

CAPÍTULO 1

Origem, evolução e domesticação da alfafa

Maurício Marini Köpp

Introdução

Cultivada em quase todas as latitudes, a alfafa cobre aproximadamente 32,4 milhões de hectares e é uma das mais importantes plantas forrageiras, por reunir características especiais, como alta produtividade, elevado teor protéico, boa palatabilidade, alta digestibilidade, capacidade de fixar nitrogênio atmosférico no solo e baixa sazonalidade na produção de forragem.

Essa planta forrageira tem grande valor na alimentação animal, seja na forma de feno, de silagem ou de péletes desidratados para bovinos e ovinos, seja incorporada em alimentos compostos para monogástricos ou ainda sob pastejo, sobretudo na Argentina e na Austrália.

É muito importante que o pesquisador saiba onde se encontra geograficamente a variabilidade genética da cultura com que está trabalhando. Grande parte da variabilidade genética de uma cultura está presente no seu centro de origem ou no seu centro de diversidade. Outra informação importante se refere à evolução e à domesticação da espécie. A domesticação das espécies cultivadas é um tipo de evolução, só que dirigida pelo homem, e que, na atualidade, com o nível de conhecimento disponível e com as ferramentas utilizadas, passou a ser chamada de melhoramento genético. O conhecimento das diferentes formas e interações de domesticação das espécies cultivadas permite o planejamento eficiente da prospecção e da amostragem desses recursos genéticos para fins de conservação de germoplasma e ou de sua utilização em programas de melhoramento vegetal.

Mais da metade das variedades e das populações de alfafa domesticadas ou melhoradas são originárias do intercruzamento de *Medicago sativa* ssp. *sativa* e *Medicago sativa* ssp. *falcata*. Em consequência da alogamia e da estrutura autotetraplóide das formas cultivadas desse complexo de subespécies, grande diversidade genética é encontrada entre populações originárias de diferentes regiões geográficas e também dentro dessas populações.

Os recursos genéticos disponíveis atualmente compreendem, por um lado, as variedades descritas oficialmente e, por outro, as populações selvagens, os ecótipos e as populações regionais, em que se encontra a maior amplitude de variabilidade genética. A erosão da diversidade genética, encontrada essencialmente nas plantas cultivadas, leva à procura nas populações selvagens ou nas populações subespontâneas de uma fonte de variabilidade suplementar, que poderá ser salvaguardada e posteriormente explorada pela pesquisa, em especial pelo melhoramento genético. Assim, é indispensável ter a maior amplitude possível de variação genética da espécie estudada (centro de origem ou centro de diversidade). Em uma população sob condições naturais, a diversidade genética é o resultado da deriva genética, da migração e de mutações ocorridas em função da adaptação ao ambiente e ao acaso (evolução). Porém, a variabilidade de uma população relativa aos caracteres selecionados depende não somente desses eventos genéticos em função do ambiente, mas também da influência do homem (domesticação).

Evolução de plantas

O princípio da evolução postula que as espécies que habitaram e habitam nosso planeta não foram criadas independentemente, mas descendem umas das outras, ou seja, estão ligadas por laços evolutivos. Essa transformação, denominada evolução das espécies, foi apresentada e explicada satisfatoriamente por Charles Darwin, no seu tratado “A origem das espécies”, em 1859.

A base da evolução biológica é a existência da variabilidade, ou seja, as diferenças individuais entre os organismos da mesma espécie (ALLARD, 1971). Na grande maioria das vezes, os indivíduos produzem grande quantidade de descendentes, dos quais apenas parte sobrevive até a fase adulta. Isso significa que os indivíduos são selecionados na natureza, de acordo com suas características e frequentemente menos de 10% da prole sobrevive. Os indivíduos que apresentarem características vantajosas para sua sobrevivência, tais como maior capacidade de conseguir alimento, maior eficiência reprodutiva e maior tolerância a estresse biótico ou abiótico, têm maior chance de sobreviver até a idade reprodutiva, passando essas características individuais vantajosas à prole (DIAMOND, 2002). Isso ocorre porque todas as características estão impressas nos genes do indivíduo (ALLARD, 1971; GRANT, 1971). Esse é o princípio da seleção natural de Darwin que tende a modificar as características dos indivíduos ao longo das gerações, podendo haver aparecimento de novas espécies (RONZELLI JÚNIOR, 1996). Com base nesta teoria pode-se estudar sob o aspecto evolutivo todo o parentesco entre os seres vivos da Terra, o que culminou em uma árvore genealógica da vida ou árvore filogenética (MARTIN; EMBLEY, 2004).

Toda a informação genética dos seres vivos está registrada no DNA, a proteína que constitui os genes e os cromossomos. Durante o processo de reprodução, a replicação desses genes sofre alterações denominadas mutações genéticas (RONZELLI JÚNIOR, 1996; WENDEL, 2000). Quando as mutações começaram a ocorrer nos primeiros seres vivos do planeta, iniciou-se o processo de evolução, por meio do aparecimento das citadas variações individuais na mesma espécie. A evolução é então impulsionada pelo fenômeno da seleção natural, através das centenas de milênios do tempo geológico (GRANT, 1971). A história da evolução da vida está documentada no registro dos fósseis encontrados por arqueólogos e evolucionistas.

A pressão gerada pelo ambiente sobre os seres vivos representa uma das principais causas da evolução (ALLARD, 1971; GRANT, 1971; RONZELLI JÚNIOR, 1996). Ambientes naturais geralmente apresentam fatores negativos e limitantes, além de realidades difíceis, tais como a predação e a competição. Ambientes hostis e instáveis impulsionam o processo evolutivo, uma vez que selecionam fortemente apenas a sobrevivência dos mais aptos. Como consequência da pressão ambiental e da existência das mutações genéticas, a vida evoluiu e se especializou, criando toda essa gama de diferentes biomas e ecossistemas que constituem a biosfera (RONZELLI JÚNIOR, 1996).

De acordo com a teoria da evolução, as espécies atuais descendem de outras espécies que sofreram modificações através dos tempos. Os ancestrais das espécies atualmente existentes são considerados descendentes de predecessores diferentes deles, e assim por diante, a partir de organismos precursores, extremamente primitivos e desconhecidos. O evolucionismo prega o transformismo, explica a grande diversidade de formas de vida e rejeita o fixismo, segundo o qual o número de espécies é fixo e elas não sofrem modificações (MARTIN; EMBLEY, 2004).

Teoria sintética da evolução ou neodarwinismo

Esta teoria foi formulada por vários pesquisadores durante anos de estudos, tomando como base as noções de Darwin sobre a seleção natural e incorporando conhecimentos de genética. A mais importante contribuição individual da Genética, extraída dos trabalhos de Mendel, substituiu o conceito antigo de herança mediante a mistura de sangue pelo conceito de herança por meio de partículas, os genes (METTLER; GREGG, 1973).

A teoria sintética considera, conforme Darwin já havia feito, a população como unidade evolutiva. A população pode ser definida como agrupamento de indivíduos da mesma espécie que ocorrem na mesma área geográfica, no mesmo intervalo de tempo (FREIRE-MAIA, 1988). Para melhor compreender essa definição, é importante conhecer o conceito biológico de espécie: agrupamento de populações naturais, real ou potencialmente intercruzantes e reprodutivamente isoladas de outros grupos de organismos. Quando, nessa definição, se diz potencialmente intercruzantes, significa que uma espécie pode ter populações que não se cruzem naturalmente por estarem geograficamente separadas. Entretanto, colocadas artificialmente em contato, haverá cruzamento entre os indivíduos, com descendentes férteis. Por isso, são potencialmente intercruzantes. A definição biológica de espécie só é válida para organismos com reprodução sexuada, já que no caso dos organismos com reprodução assexuada as semelhanças entre características morfológicas é que definem os agrupamentos em espécies (METTLER; GREGG, 1973).

A compreensão da variabilidade genética e da variabilidade fenotípica dos indivíduos de uma população também é fundamental para o estudo dos fenômenos evolutivos, uma vez que a evolução é, na realidade, a transformação de populações ao longo do tempo, ou ainda, são alterações na frequência dos genes dessa população (SMART; HAQ, 1997). Os fatores que determinam alterações na frequência dos genes são denominados fatores evolutivos. Cada população apresenta um conjunto gênico que, sujeito a fatores evolutivos, pode ser alterado. Os fatores evolutivos que atuam sobre o conjunto gênico da população podem ser reunidos em duas categorias (METTLER; GREGG, 1973; BUENO et al., 2006):

- *Fatores que tendem a aumentar a variabilidade genética da população* – mutação gênica, mutação cromossômica e recombinação.

- *Fatores que atuam sobre a variabilidade genética já estabelecida* – seleção natural e isolamento reprodutivo.

Então, de acordo com a moderna teoria sintética da evolução ou neodarwinismo, os processos básicos da evolução são quatro: mutação, recombinação genética, seleção natural e isolamento reprodutivo. Mutação e recombinação genética constituem as fontes da variabilidade genética, sem a qual não pode ocorrer modificação, e fazem parte também do processo de domesticação de plantas e serão abordados posteriormente. A seleção natural e o isolamento reprodutivo orientam essas variações em canais adaptativos.

Seleção natural. Seu conceito básico é que características hereditárias favoráveis se tornam mais comuns em gerações sucessivas de uma população de organismos que se reproduzem e que características hereditárias desfavoráveis se tornam menos comuns. A seleção natural age no fenótipo, ou nas características observáveis de um organismo, de tal forma que indivíduos com fenótipos favoráveis têm mais chances de sobreviver e de se reproduzir do que aqueles com fenótipos menos favoráveis. Se esses fenótipos apresentam base genética, então o genótipo associado com o fenótipo favorável terá sua frequência aumentada na geração seguinte. Assim, certas características são preservadas em razão da vantagem seletiva que conferem a seus portadores, permitindo que um indivíduo deixe mais descendentes do que os indivíduos sem essas características. Eventualmente, por meio de várias interações desses processos, os organismos podem desenvolver características adaptativas mais e mais complexas. Com o passar do tempo, esse processo pode resultar em adaptações que se especializam em nichos ecológicos particulares e pode, eventualmente, resultar na emergência de novas espécies.

Isolamento reprodutivo. O isolamento reprodutivo ocorre quando duas populações de indivíduos não podem se cruzar e, portanto, trocar genes. Os mecanismos do isolamento constituem barreiras ao intercâmbio de genes e podem ser: pré-zigóticos e pós-zigóticos. Os mecanismos pré-zigóticos são os que impedem o contato sexual entre as espécies ou então impossibilitam a união dos gametas após o cruzamento. Assim, existem as seguintes formas:

i) Isolamento habitacional – ocorre quando as populações vivem na mesma região, mas se localizam em habitats diferentes. É muito comum em plantas, em razão de sua natureza sedentária.

ii) Isolamento sazonal ou estacional – é aquele em que duas populações de organismos podem viver na mesma área, mas seus períodos reprodutivos ocorrem em diferentes estações do ano. Em consequência, não há reprodução, embora seja possível o contato físico, muito comum em plantas.

iii) Isolamento etológico – Nesta forma de isolamento os indivíduos encontram-se, mas não copulam devido a diferenças no comportamento, nos sinais químicos, nos padrões de coloração e nas características morfológicas pelas quais um indivíduo reconhece um parceiro em potencial. Essas diferenças de comportamento impedem os rituais de acasalamento e, consequentemente, a fecundação.

Os mecanismos pós-zigóticos são os que ou impedem o desenvolvimento dos híbridos ou reduzem a fertilidade deles ou a viabilidade de seus descendentes, e podem ser descritos da seguinte forma:

i) Isolamento gamético – existe troca de gametas, mas a célula masculina não atinge a feminina, em razão de reações imunitárias ou por falta de reconhecimento químico entre gametas.

ii) Isolamento por inviabilidade dos híbridos, também designado isolamento zigótico – neste caso existe fecundação, mas a incompatibilidade genética impede o desenvolvimento normal do embrião.

iii) Isolamento por esterilidade dos híbridos, também conhecido por isolamento pós-zigótico – neste caso o embrião se desenvolve, mas não atinge a idade adulta ou, se atinge a idade adulta, é estéril ou é eliminado por seleção.

iv) Isolamento por inviabilidade dos híbridos de 2^a geração – formam-se híbridos férteis, mas nos descendentes deles (híbridos de 2^a geração) os embriões abortam, são muito débeis ou são estéreis.

Origem das plantas cultivadas

As primeiras referências sobre a origem das espécies cultivadas são de Alexander von Humboldt e de Alphonse de Candolle no século XIX (HAWKES, 1967; ZEVEN; DE WET, 1982; WALTER et al., 2005). A origem dessas espécies e sua relação com o surgimento da agricultura são fatos amplamente correlacionados. Os estudos sobre a origem das plantas cultivadas levam em consideração basicamente determinados fatores, tais como locais de maior diversidade das espécies, registros sobre origem da agricultura e dados arqueológicos (WALTER et al., 2005; SERENO et al., 2008).

Existem áreas onde é marcante a concentração das espécies de determinado gênero, e estas áreas são independentes uma das outras. Segundo Stace (1989), tais áreas são denominadas centros de diversidade genética, ou centros de diversificação do gênero. Conforme esse autor, com o aumento da distância desses centros, decresce o número de espécies encontradas. Nesse sentido, o centro de diversificação não representa necessariamente a área que possui a máxima variação genética, mas simplesmente indica a área geográfica onde se encontra o maior número de espécies daquele gênero (WALTER et al., 2005).

Segundo Walter et al. (2005), o conceito de centro de diversificação é muito discutido em compêndios de fitogeografia, de taxonomia e de biossistêmática e evoluiu em paralelo ao conceito de centro de origem, que é um local geográfico restrito onde uma espécie se originou (CAIN, 1951). Origem, nesse caso, deve ser entendida como o surgimento de uma forma nova em relação a uma preexistente. Mas, enquanto o centro de diversidade é um fato biológico, que pode ser quantificado e circunscrito, o centro de origem é apenas uma interpretação, advinda do raciocínio dedutivo (ZOHARY, 1970). Por certo, cada espécie vegetal irradiou-se a partir de determinado local, mas em termos práticos, localizar tal centro não é tarefa simples (CAIN, 1951), especialmente para espécies tradicionalmente cultivadas ou manipuladas pelo ser humano. Além disso, algumas espécies vegetais podem não possuir necessariamente um centro de origem único (CAIN, 1951) e assim é quase impossível indicar a origem dessas plantas em um local geográfico preciso (LI, 1974).

Centros de diversidade das plantas cultivadas

Segundo Walter et al. (2005), as plantas cultivadas originaram-se a partir da evolução de ancestrais selvagens em locais hoje conhecidos como centros de origem ou centros de diversidade, que são áreas geográficas específicas e mais ou menos restritas. Frequentemente, há uma única área para determinado gênero no qual se inclui uma planta cultivada. O número de espécies do gênero diminui progressivamente, à medida que aumenta a distância em relação ao centro de diversidade. O conhecimento dos centros de diversidade e os estudos multidisciplinares realizados nesses locais são fundamentais para o entendimento da origem das plantas cultivadas, para o seu melhoramento genético e para a conservação de seu germoplasma.

Os estudos sobre os centros de diversidade foram iniciados por Nicolai Ivanovich Vavilov (pesquisador russo) nas décadas de 1910 a 1930. Vavilov preocupava-se com a origem das plantas cultivadas e decidiu empreender os seus estudos com base em observações da distribuição das plantas então existentes. Para isso, ele empreendeu expedições para muitas partes do mundo, coletando plantas selvagens taxonomicamente muito relacionadas com as espécies cultivadas. Vavilov verificou que havia coincidência freqüente nos centros de diversidade de muitos táxons não relacionados. Os principais centros de diversificação das espécies cultivadas podiam ser reconhecidos pelo globo terrestre afora e seu número era relativamente pequeno. Vavilov (1949), citado por Walter et al. (2005), indicou pelo menos oito centros de origem ou de diversificação primária e secundária das plantas cultivadas (Figura 1). Vavilov considerava esses centros de diversidade genética como centros de origem (onde ocorreu a domesticação) das espécies cultivadas. Entretanto, alguns pesquisadores afirmam que nem sempre o centro de origem coincide com o centro de maior diversidade genética de determinada espécie.



Figura 1. Centros de diversidade de Vavilov.

Fonte: Walter et al. (2005).

Vavilov descreveu os seguintes centros de origem, conforme numeração apresentada na Figura 1: 1) China; 2) Índia (2a. Indonésia, Malásia e Oceania); 3) Ásia Central; 4) Oriente Próximo; 5) Mediterrâneo; 6) África Oriental; 7) Mesoamérica; 8) América do Sul (8a. Chile, 8b. Brasil e Paraguai). Os centros definidos por Vavilov são áreas onde houve desenvolvimento independente de civilizações agrícolas.

De maneira mais genérica, os centros de diversidade das espécies cultivadas podem ser divididos nas seguintes regiões: 1) Oriente Médio, na área que compreende hoje a Turquia, o Iraque, a Síria e Israel, tradicionalmente conhecida como “Crescente Fértil”; 2) sul da América do Norte, em território mexicano; 3) sudeste da Ásia, envolvendo partes da Índia e da China. Esses centros estão separados geograficamente por desertos, planícies ou montanhas.

Geralmente uma espécie está relacionada apenas com um centro, mas algumas vezes ela pode ser encontrada em mais de um. Quando isso acontece, o local de centro primário é onde a espécie foi domesticada. O centro secundário se desenvolve de tipos que migraram do centro primário.

Autores que investigam os chamados “centros de Vavilov” detectaram que áreas não exploradas pela equipe soviética também representam centros de diversificação, como a Austrália, a América do Norte e a África (exceto Etiópia). Assim, Zhukovsky (1968) subdividiu os centros de diversidade em doze áreas no globo (Figura 2), assim designadas: 1) região da China e do Japão; 2) região da Indochina e da Indonésia; 3) região da Austrália; 4) região da Índia; 5) região da Ásia Central; 6) região do Oriente Próximo; 7) região do Mediterrâneo; 8) região da África; 9) região da Europa e da Sibéria; 10) região da América do Sul; 11) região da América Central e do México e 12) região da América do Norte.

Reconhecem-se hoje três principais centros de diversidade genética de cereais e doze centros de diversidade genética de plantas alimentícias. Todos os centros se localizam em áreas tropicais, subtropicais ou, no mínimo, em regiões temperadas cálidas. Até época relativamente recente, os doze centros de origem não incluíam áreas do território brasileiro. Atualmente, com o reconhecimento da importância de algumas plantas, tais como o abacaxi, o amendoim, o cacau e a mandioca (plantas originadas na América do Sul tropical), certas áreas do Brasil, a Amazônia, por exemplo, representam importantes centros de diversidade de plantas alimentícias.

É muito importante que o melhorista saiba onde se encontra geograficamente a variabilidade genética da cultura com que está trabalhando. Grande parte da variabilidade genética de uma cultura está presente em seu centro de origem ou em seu centro de diversidade.

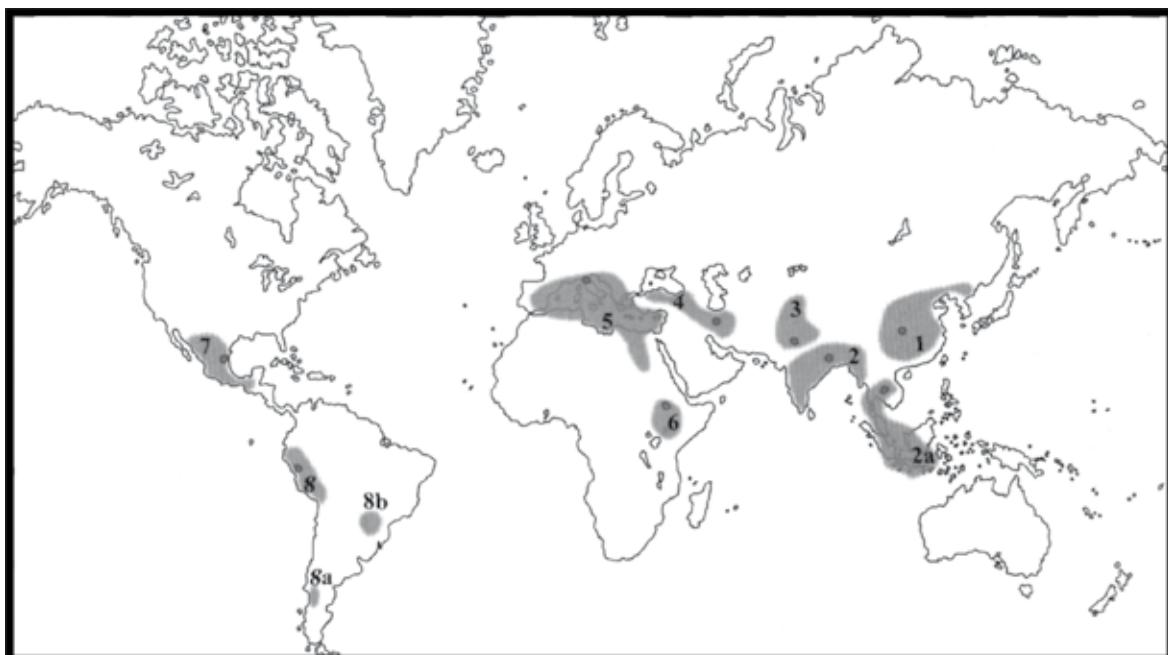


Figura 2. Centros de diversidade de Zhukovsky (1968).

Fonte: Walter et al. (2005).

Domesticação das plantas cultivadas

A domesticação é um processo evolucionário conduzido pelo homem. Esse processo visa a adaptar plantas e animais às necessidades humanas. Plantas domesticadas são geneticamente distintas de seus progenitores selvagens. Uma espécie totalmente domesticada é completamente dependente do homem para sua sobrevivência, não conseguindo se reproduzir na natureza sem a intervenção humana (HARLAN, 1992; EVANS, 1993; SMART; HAQ, 1997).

Os estudos modernos da origem da agricultura nas várias partes do mundo compreendem trabalhos de arqueologia, que requerem a interação de especialistas de várias áreas, tais como historiadores (arqueólogos), antropólogos, botânicos e zoólogos. Ao contrário dos arqueólogos antigos, cuja ambição envolvia principalmente descobertas espetaculares que rendessem peças valiosas para museus, a arqueologia moderna procura desvendar como vivia o homem pré-histórico, o que ele comia e como ele interagia com o ambiente (HANCOCK, 2005). As buscas arqueológicas expõem uma variedade de materiais, cuja avaliação requer o conhecimento especializado de biólogos, de botânicos ou de zoólogos, para determinar de que organismos esses materiais provieram. A datação com ^{14}C é obviamente feita para se determinar a época em que o material foi utilizado. São analisados materiais diversos, tais como cascas de frutos, brácteas de flores, folhas, sementes, pólen e ossos, além de produtos manufaturados pelo homem.

A domesticação de plantas e a domesticação de animais foram eventos que ocorreram praticamente na mesma época em vários locais. Por essa razão, a pesquisa sobre a domesticação de animais é um fator de grande importância nos trabalhos arqueológicos sobre a origem da agricultura (HANCOCK, 2005). Tanto as primeiras plantas quanto os primeiros animais a serem domesticados apresentavam, já em sua condição selvagem, características de pré-adaptação à domesticação. As primeiras plantas domesticadas eram herbáceas, de rápido crescimento e pródigas quanto à produção de sementes (HARLAN, 1992; EVANS, 1993; SMART; HAQ, 1997; SMITH, 1998).

No caso de plantas, os critérios bem estabelecidos para distinção entre indivíduos selvagens e domesticados dizem respeito a caracteres da semente e das infrutescências. As sementes de plantas domesticadas apresentam-se maiores (com maior conteúdo de reservas) e dotadas de tegumentos mais delgados. O homem inconscientemente acabou por selecionar linhagens com essas características, porque os indivíduos com tegumento mais delgado germinam mais rapidamente do que os que possuem tegumentos mais resistentes à decomposição ou ao desgaste (SMART; HAQ, 1997; SMITH, 1998). As sementes com maior conteúdo de reservas produzem plântulas que crescem mais rapidamente e acabam competindo vantajosamente com outras provenientes de sementes menores, pois estas acabam sendo sombreadas pelas primeiras. Outra característica muito importante para a distinção entre plantas cultivadas e plantas selvagens é o fato de que os frutos das primeiras permanecem aderidos ao eixo da infrutescência, enquanto nas plantas selvagens os frutos se destacam, o que facilita a sua dispersão. Para o homem agricultor primitivo (e também para o agricultor moderno) é importante que os frutos permaneçam aderidos, de modo a não haver perdas antes da colheita (HARLAN, 1992).

Provavelmente, várias das primeiras plantas domesticadas eram espécies anuais (DIAMOND, 2002). Tais plantas são caracteristicamente boas produtoras de órgãos de reprodução, como frutos e sementes. Do ponto-de-vista da ecologia de alocação de recursos, essas espécies são classificadas como estratégistas *r*, ou seja, são plantas que destinam grande parte dos nutrientes obtidos do ambiente para a produção de estruturas reprodutoras (a alternativa oposta corresponde às estratégistas *K*, espécies que destinam

recursos maciçamente para a construção do corpo da planta, ou seja, para as partes vegetativas). As plantas estratégistas *r* apreciam ambientes perturbados, comportando-se como espécies oportunistas, que rapidamente ocupam locais abertos e eutrofizados (PIANKA, 1970).

Regiões e época do estabelecimento da agricultura – base da domesticação

A agricultura deve ter tido origem, em primeiro lugar, no Oriente Médio, na região conhecida como Crescente Fértil (Figura 3 – A1). Acreditava-se que o local exato fosse o vale dos rios Tigre e Eufrates. Hoje, porém, graças a pesquisas arqueológicas mais recentes, há razões para se supor que os primórdios da agricultura tiveram lugar em regiões montanhosas próximas ao vale daqueles rios e do rio Jordão, em áreas correspondentes aos atuais territórios do Iraque e de Israel, respectivamente.

Harlan (1971) propôs três centros de origem da agricultura, defendendo a hipótese de que a agricultura se originou nesses três locais de forma independente. Nos três casos haveria um sistema composto pelo centro de origem e o que o autor definiu como *noncenter*, nos quais as atividades de cultivo e de domesticação se dispersaram por áreas variáveis. Os centros de origem da agricultura seriam: A1) centro do Oriente Próximo, A2) noncenter africano, B1) centro do norte da China, B2) noncenter do sudeste da Ásia e noncenter do Pacífico Sul, C1) centro mesoamericano e C2) noncenter da América do Sul, conforme apresentado na Figura 3.

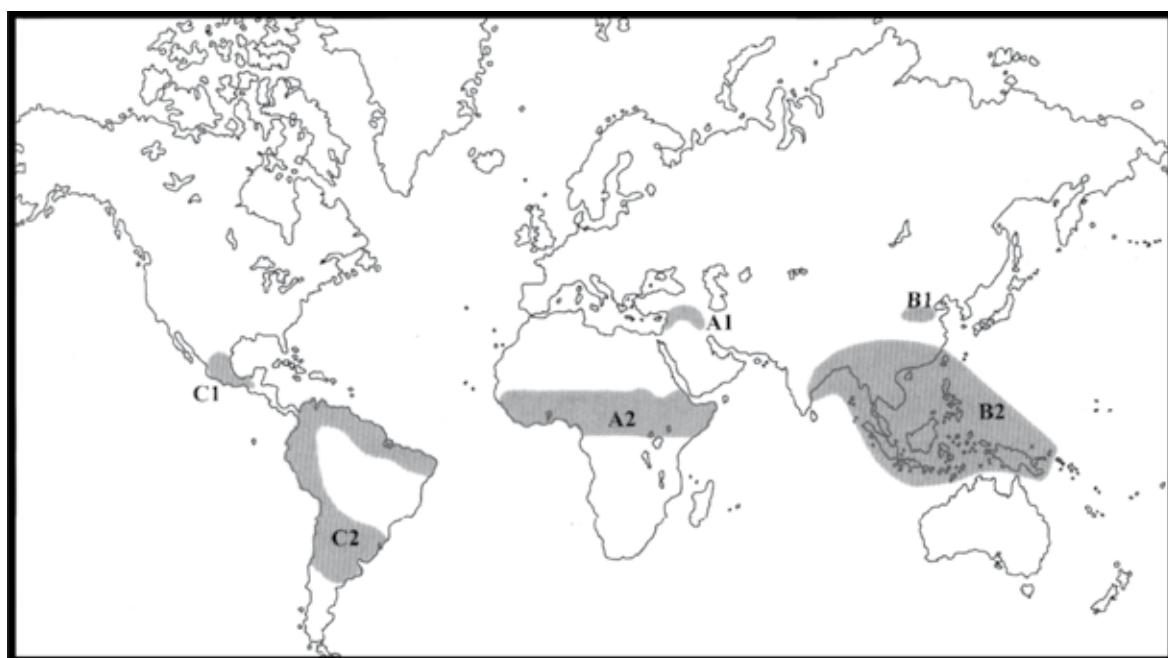


Figura 3. Centros e *noncenters* de origem da agricultura, segundo Harlan (1971).

Fonte: Walter et al. (2005).

Quanto à domesticação, Smith (1998) indicou sete áreas do globo que se relacionam grandemente com as áreas indicadas por Harlan (1971) como centros de origem da agricultura. Esse processo teria sido desencadeado e teria ocorrido de maneira independente em cada uma das áreas descritas. Essas áreas e seus períodos iniciais em ordem cronológica são: 1) Oriente Próximo ou Crescente Fértil – 9500 a. C., 2) centro do México – 9000 a. C., 3) sul da China – 8500 a. C., 4) norte da China – 7800 a. C., 5) centro-sul dos Andes – 7000 a. C., 6) leste dos Estados Unidos – 4500 a. C. e 7) África subsaariana – 4000 a. C., conforme indicadas na Figura 4.



Figura 4. Locais de ocorrência da domesticação de plantas em virtude do surgimento da agricultura.

Fonte: Walter et al. (2005).

Em épocas anteriores a 8000 a. C., o homem já coletava cereais selvagens na região. Há provas de que, mil anos após essa época, ele já cultivava essas plantas e criava animais domésticos, tais como caprinos e suínos. Depósitos de 6750 a. C., localizados em Jarmo (Iraque), revelaram a presença de sementes de trigo e de cevada, além de ossos de caprinos. Em épocas ainda mais antigas, a 9600–10.000 anos, o trigo já era cultivado no Corredor Levantino, uma região no vale do Jordão (atualmente em território israelense). Evidências do cultivo de trigo nesse local foram observadas em diversos locais, tais como Jericó, Netive Hagdud e Gilgal. Como se tratavam de plantas cultivadas, sua domesticação deve ter ocorrido ainda mais anteriormente, ou seja, possivelmente em 9000 a. C., época que corresponde ao início da atividade agrícola na história da civilização. Há quem admita que pela mesma época iniciou-se a agricultura no sudeste asiático, mas as evidências obtidas nessa região são muito escassas e pouco conclusivas (SMITH, 1998). A razão para o menor número de achados na Índia e na China deve-se provavelmente ao clima, que aí é mais úmido do que na zona do Mediterrâneo, o que prejudica o processo de fossilização (SMART; HAQ, 1997).

Outra área relativamente bem estudada e que é um importantíssimo centro de diversidade genética de plantas úteis é o sul da América do Norte, mais precisamente o centro-sul do México. Pesquisas arqueológicas realizadas nos planaltos de Tehuacán revelaram que o homem já estava estabelecido ali em 10000 a. C. O primeiro indício de plantas de milho cultivadas nessa região foi encontrado em depósitos que datam de aproximadamente 5000 a. C. Por essa época também se cultivava ali a abóbora, o abacate e o amaranto. Nos milênios imediatamente seguintes, cultivaram-se outras plantas, principalmente o feijão. Algumas plantas que os habitantes desse local cultivaram são seguramente de origem sul-americana (abacaxi, amendoim e goiaba), o que leva à conclusão de que os povos antigos da América do Norte tiveram, em alguma época, contato com habitantes da América do Sul.

Um centro de diversidade genética de plantas úteis muito importante na América do Sul é a região andina, que se estende ao longo da costa ocidental do continente, desde a Colômbia até a parte central do Chile. A agricultura estabeleceu-se nessa área em época bem posterior à que ocorreu no México e seguramente isso não aconteceu antes de 3000 a. C. Nesses locais, foi cultivado primeiramente o feijão, a pimenta, a abóbora e o algodão. Posteriormente, houve a domesticação da batata.

Características das plantas domesticadas

As espécies domesticadas apresentam uma série de modificações morfológicas quando comparadas com seus ancestrais selvagens. Harlan (1992) e posteriormente Smart e Haq (1997), chamaram essas mudanças de “síndrome da domesticação”. Entre essas modificações podem ser citadas perda de dormência de sementes, aumento do tamanho de frutos e de sementes, mecanismos de dispersão ineficientes (vagens indeiscentes, por exemplo), hábito de crescimento mais compacto, maior uniformidade da planta, redução de substâncias tóxicas e aumento do número de sementes por inflorescência.

Do ponto de vista genético, evolução é “qualquer alteração das freqüências alélicas da população que vise a torná-la mais adaptada” (ALLARD, 1971; GRANT, 1971; METTLER; GREGG, 1973; FREIRE-MAIA, 1988; WENDEL, 2000). Como já mencionado, os processos básicos da evolução de plantas são quatro: mutação, recombinação genética, seleção natural e isolamento reprodutivo. No caso da domesticação das plantas, os vegetais foram modificados para torná-los mais adaptados ao homem. Os principais fatores genéticos envolvidos no processo de domesticação das plantas são mutação, hibridação interestespecífica, poliploidia e seleção artificial.

Mutação. É definida como a alteração súbita nos genes existentes e constitui o único processo genético que cria variabilidade (cria novos alelos). A mutação é dividida em diferentes tipos: gênicas, extranucleares e cromossômicas. Na mutação gênica ou mutação de ponto as modificações ocorrem nas bases nitrogenadas do DNA. As mutações extranucleares ocorrem no DNA de organelas do citoplasma (mitocôndrias e cloroplastos). Nas mutações cromossômicas, as alterações acontecem tanto na estrutura (deleção,

duplicação, inversão e translocação) quanto no número de cromossomos (aneuploidia e euploidia). A frequência de ocorrência de mutações é muito baixa. Estima-se que ela ocorra em cada lócus gênico a cada milhão de gametas, ou seja, na frequência de $1:10^6$.

Hibridação interespecífica. O cruzamento ou hibridação ocorre entre indivíduos de espécies diferentes, mas relacionadas. Esse tipo de hibridação foi muito importante na origem de várias espécies cultivadas. Em vários casos, depois do cruzamento entre espécies diferentes, o híbrido resultante foi retrocruzado com uma das espécies parentais, de tal forma que o resultado é a transferência de algumas ou de apenas uma característica de um dos genitores para o outro. Esse fenômeno é chamado de introgressão. Durante a domesticação das espécies cultivadas, a hibridação interespecífica ocorreu naturalmente. Hoje, os melhoristas podem utilizá-la para buscar características em espécies parentais ou mesmo para criar novas espécies.

Poliploidia. Refere-se a células ou a organismos que contêm mais de duas cópias de cada um de seus cromossomos. Os tipos de poliploides são divididos de acordo com o número de conjuntos de cromossomos, presentes em seu núcleo, em *triploides* (três conjuntos, 3x), *tetraploides* (quatro conjuntos, 4x), *pentaploides* (cinco conjuntos, 5x), *hexaploides* (seis conjuntos, 6x), etc. Um haploide (x) tem somente um conjunto de cromossomos. A poliploidia foi um importante mecanismo no processo de domesticação das plantas cultivadas. Em geral, plantas poliploides são mais vigorosas, com frutos e sementes maiores. Alguns autores sugerem que, durante a domesticação, plantas poliploides, que são mais fortes e mais vigorosas, foram preferencialmente selecionadas. Muitas espécies cultivadas parecem ter sido selecionadas para maior nível de ploidia de forma não intencional.

Quanto à sua origem, os poliploides podem ser divididos em dois tipos:

i) Autopoliploides, em que os conjuntos de cromossomos são originários de uma única espécie. Nessas espécies observa-se aumento no tamanho de flores, de frutos e de folhas (plantas ornamentais e frutíferas). As espécies autopoliploides, em geral, apresentam baixa fertilidade, em razão de problemas de pareamento na meiose. Por isso, ela é particularmente importante para espécies de propagação vegetativa, como a banana (triploide) e algumas variedades de batata (tetraploide).

ii) Alopóliploides, em que os conjuntos de cromossomos são originários do cruzamento de duas ou mais espécies relacionadas. A duplicação dos cromossomos de um alopóliploide forma o anfidióploide, que apresenta maior fertilidade. Comparado com a autopoliploidia, a alopóliploidia teve impacto muito maior na domesticação das plantas cultivadas.

Seleção artificial. Durante a domesticação das plantas, os processos genéticos descritos anteriormente (mutação, hibridação interespecífica, poliploidia) ocorreram sobretudo de forma natural. A principal contribuição feita pelo homem foi a seleção artificial. Ela ocorre quando um indivíduo deixa mais descendentes do que outro, sendo relativamente mais adaptado. A seleção muda a frequência alélica (e consequentemente a

genotípica) e é vital para a evolução e para a domesticação. Natureza e homem não querem necessariamente os mesmos fenótipos. Muitas características desejadas pelo homem não são favorecidas pela natureza. A seleção feita pelo homem (artificial) pode ser no sentido oposto à da seleção natural. O homem seleciona indivíduos portadores de características agronômicas desejáveis, enquanto a natureza seleciona indivíduos mais adaptados.

Origem, evolução e domesticação da alfafa

Segundo Shifino-Wittmann (2008), a alfafa é a forrageira mais antiga, no entanto a etimologia da palavra é discutível, pois pode ter surgido do persa *aspō-asti* (comida de cavalo), do árabe *al-fasfasa* ou do caxemiriano *ashwa-bal* (significa poder do cavalo). Também há especulações de que o nome *lucerne*, usado na Europa para alfafa, derivou do persa *läjwärd* para lápis-lazúli, em referência à flor azulada de *M. sativa* (RUSSELLE, 2001, citado por SHIFINO-WITTMANN, 2008).

Estima-se que desde 4000 anos a. C. a alfafa seja cultivada no Paquistão, e a 3000 e 2000 a. C. no Afeganistão e na Caxemira. Os indícios mais antigos sobre a origem da alfafa datam de 10000 a. C. e de 6000 a. C., quando sementes de alfafa silvestre foram encontradas em amostras na Síria e no Irã, respectivamente.

Os registros mais antigos da utilização da alfafa datam de aproximadamente 1300 a. C. na atual Turquia (LANGER, 1995). Posteriormente, foi incluída na lista de plantas de jardim de Merodoch-Baladan, contemporâneo de Ezequias, rei da Judéia (RUSSELLE, 2001, citado por SHIFINO-WITTMANN, 2008).

A alfafa teve importante papel no avanço das civilizações, pois era utilizada para a alimentação de cavalos. Assim, a alfafa foi cultivada e se propagou em diversas partes do mundo, porém tinha produção centrada no Oriente Médio até aproximadamente 1200 a. C. Após esse período e graças às guerras lideradas por Dario em 490 a. C., a alfafa chegou à Grécia (CROCHMORE, 1998; SHIFINO-WITTMANN, 2008), a qual foi o principal centro de propagação da cultura pelo mundo, conforme será relatado posteriormente.

O gênero *Medicago* tem como centro de origem generalizado o Oriente Médio (QUIROS; BAUCHAN, 1988) e teria se diferenciado durante a era terciária (LESINS; LESINS, 1979). O centro primário de origem do gênero *Medicago* localiza-se ao noroeste do Irã e ao nordeste da Turquia (QUIROS; BAUCHAN, 1988; CROCHMORE, 1998; SHIFINO-WITTMANN, 2008), regiões caracterizadas por inverno frio e verão seco e quente, com solos bem drenados e de pH próximo da neutralidade (MICHAUD et al., 1988). As formas mais antigas, perenes e preferencialmente alógamas teriam como centro de origem a costa norte do Mediterrâneo (CROCHMORE, 1998; SHIFINO-WITTMANN, 2008).

No mioceno, o fechamento intermitente do estreito de Gibraltar ligado à formação de montanhas (Alpes, Pirineus, Apeninos, etc.) teria transformado momentaneamente a bacia mediterrânea em um deserto quente. A criação desse novo habitat favoreceu a diferenciação de espécies anuais colonizadoras, de sementes dormentes e de ciclo

vegetativo curto, a partir das espécies perenes preexistentes. Ao mesmo tempo em que as espécies se tornavam anuais, o caráter autógamo teria aparecido como estratégia reprodutiva essencial, em razão do isolamento geográfico e da falta de polinizadores nos novos habitats colonizados. A abertura final do estreito de Gibraltar conduziu numerosas espécies à extinção. Como essas espécies anuais surgiram após o fim desse processo geológico, seu estudo não pôde contribuir efetivamente para a compreensão da origem do gênero (QUIROS; BAUCHAN, 1988; CROCHEMEORE, 1998; SHIFINO-WITTMANN, 2008).

Com relação ao histórico mais recente sobre a origem, a evolução e a domesticação da alfafa, o conhecimento da taxonomia, da ploidia, da reprodução e principalmente das espécies do gênero *Medicago* (complexo *Medicago*) é muito importante, pois cada grupo dentro do gênero tem registro independente. O gênero comprehende vasto número de espécies e a caracterização dessas espécies ou desses híbridos originados delas, bem como características taxonômicas e genéticas, será apresentada a seguir (CROCHEMEORE, 1998; SHIFINO-WITTMANN, 2008).

Taxonomia. O gênero *Medicago* pertence à divisão *Magnoliophyta*, classe *Magnoliopsida*, ordem Fabales, família Fabaceae. A sistemática e a filogênese do gênero *Medicago* resultam dos trabalhos de vários autores ao longo da história: Linnaeus, Urban, Taubert, Ascherson e Graebner, Trabut, Hegi, e Synskaya (VILLAX, 1963). No entanto, foi somente a partir da metade do século XX que as espécies foram realmente estudadas, segundo relatado em Michaud et al. (1988) e Quiros e Bauchan (1988). Esses autores apresentaram importantes informações, especialmente sobre a evolução e a distribuição de *Medicago sativa*. Entretanto, ainda existem muitas informações sobre as espécies do gênero que podem gerar confusão, principalmente as relacionadas à classificação das espécies (PROSPERI et al., 1995).

O gênero *Medicago* comprehende mais de 60 espécies, das quais dois terços são anuais e um terço é perene (SHIFINO-WITTMANN, 2008). Essas espécies são classificadas em quatro subgêneros (*Medicago*, *Lupularia*, *Orbicularia* e *Spirocarpos*). Os subgêneros *Lupularia* e *Spirocarpos* apresentam somente espécies anuais. O subgênero *Medicago* abrange somente espécies perenes e, o subgênero *Orbicularia*, as duas formas. O subgênero *Medicago* comprehende quatro seções (*Falcago*, *Arborea*, *Marinae* e *Suffruticosae*) que são classificadas de acordo com características associadas às vagens, às sementes, à pilosidade, às inflorescências, à cor da flor, ao crescimento vegetativo e ao número de cromossomos. A seção *Falcago* comporta quatro subseções: *Falcatae*, *Rupestres*, *Daghestanicae* e *Papillosae*.

A alfafa cultivada faz parte da seção *Falcago*, subseção *Falcatae*, e é composta pelas espécies *M. falcata*, *M. sativa*, *M. glomerata*, *M. glutinosa* e *M. prostrata* (LESINS; LESINS, 1979). A cor da flor e a forma das vagens são as características mais importantes para a distinção entre as espécies desta subseção, mas características relativas a porte, longevidade, morfologia da planta e da inflorescência e citologia também devem ser levadas em consideração na distinção das espécies (CROCHEMEORE, 1998). Essas espécies estão

enquadradadas no grupo denominado complexo *Medicago sativa*. Segundo Lesins e Lesins (1979), todas as espécies da subseção *Falcatae* são perenes, diploides ou tetraploides, têm uma corola amarela, violeta ou mesclada de amarelo e violeta (variegada). As nervuras são proeminentes e as vagens são retas, em forma de foice ou de espiral e sem espinhos.

Podem ocorrer intercruzamentos das formas diploides e ou tetraploides. Por não haver barreira para a recombinação genética entre as espécies desse complexo, alguns autores sugeriram a existência de espécies e de subespécies, que neste caso receberiam a seguinte denominação: *M. sativa* ssp. *falcata*, *M. sativa* ssp. *sativa*, *M. sativa* ssp. *glomerata*, *M. sativa* ssp. *glutinosa*, *M. sativa* ssp. *prostrata* (SHIFINO-WITTMANN, 2008; CROCHEMEORE, 1998; QUIROS; BAUCHAN, 1988; HARLAN; DE WET, 1971). A única barreira para troca de genes entre as espécies do complexo *M. sativa* é a ploidia, que pode ser contornada pela produção de gametas diploides não reduzidos (QUIROS; BAUCHAN, 1988).

Genética. O gênero *Medicago* apresenta número básico de cromossomos igual a oito, porém algumas espécies anuais possuem número de cromossomos igual a sete: *M. constricta*, *M. praecox*, *M. polymorpha*, *M. rigidula* e *M. murex* (LESINS; LESINS, 1979; MCCOY; BINGHAM, 1988; QUIROS; BAUCHAN, 1988; CROCHEMEORE, 1998).

Três níveis de ploidia são encontrados nas diferentes espécies do gênero: diploide ($2n = 2x = 16$ ou 14), tetraploide ($2n = 4x = 32$) e hexaploide ($2n = 6x = 48$), mas a maioria das espécies é diploide. É possível que a base da evolução do gênero tenha sido a diploidia e que as espécies tetraploides tenham saído de uma não redução de gametas, o que originou indivíduos bastante vigorosos e heterozigotos aptos a colonizar outros habitats e expandir assim a zona geográfica do gênero (MCCOY; BINGHAM, 1988; QUIROS; BAUCHAN, 1988; CROCHEMEORE, 1998). Muitas cultivares de alfafa são originárias do intercruzamento de formas perenes tetraploides alógamas de *M. sativa* ssp. *sativa* e *M. sativa* ssp. *falcata* e, por isso, é encontrada grande diversidade genética entre populações originárias de diferentes regiões geográficas e também dentro dessas populações (CROCHEMEORE, 1998).

Algumas espécies perenes como *M. sativa*, *M. falcata*, *M. prostrata*, *M. papillosa* ou *M. arborea* podem apresentar níveis de ploidia diferentes de $2x$, $4x$ ou $6x$, pouco ou nada interférteis (LESINS; LESINS, 1979). Duas espécies, *M. rugosa* e *M. scutellata*, possuem número cromossômico $2n = 30$ (MCCOY; BINGHAM, 1988; QUIROS; BAUCHAN, 1988). As espécies perenes cultivadas de *Medicago* são alógamas, com flores perfeitas e com diferentes níveis de auto-incompatibilidade, entretanto, às vezes é possível a ocorrência de autofecundação em algumas espécies (VIANDS et al., 1988). A flor da alfafa possui uma membrana que impede sua autofecundação; essa membrana só é rompida pela ação de insetos polinizadores, razão pela qual a ocorrência de cruzamentos naturais entre espécies normalmente depende da ação polinizadora de insetos (MCCOY; BINGHAM, 1988). Por causa da sua alogamia, essas plantas são fortemente polimorfas (QUIROS; BAUCHAN, 1988; CROCHEMEORE, 1998).

A subespécie cultivada *M. sativa* ssp. *sativa* possui flores púrpuro-azuladas, porte ereto, adaptação a clima ameno e vagens espiraladas, com dormência outonal altamente pronunciada (BOLTON, 1962; CROCHEMEORE, 1998; SHIFINO-WITTMANN, 2008). As flores são pequenas, em número de cinco a quinze, dispostas em rácemos abertos. O fruto da alfafa é um legume, enrolado em espiral de três a cinco voltas, indeiscente; há número variável de sementes nas vagens, com a cor se alternando do amarelo-claro ao marrom-escuro (RODRIGUEZ; EROLES, 2008).

A existência de formas diploides e tetraploides em *M. sativa* e *M. falcata*, assim como em outras espécies, sugere que a duplicação cromossômica tenha ocorrido independentemente em cada espécie (CROCHEMEORE, 1998). As formas híbridas entre os dois níveis de ploidia podem ser devidas à duplicação de híbridos diploides, à hibridação de gametas 2n saídos de um genitor diploide com gametas normais 2n saídos de outro genitor tetraploide, ou mesmo, à união rara de dois gametas provenientes de dois pais diploides (STANFORD et al., 1972; MCCOY; BINGHAM, 1988).

Espécies do complexo *Medicago sativa*. Existem aproximadamente 60 espécies de *Medicago* (SHIFINO-WITTMANN, 2008) e apenas uma dezena é cultivada. Dentro desse complexo, alguns autores dão uma classificação em espécies (LESINS; LESINS, 1979) e outros, em subespécies (TUTIN, 1978; GUNN et al., 1978; QUIROS; BAUCHAN, 1988). A classificação em subespécies vem sendo mais aceita, pois não existem barreiras de hibridação entre elas (SHIFINO-WITTMANN, 2008). A única barreira para a troca de genes entre as espécies do complexo *M. sativa* é a ploidia, mas essa barreira pode ser quebrada pela produção de gametas diploides não reduzidos (QUIROS; BAUCHAN, 1988). Assim, Lesins e Lesins (1979) admitiram a classificação em subespécies no que diz respeito à hereditariedade de caracteres, à fertilidade e à sobrevida dos descendentes em condições experimentais.

As espécies perenes cultivadas, exceto *M. arborea* e *M. lupulina*, pertencem à seção *Falcago*, subseção *Falcatae*: *falcata*, *sativa*, *glomerata*, *glutinosa* e *prostrata*. O resultado das possibilidades de intercruzamento entre as formas diplóides e ou tetraplóides dessas espécies são descritas por Lesins e Lesins (1979) como um complexo de espécies, denominado complexo *Medicago sativa*. A maioria das atuais cultivares de alfafa é originária do intercruzamento de formas perenes tetraplóides alógamas de *M. sativa* com *M. falcata*, porém, todas as espécies do complexo podem se hibridar com *M. sativa* (LESINS; LESINS, 1979).

Diferenças morfológicas sutis resultantes de recombinações genéticas foram utilizadas para identificar novas espécies ou novas subespécies. Quando se considera a grande variabilidade existente entre as espécies, tais como *M. sativa*, *M. falcata* e *M. glutinosa*, observa-se que inúmeros tipos de híbridos são produzidos, pois ocorre elevada recombinação de caracteres parentais (QUIROS; BAUCHAN, 1988).

Segundo a classificação apresentada por Quiros e Bauchan (1988), existem oito subespécies no complexo *M. sativa*: *sativa* ($2n = 32$); *coerulea* ($2n = 16$); *falcata* ($2n = 16, 32$); *glutinosa* ($2n = 32$); *x varia* ($2n = 32$); *x hemicycla* ($2n = 16$); *x polychroa* ($2n = 32$) e *x tunetana* ($2n = 32$). *M. glomerata* ($2n = 16$) e *M. prostrata* ($2n = 16, 32$) pertencem a outro complexo fechado.

Evidências citológicas e genéticas baseadas em grande número de populações diploides e tetraploides de *M. sativa* e *M. falcata* mostram que elas têm um ancestral comum recente. Essa evidência justifica a interpretação de Gunn et al. (1978) de que *M. falcata* seja *M. sativa* ssp. *falcata*. De modo semelhante, estudos citológicos com *M. glutinosa* e *M. sativa* permitem a denominação *M. sativa* ssp. *glutinosa* (QUIROS; BAUCHAN, 1988). Para esses autores existem três principais subespécies dentro do complexo: *sativa*, *falcata* e *x varia* e, uma menos diversificada, a *glutinosa*. Todas essas subespécies sofreram forte evolução genética no tempo e no espaço, em razão da grande diversificação proporcionada pela seleção natural e pelo homem.

A caracterização com relação ao centro de diversidade de algumas das espécies ou das subespécies do complexo *M. sativa* será abordada de maneira mais específica a seguir (CROCHEMEORE, 1998). Nessa classificação serão abordadas dez subespécies, incluindo *glomerata* e *prostrata* que pertencem a outro grupo, segundo Quiros e Bauchan (1988), e quatro híbridos (CROCHEMEORE, 1998). Também nesta classificação considerou-se *M. sativa* ssp. *coerulea*, como uma forma tetraplóide dentro da subespécie *sativa*.

Medicago sativa* ssp. *falcata

Esta subespécie tem flores amarelas, porte prostrado, raízes fasciculadas e vagens retas ou em forma de foice, às vezes enroladas em uma espiral. É resistente ao frio e caracterizada por dormência invernal. Ocorrem formas diploides e tetraplóides, que possuem características bioquímicas e morfológicas variáveis. Com base nessa variabilidade, as formas diplóides têm recebido diferentes denominações de espécie ou de subespécie: *borealis*, *romanica*, *altissima*, *glandulosa*, *quasifalcata*, *difalcata*, *tenderensis* e *erecta*.

Considera-se que a subespécie *falcata* deriva de formas diplóides de *M. glomerata*, que teriam colonizado vastos territórios em direção leste até o Cáucaso, onde teriam provavelmente servido como ancestrais das formas diplóides do complexo. Por meio do isolamento reprodutivo formado durante a era terciária (no Parathethys, que conectava o mar Negro e o mar Cáspio), duas populações ancestrais foram separadas: *coerulea* e *falcata* (QUIROS; BAUCHAN, 1988).

Ao sul, as populações da subespécie *coerulea* perderam os carotenóides e as populações da subespécie *falcata* perderam as antocianinas de suas flores, após a pressão de seleção exercida pela competição entre polinizadores nas novas terras isoladas. No norte, as populações da subespécie *falcata* adquiriram vagens retilíneas em razão da seleção natural. Esse caráter pode ter sido favorecido pela estepa, tipo de vegetação

predominante nessa região. De fato, as vagens espiraladas se dispersam mais facilmente em ambientes abertos e menos facilmente em regiões de estepes.

Esses processos de diferenciação, ou seja, o isolamento geográfico e a possibilidade da transição do nível diploide ao tetraploide pela não redução de gametas, são provavelmente os mecanismos que permitem explicar a evolução do complexo *M. sativa*.

A subespécie *falcata* tem como centro de origem as regiões de estepes florestais da Ásia e da Europa e está distribuída em zonas de climas comparáveis que vão do norte da Europa à Sibéria (BOLTON et al., 1972; SMALL; JOMPHE, 1988; MICHAUD et al., 1988). Ela é frequente nas regiões de estepes desde a costa norte do Mediterrâneo (Bulgária, Grécia, França) até o norte da Rússia (PROSPERI et al., 1995).

As formas diploides estão distribuídas nas regiões que vão do oeste da Alemanha ao leste da Sibéria e da costa sul do mar Negro até o norte de Leningrado. Crescem de modo predominante no norte da Europa (SMALL; BROOKES, 1984). A subespécie é uma das mais adaptadas às regiões frias e aos verões secos (QUIROS; BAUCHAN, 1988; PROSPERI et al., 1995). Ainda que as formas tetraploides de *M. falcata* sejam mais frequentes do que as diploides nas regiões de origem (GUNN et al., 1978; LESINS; LESINS, 1979), parece que elas não são tão amplamente distribuídas quanto às diploides. *M. falcata* foi introduzida na Alemanha e no norte da França no século XVI (BOLTON et al., 1972; MICHAUD et al., 1988; SMALL; JOMPHE, 1988).

Medicago sativa* ssp. *sativa* e *Medicago sativa* ssp. *coerulea

A forma diploide é denominada *M. sativa* ssp. *coerulea*, já *M. sativa* ssp. *sativa* é a forma tetraploide. Estas subespécies são caracterizadas por possuir flores violetas ou azuis, raiz pivotante, porte ereto e vagens espiraladas. São pouco dormentes e têm tolerância variável ao frio. A distribuição das duas formas, diploide e tetraploide, inclui os arredores do Mediterrâneo, o Oriente Próximo, o Oriente Médio, o Cáucaso, e o sul e o centro da Ásia, em que há concentração nas montanhas e nos vales da Armênia, da Anatólia, do Irã, do Afeganistão, da Ásia Central e da Caxemira.

O centro de origem de *M. sativa* é o Oriente Próximo, a Ásia Menor, o Transcáucaso, o Irã e as zonas altas do Turquemenistão (MICHAUD et al., 1988). O centro geográfico mais mencionado é o Irã. Essas regiões são caracterizadas por invernos frios e verões secos e quentes, onde os solos são bem drenados e de pH quase neutro. Tais regiões seriam o centro de origem de algumas populações que constituem toda ou parte da base de algumas variedades europeias. Alguns autores acrescentam um segundo centro, a Ásia Central (BOLTON et al., 1972; SMALL; JOMPHE, 1988; MICHAUD et al., 1988), caracterizada por clima seco e inverno ameno, de onde seriam originárias as alfafas resistentes a algumas doenças e a alguns insetos, além de apresentarem bom crescimento em condições de seca.

Medicago sativa* ssp. *glutinosa

Esta é uma espécie tetraploide caracterizada por uma corola de cor amarela, de brilhante a creme. As vagens são espiraladas e cobertas de pelos glandulares. Ela é adaptada às regiões úmidas subalpinas do Cáucaso. Segundo uma primeira hipótese, a subespécie *glutinosa* teria ancestrais diploides. Entretanto, essas formas ou não existem mais ou ainda não foram encontradas. Duas outras hipóteses sugerem que a subespécie *glutinosa* seja o resultado da hibridação de *M. glomerata* e *M. sativa* ssp. *falcata* ou que ela seja originária da hibridação de *M. sativa* e *M. falcata*. Esta última hipótese é pouco provável por causa dos pelos glandulares que cobrem as vagens da subespécie *glutinosa* (LESINS; LESINS, 1979).

Medicago glomerata

Esta espécie é caracterizada por flores de cor amarelo-brilhante e por vagens espiraladas cobertas de pelos glandulares. Formas diploides foram encontradas no sul da Europa, nos Alpes e no norte da África. Aqui, formas tetraploides foram também encontradas. A classificação como *M. sauva* ssp. *glomerata* dada por Gunn et al. (1978) não se justifica em razão da fraca fertilidade entre as duas subespécies (QUIROS; BAUCHAN, 1988).

Medicago prostrata

Caracterizadas por possuírem flores amarelas e vagens espiraladas, existem formas diploides e tetraploides desta espécie. As vagens são similares àquelas da subespécie *coerulea*, mas as flores se assemelham àquelas da subespécie *falcata*. Esta espécie é originária de regiões costeiras secas e rochosas. Ela está distribuída do leste da Áustria e da Itália, ao longo da costa leste asiática até a Grécia (LESINS; LESINS, 1979).

Subespécies híbridas do complexo *Medicago sativa*

Em razão do grande polimorfismo que é encontrado na coloração da flor e no número de espirais de suas vagens, essas subespécies são consideradas como híbridos de *M. sativa* (subespécies *sativa*, *coerulea*, *falcata*, *glutinosa*) e *M. glomerata* (LESINS, 1968).

Medicago sativa* ssp. x *hemicycla

Ela apresenta uma corola de cor mesclada de 8 mm a 10 mm de comprimento. Suas vagens são em forma de foice, raramente espiralada, com lúmen aberto. Essas vagens têm de 5 mm a 7 mm de comprimento, não são glandulares, são lisas ou ligeiramente pubescentes. A subespécie é nativa do Cáucaso (GUNN et al., 1978) e é possível que seja o resultado do cruzamento entre a subespécie *falcata* e a subespécie *coerulea*, pois a variabilidade encontrada em híbridos artificiais dessas duas subespécies corresponde completamente à subespécie x *hemicycla* (LESINS; LESINS, 1979).

Medicago sativa* ssp. *x varia

A hibridação entre *M. sativa* ssp. *sativa* e *M. sativa* ssp. *falcata* resultou em alfafas muito vigorosas com flores de cor mesclada, que permitiram a grande expansão desta cultura no norte da Europa e na América do Norte (BOLTON et al., 1972). Os híbridos se caracterizam por apresentar flores com cor que varia do amarelo-claro ao verde-escuro, passando por todas as tonalidades (do amarelo ao violeta e ao marrom) e pela forma das vagens, mais espiraladas do que aquelas de *M. falcata* (STEBLER, 1896). Segundo o mesmo autor, essa alfafa é espontânea na Alemanha e no norte da França. Entretanto, de acordo com Mayer et al. (1951), ela é encontrada em toda a França, e mais abundantemente no vale do Rhône até Provence. Essas populações têm características intermediárias entre as duas espécies parentais, o que torna difícil sua classificação. As vagens não glandulares têm forma que varia de foice a espiral (uma espiral e meia), com lúmen aberto de 7 mm a 12 mm de diâmetro e de 5 mm a 12 mm de comprimento. Elas são caracterizadas pela pilosidade, de densa a fraca (GUNN et al., 1978).

Medicago sativa* ssp. *x tunetana

A forma tetraplóide de *M. sativa* ssp. *tunetana* poderia ser originária de híbridos tetraploidizados entre as formas diploides de *M. sativa* ssp. *coerulea* e *M. glomerata* (QUIROS; BAUCHAN, 1988). De acordo com Lesins e Lesins (1979), *M. glomerata* é um dos progenitores da subespécie *tunetana*.

Medicago sativa* ssp. *x polychroa

Esta subespécie está descrita como tetraploide, originária do cruzamento entre as subespécies *sativa* e *glutinosa*, considerando que a variabilidade encontrada na hibridação artificial entre essas duas subespécies corresponde completamente à subespécie *polychroa*. As subespécies tetraploides do complexo são diferenciadas de suas variantes diploides por possuírem flores, vagens e sementes de tamanho maior. Essas subespécies selvagens têm grande potencial como fonte de resistência a doenças, a predadores e a estresse ambiental (QUIROS; BAUCHAN, 1988). Populações tetraploides são superiores às diploides pelo tamanho de suas folhas, pelo vigor e pela produção de forragem. Além disso, elas são mais resistentes ao estresse e mais precoces (CLEMENT, 1972; BINGHAM; SAUNDERS, 1974; DUNBIER et al., 1975; ARBI et al., 1978).

Propagação da alfafa cultivada

A alfafa pode ser encontrada em todo Oriente Médio e ela foi introduzida na Grécia, na antiga Mesopotâmia, aproximadamente 500 anos a. C. No século II a. C., ela chegou à Itália e se propagou em todo o Império Romano, sobretudo na Espanha, no norte da África e na França.

Com a invasão dos bárbaros e a queda do Império Romano (fim do século IV), seu cultivo desapareceu no sul da Europa. É possível que a alfafa tenha sido reintroduzida na Espanha e na França durante as conquistas árabes nos séculos VII e VIII, mas na França seu cultivo somente se efetivou em torno de 1550 (MICHAUD et al., 1988). Sua presença na Holanda e na Bélgica foi relatada em 1565, na Inglaterra em 1650, na Alemanha e na Áustria em 1750, na Suécia em 1770 e na Rússia durante o século XVIII.

Na Alemanha e no norte da França, a hibridação da subespécie *sativa* com a subespécie *falcata* permitiu enorme evolução da alfafa cultivada. Esse híbrido se propagou em todo o centro e o norte da Europa, o que fez a alfafa se afastar de seu habitat seco e quente para regiões mais frias (LESINS; LESINS, 1979).

Com o descobrimento das Américas, no século XVI, portugueses e espanhóis introduziram-na no México e no Peru. Chegou aos Estados Unidos da América (EUA) provavelmente através da fronteira mexicana, e na Argentina e no Chile, pelo Peru (HIJANO; BASIGALUP, 1995). Sua introdução na América do Norte ocorreu mais ou menos na metade do século XIX, por duas vias: 1) no sul, ela veio do Chile para a Califórnia e do México para o Colorado; 2) nas latitudes mais nórdicas, ela veio do norte da Europa (MICHAUD et al., 1988). Foi nos EUA que a alfafa se expandiu de maneira mais extraordinária, e os registros a respeito da evolução da cultura nesse país relatam que os primeiros trabalhos científicos foram realizados entre 1903 e 1915, principalmente com ênfase no aspecto da resistência ao frio. Mais tarde, ocorreu o surgimento da murcha bacteriana (*Clavibacter michiganensis* ssp. *insidiosus*). Os primeiros registros do interesse em introduzir alfafa nas áreas de campo nativo na região nordeste dos EUA datam de 1897 a 1909, quando Hanson coletou nas estepes da Sibéria um tipo de alfafa adaptada a essa condição. Esses materiais serviram de base para o programa de melhoramento da região de pastagens naturais de clima seco no Canadá. Desse programa resultou o lançamento da cultivar Rambler, em 1955, considerada um marco na evolução do cultivo de alfafa (HEINRICHS, 1978).

Com a colonização da América do Sul e da América Central pelos espanhóis, a alfafa foi introduzida no México e no Peru. Do Peru, ela chegou ao Chile, à Argentina e ao Uruguai, aproximadamente em 1775. No Brasil, chegou aproximadamente no século XIX, entrando pelo Rio Grande do Sul, de onde se difundiu aos demais estados, principalmente Santa Catarina e Paraná (NUERNBERG et al., 1992). No Rio Grande do Sul, seu cultivo iniciou nos vales dos rios Caí, Taquari, Jacuí e Uruguai e nas encostas da serra do nordeste do Estado, onde foram instaladas colônias de imigrantes alemães e italianos (SAIBRO, 1985). Assim surgiu a população, hoje denominada de alfafa Crioula, resultado da ação conjunta da seleção natural e da seleção realizada pelo homem, uma vez que os produtores colhiam sementes de alfafais de quatro ou cinco anos de idade, selecionando as plantas mais persistentes (OLIVEIRA, 1991). Atualmente, verifica-se no Brasil aumento da área plantada com alfafa em regiões não tradicionais, como o Sudeste e o Centro-Oeste, em função da crescente implantação de sistemas intensivos de produção de leite, o que, consequentemente tem aumentado a demanda por alimentos de alto valor nutritivo (RODRIGUES et al., 2008).

Considerações finais

A alfafa é uma planta forrageira, herbácea, com formas anuais e perenes. Ela é cultivada predominantemente nos Estados Unidos da América e na Argentina. Pode ser utilizada de diversas formas na alimentação animal (feno, silagem, péletes ou sob pastejo).

Seu centro de diversidade é o Oriente Próximo. Em razão de sua ampla variabilidade genética, a alfafa foi subdividida segundo características taxonômicas, genéticas e reprodutivas. O gênero *Medicago* foi classificado em oito subespécies, as quais dão origem ao denominado “complexo *Medicago sativa*”. Todas as subespécies sofreram forte evolução genética no tempo e no espaço, em consequência de grande diversificação proporcionada pela seleção natural e pelo homem. O número cromossômico básico do gênero *Medicago* é de oito e há três níveis de ploidia: diploide ($2x = 16$), tetraploide ($4x = 32$) e hexaploide ($6x = 48$), com grande predominância de espécies diploides. Existem evidências evolutivas de que as espécies tetraploides tenham sido originadas de uma não redução de gametas e disso resultaram indivíduos mais plásticos e mais adaptados a maior quantidade de ambientes. Evidências citológicas e genéticas baseadas em grande número de populações diploides e tetraploides mostram que elas têm um ancestral comum recente.

A grande diversidade genética existente tanto em termos de espécies quanto de características citogenéticas sugere que a alfafa é uma das culturas mais antigas domesticadas pelo homem. O centro de diversidade independente de cada espécie, conforme foi relatado neste capítulo, indica que as populações de alfafa, de alguma forma, evoluíram ou coevoluíram com a domesticação e que as barreiras entre elas foram decisivas para tal diferenciação.

Quanto à sua disseminação mundial, a expansão dos grandes impérios foi a causa mais aceita para a expansão do cultivo da alfafa, que servia de alimentação animal. Mais recentemente, sua expansão se deu na Europa, de onde foi levada pelos colonizadores espanhóis e portugueses para as Américas. Foi nos EUA que sua expansão se deu de maneira mais acentuada. Sua introdução no Brasil foi realizada por colonizadores no Rio Grande do Sul, provavelmente através do Uruguai e da Argentina, onde a cultura já era muito disseminada.

Existe enorme reservatório de diversidade genética disponível em alfafa, em que forte variação intraespecífica e interespecífica pode ser observada. Com a evolução das técnicas de biotecnologia, a elucidação da evolução do gênero poderá ser mais bem entendida. Além disso, tais recursos poderão ser explorados de maneira mais eficiente pelos programas de melhoramento genético.

Referências

- ARBI, N.; SMITH, D.; BINGHAM E. T.; SOBERALSKE, R. M. Herbage yields and levels of N and IVDDM from five alfalfa strains of different ploidy levels. **Agronomy Journal**, Madison, v. 70, p. 873-875, 1978.
- BINGHAM, E. T.; SAUNDERS, J. W. Chromosome manipulations in alfalfa: Scaling the cultivated tetraploid to seven ploidy levels. **Crop Science**, Madison, v. 14, p. 474-477, 1974.
- BOLTON, J. L. **Alfalfa**: botany, cultivation, and utilization. London: Leonard Hill, 1962. 474 p.
- BOLTON, J. L.; GOPLEN, B. P.; BAENZIGER, A. World distribution and historical developments. In: HANSON, C. H. (Ed.). **Alfalfa science and technology**. Madison, Wisconsin: American Society of Agronomy, 1972. p. 1-34.
- BUENO, L. C. S.; MENDES, A. N. G.; CARVALHO, S. P. **Melhoramento genético de Plantas**. Lavras: UFLA, 2006. 319 p.
- CAIN, S. A. **Fundamentos de Fitogeografia**. Buenos Aires: ACME Agency, 1951. 659 p.
- CLEMENT, W. M. Chromosome numbers and taxonomic relationships in *Medicago*. **Crop Science**, Madison, v. 2, p. 25-28, 1972.
- CROCHEMEORE, M. L. **Variabilidade genética da alfafa**: marcadores agromorfológicos e moleculares. Londrina: IAPAR, 1998. 59 p. (IAPAR. Boletim Técnico, 58).
- DIAMOND, J. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. **Nature**, London, v. 418, p. 700-707, 2002.
- DUNBIER, M. W.; ESKEW, D. L.; BINGHAM, E. T.; SCHRADER, L. E. Performance of genetically comparable diploid and tetraploid alfalfa: agronomic and physiological parameters. **Crop Science**, Madison, v. 15, p. 211-214, 1975.
- EVANS, L. T. The domestication of crop plants. In: EVANS, L. T. (Ed.). **Crop evolution, adaptation and yield**. Cambridge: Cambridge University Press, 1993. p. 62-112.
- FREIRE-MAIA, N. **Teoria da evolução**: de Darwin à teoria sintética. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo, 1988. 184 p.
- GRANT, V. **Plant speciation**. New York: Columbia University Press, 1971. 435 p.
- GUNN, C. R.; SKROLA, W. H.; SPENCER, H. C. **Classification of *Medicago sativa* L. using legume characters and flower colors**. Washington: U.S. Government Printing Office, 1978. 84 p. (USDA-ARS. Technical Bulletin, 1574).
- HANCOCK, J. F. Contributions of domesticated plant studies to our understanding of plant evolution. **Annals of Botany**, Oxford, v. 96, p. 953-963, 2005.
- HARLAN, J. R. Agricultural origins: centers and noncenters. **Science**, Washington, v. 174, p. 468-474, 1971.
- HARLAN, J. R. **Crops and man**. 2. ed. Madison, WI: American Society of Agronomy and Crop Science Society of America, 1992. 284 p.

- HARLAN, J. R.; WET, J. M. J. de. Towards a rational classification of cultivated plants. **TAXON**, Vienna, v. 20, p. 509-517, 1971.
- HAWKES, J. G. **Crops, weeds and man**: inaugural lecture. Birmingham: University of Birmingham, 1967. 18 p.
- HEINRICHS, D. H. The future of alfalfa for pasture in dry regions and research requirements. In: BARNES, D. K. (Ed.). **Report of the 26th Alfalfa Improvement Conference**. St. Paul: USDA-ARS, 1978. p.47-48.
- HIJANO, E. H.; BASIGALUP, D. H. El cultivo de la alfalfa en la República Argentina. In: HIJANO, E. H.; NAVARRO, A. (Ed.). **La alfalfa en la Argentina**. Cuyo: INTA, 1995. p. 11-18
- LANGER, A. M. Alfalfa, lucerne. In: SMARTT, J.; SIMMONDS, N. W. (Ed.). **Evolution of crop plants**. Harlow: Longman, 1995. p. 283-286.
- LESINS, K. Interspecific crosses involving alfalfa, *Medicago glomerata* x *M. sativa* with reference to *M. prostrata*. **Canadian Journal of Genetics and Cytology**, Ottawa, v. 10, p. 536-544, 1968.
- LESINS, K.; LESINS, I. **Genus Medicago (Leguminosae)**: a taxogenetic study. The Hague: Junk bv Publishers, 1979. 228 p.
- LI, H-L. Plant taxonomy and the origin of cultivated plants. **TAXON**, Vienna, v. 23, n. 5/6, p. 715-724, 1974.
- MARTIN, W.; EMBLEY, T. M. Evolutionary biology: Early evolution comes full circle. **Nature**, London, v. 431, p. 134-137, 2004.
- MAYER, R.; VINCENT, A.; ECOCHARD, R. Les populations françaises de luzerne: caractérisation – zones de culture – valeur culturelle. **Annual Amélior. Plantes**, Paris, v. 2, p. 1-46, 1951.
- METTLER, L. E.; GREGG, T. G. **Genética de populações e evolução**. São Paulo: USP, 1973. 262 p.
- MICHAUD, R.; LEHMAN, W. F.; RUMBAUGH, M. D. World distribution and historical development. In: HANSON, A. A.; BARNES, D. K.; HILL, R. R. (Ed.). **Alfalfa and alfalfa improvement**. Wisconsin: American Society of Agronomy, 1988. p. 25-91.
- MCCOY, T. J.; BINGHAM, E. T. Cytology and cytogenetics of alfalfa. In: HANSON A. A.; BARNES, D. K.; HILL, R. R. (Ed.). **Alfalfa and alfalfa improvement**. Wisconsin: American Society of Agronomy, 1988. p. 737-776.
- NUERNBERG, N. J.; MILAN, N. A.; SILVEIRA, C. A. M. **Manual de produção de alfafa**. Florianópolis: Epagri, 1992. 86 p.
- OLIVEIRA, P. R. **Avaliação da variabilidade genética e seleção de plantas de alfafa crioula (Medicago sativa L.)**. 1991. 153 p. Tese (Doutorado em Zootecnia)–Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- PIANKA, E. R. On r- and k-selection. **American Naturalist**, Chicago, v. 40, p. 592-597, 1970.

- PROSPERI, J. M.; GUY, P.; BALFOURIER, F. **Ressources génétiques des plantes fourragères et à gazon**. Paris: INRA – BRG, 1995. 219 p.
- QUIROS, C. F.; BAUCHAN, G. R. The genus *Medicago* and the origin of the *Medicago sativa* complex. In: HANSON, A. A.; BARNES, D. K.; HILL, R. R. (Ed.). **Alfalfa and alfalfa improvement**. Wisconsin: American Society of Agronomy, 1988. p. 93-124.
- RODRIGUES, A. A.; COMERON, E. A.; VILELA, D. Utilização de alfafa em pastejo para alimentação de vacas leiteiras. In: FERREIRA, R. P.; RASSINI, J. B.; RODRIGUES, A. A.; FREITAS, A. R.; CAMARGO, A. C.; MENDONÇA, F. C. (Ed.). **Cultivo e utilização da alfafa nos trópicos**. São Carlos: Embrapa Pecuária Sudeste, 2008. p. 345-378.
- RODRIGUEZ, N. E.; EROLES, S. F. Morfologia da planta de alfafa. In: FERREIRA, R. P.; RASSINI, J. B.; RODRIGUES, A. A.; FREITAS, A. R.; CAMARGO, A. C.; MENDONÇA, F. C. (Ed.). **Cultivo e utilização da alfafa nos trópicos**. São Carlos: Embrapa Pecuária Sudeste, 2008. p. 1-22.
- RONZELLI JÚNIOR, P. **Melhoramento genético de plantas**. Curitiba: P. Ronzelli Jr., 1996. 219 p.
- SAIBRO, J. C. Produção de alfafa no Rio Grande do Sul. In: SIMPÓSIO SOBRE O MANEJO DA PASTAGEM, 1, 1985, Piracicaba, SP. **Anais...** Piracicaba: Fealq, 1985. p. 61-106.
- SERENO, M. J. C. M.; WIETHÖLTER, P.; TERRA, T. F. Domesticação das plantas. In: In: BARBIERI, R. L.; STUMPF, E. R. T. (Ed.). **Origem e evolução de plantas cultivadas**. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2008. p. 39-58.
- SHIFINO-WITTMANN, M. T. S. Alfafa. In: BARBIERI, R. L.; STUMPF, E. R. T. (Ed.). **Origem e evolução de plantas cultivadas**. Brasília. DF: Embrapa Informação Tecnológica, 2008. p. 89-120.
- SMALL, E.; BROOKES, B. Taxonomic circumscription and identification in the *Medicago sativa-falcata* (alfalfa) continuum. **Economic Botany**, New York, v. 38, p. 83-96, 1984.
- SMALL, E.; JOMPHE, M. A synopsis of the genus *Medicago* (Leguminosae). **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 67, p. 3260-3294, 1988.
- SMART, J.; HAQ, N. **Domestication, production and utilization of new crops**. Southampton: International Center for Underutilized Crops, 1997. 184 p.
- SMITH, B. D. **The emergence of agriculture**. New York: Scientific American Library, 1998. 213 p.
- STACE, C. A. **Plant taxonomy and biosystematics**. 2. ed. London: Edward Arnold, 1989. 264 p.
- STANFORD, E. H.; CLEMENT JUNIOR, W. H.; BINGHAM, E. T. Cytology and evolution of the *Medicago sativa-falcata* complex. In: HANSON, C. H. (Ed.). **Alfalfa science and technology**. Madison: American Society of Agronomy, 1972. p. 87-101.
- STEBLER, F. G. **Les meilleures plantes fourragères**. Paris: K. J. Wyss, 1986. 201 p.
- TUTIN, T. G. **Flora Europea**. Cambridge: Cambridge University, 1978. 445 p.

VIANDS, D. R.; SUN, P.; BARNES, D. K. Pollination control: mechanical and sterility. In: HANSON, A. A.; BARNES, D. K.; HILL, R. R. (Ed.). **Alfalfa and alfalfa improvement**. Wisconsin: American Society of Agronomy, 1988. p. 931-960.

VILLAX, E. J. **La culture des plantes fourragères dans la région méditerranéenne occidentale**. Rabat: INRA, 1963. 641 p.

WALTER, B. M. T.; CAVALCANTI, T. B.; BIANCHETTI, L. de B.; VALLS, J. F. M. Origens da agricultura, centros de origem e diversificação das plantas cultivadas. In: WALTER, B. M. T.; CAVALCANTI, T. B. (Ed.). **Fundamentos para a coleta de germoplasma vegetal**. Brasília, DF: Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, 2005. 778 p.

WENDEL, J. F. Genome evolution in polyploids. **Plant Molecular Biology**, Dordrecht, v. 42, p. 225-249. 2000.

ZEVEN, A. C.; DE WET, J. M. J. **Dictionary of cultivated plants and their regions of diversity**: excluding most ornamentals, forest trees and lower plants. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 1982. 263 p.

ZHUKOVSKY, P. M. New centers of origin and new gene centers of cultivated plants including specifically endemic microcenters of species closely allied to cultivated species. **Botanicheskii Zhurnal**, St. Petersburg, v. 53, p. 430-460, 1968.

ZOHARY, D. Centers of diversity and centers of origin. In: FRANKEL, O. H.; BENETT, E. (Ed.). **Genetic resources in plants**: their exploration and conservation. Oxford: Blackwell, 1970. p. 33-42.