à fase original, substituindo os gens modificadores; c) que além do gen **Tu**, outros gens se encontram nas linhagens da bacia do rio Paraguai, que causam efeitos mais ligeiros, mas na mesma direção que o gen **Tu**; d) que a forma original do milho tinha espigas laterais em hastes bastante ramificadas, como duas fileiras de grãos bem cobertos com palhas resistentes e com ponta comprida, com ráquis muito quebradiça.

II — *Euchlaena mexicana*

Com referência à *Euchlaena*, não podíamos concordar com as conclusões tanto de MANGELSDORF e REEVES como com as de LANGHAM, que opinam que a diferença entre *Euchlaena* e *Zea* é produzida por poucos gens ou poucas regiões cromossômicas. A segregação de F₂ dos híbridos interespecíficos é muito complicada.

Também chegamos à conclusão de que *Euchlaena* tem bastantes caracteres distintos de *Zea* e *Tripsacum*, de modo que se justifica a manutenção do gênero distinto *Euchlaena*.

III — Considerações gerais sobre evolução

Os nossos estudos são uma demonstração de um mecanismo genético que tem uma importância muito grande para a evolução. Ficou evidente que uma mudança do balanço entre os gens modificadores (“modifier shift”) altera por completo a ação fenotípica de um gen determinante. Não se trata de uma alteração da dominância, mas sim do aparecimento de novos caracteres.

A ação do gen *Tu* foi alterada por uma seleção diferente dos modificadores em duas direções diametralmente opostas: supressão da espiga e hermafroditismo da flexa — alteração da espiga para 2 a 4 fileiras, ráquis quebradiça, hermafroditismo na espiga e flexa completamente normal e macho.

Em outras palavras, provocando um “modifier shift”, chegamos, de uma forma domesticada a duas outras, a primeira das quais nem é mais adaptada à domesticação nem à vida selvagem, enquanto que a segunda tem muitos caracteres que servem como adaptações na competição no estado selvagem.

Um “modifier shift” podemos obter em organismos propagados essencialmente por cruzamento como o milho, e espécies dióicas ou bi-sexuais, pois estas espécies sempre serão altamente heterozigotas para muitos modificadores. Cruzamentos entre formas não parentes aumentarão ainda mais esta heterogeneidade.