

VARIABILIDADE GENÉTICA E HERANÇA DA ESTATURA DE
PLANTA EM GENÓTIPOS DE TRIGO (*Triticum aestivum* L.).

Alfredo Celso Fantini^{1/}

Dissertação apresentada como um dos requisitos ao Grau de
Mestre em Fitotecnia, área de concentração Plantas de
Lavoura, Departamento de Plantas de Lavoura, Faculdade de
Agronomia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Porto Alegre,

Agosto, 1990.

^{1/} Engenheiro Agrônomo (UFSC)

CIP - CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO

F216v Fantini, Alfredo Celso
Variabilidade genética e herança
da estatura de planta em genótipos
de trigo (*Triticum aestivum* L.) /
Alfredo Celso Fantini. - Porto A-
legre : UFRGS,, AGRP, 1990.
viii,77f. : il.

Dissertação (Mestrado) - Univer-
sidade Federal do Rio Grande do
Sul. Programa de Pós-Graduação em
Agronomia - Fitotecnia, Porto Ale-
gre, 1990.

1. Trigo. Melhoramento Genético.
2. Trigo : Estatura de Planta : He-
reditariedade. I. Título.

CDD: 631.53

CDU: 631.52:633.11(043.5)

Catálogo na publicação: Bibliote-
ca Setorial da Faculdade de Agrono-
mia da UFRGS.

ALFREDO CELSO FANTINI
Engº Agrº (UFSC)

DISSERTAÇÃO

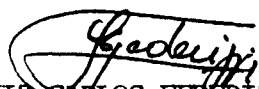
Submetida como parte dos requisitos
para obtenção do Grau de

MESTRE EM FITOTECNIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA
FACULDADE DE AGRONOMIA
UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
PORTO ALEGRE(RS), BRASIL

Aprovada em: 14.08.1990
Pela Banca Examinadora

Homologada em: 03.09.1990
Por,



LUIZ CARLOS FEDERIZZI
Orientador



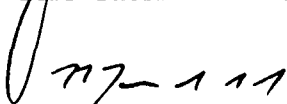
CAIO VIDOR
Coordenador do Programa de
Pós-Graduação em Agronomia



FERNANDO TRAJÁ FELIX DE CARVALHO



JOSÉ FERNANDES BARBOSA NETO



MAURÍCIO SEDREZ DOS REIS
FA/UFSC



EMA MAGALHÃES LEBOUTE
Diretora da Faculdade de
Agronomia

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Luiz Carlos Federizzi pela orientação e estímulo e, sobretudo, pela amizade.

Aos amigos Maurício, Carvalho, Barbosa, Nodari, Ademir, Sandro e D'Agostini pela valorosa convivência.

Aos colegas do curso pela amizade inesquecível.

Aos funcionários do Departamento de Plantas de Lavoura e da EEA, pela colaboração na execução dos trabalhos.

Ao CNPq pela concessão da bolsa de estudos.

Aos familiares, pelo apoio e incentivo, e especialmente, à Eliani pela compreensão e motivação.

Ao meu pai, de maneira particular, pelo entusiasmo que sempre transmitiu, dedico este trabalho.

VARIABILIDADE GENÉTICA E HERANÇA DA ESTATURA DE
PLANTA EM GENÓTIPOS DE TRIGO (*Triticum aestivum* L.).^{1/}

Autor: Alfredo Celso Fantini
Orientador: Prof. Luiz Carlos Federizzi

RESUMO

A herança do caráter estatura de planta em trigo foi estudada a partir da análise da estatura individual dos genitores e das gerações F₁, F₂, RC₁F₁ e RC₂F₁ de 22 cruzamentos entre os genótipos IAC5, de porte alto, IPF55243 e IPF55244, de porte intermediário e os genótipos de porte baixo IPF55245, D8006, D8010, D8017 e PF839197.

Foi detectada uma ampla variabilidade genética para a estatura de planta entre os genótipos estudados. Ficou evidenciada a presença de um a dois genes controlando o caráter, com alelos múltiplos em ambos os locos. Os efeitos de aditividade foram os mais expressivos, tendo a dominância apresentado importância em alguns cruzamentos, enquanto a epistasia foi significativa em poucos cruzamentos. Exceto para o genótipo IPF55245 e D8017, a dominância completa ou parcial para o pai de maior estatura revelou-se como regra geral. A grande contribuição dos efeitos de aditividade para a variabilidade genética e a alta herdabilidade verificada neste trabalho indicam um grande potencial dos genótipos estudados como fonte diversificada de genes para reduzida estatura em programas de melhoramento genético, com ganhos significativos por geração e com possibilidades de seleção em gerações precoces em populações segregantes.

^{1/} Dissertação de Mestrado em Fitotecnia, Área de Concentração Plantas de Lavoura, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre (77 p.) - Agosto, 1990.

GENETIC VARIABILITY AND INHERITANCE OF PLANT
STATURE IN WHEAT GENOTYPES (*Triticum aestivum* L.)^{1/}

Author: Alfredo Celso Fantini
Adviser: Prof. Luiz Carlos Federizzi

SUMMARY

The inheritance of plant stature in wheat was studied through the analysis of the individual plant stature of the parents and the F₁, F₂, BC₁F₁ and BC₂F₁ generations of 22 crosses involving the tall genotype IAC5, the medium genotypes IPF55243 and IPF55244, and the short genotypes IPF55245, D8006, D8010, D8017 and PF839197.

A large genetic variability was detected for plant stature among the genotypes studied. The inheritance of the trait showed evidence to be controlled by one or two genes, with multiple alleles in both loci. The additive gene effects were the most expressive one, though dominance effects showed large importance in some crosses, while epistasis was significant in a few crosses. The complete or partial dominance of the genes in the tallest genotype over those in the shortest ones showed to be the general rule, exception for the IPF55245 and D8017 genotypes. The large contribution of additive effects to genetic variability and high heritability to the trait verified in this study indicated a great potentiality of these genotypes of being used as alternative short stature genes sources in wheat breeding programs, with significant genetic advance by early generation selection.

^{1/} M.Sc. Dissertation in Agriculture (Fitotecnia),
Agricultural School - Federal University of Rio Grande
do Sul. Porto Alegre (77 p.) - August, 1990.

SUMARIO

	Página
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISAO BIBLIOGRAFICA	3
3. MATERIAL E METODOS	17
3.1. Germoplasma utilizado	17
3.2. Procedimento experimental	17
3.3. Distribuição de frequências, médias e vari- âncias	20
3.4. Efeitos gênicos e herdabilidade	21
3.5. Heterose, depressão endogâmica e grau de do- minância	22
3.6. Número mínimo de fatores efetivos	23
4. RESULTADOS	24
4.1. Variabilidade entre genótipos	24
4.2. Distribuição de frequências	26
4.2.1. Cruzamentos envolvendo genótipos de porte alto e intermediário	26
4.2.2. Cruzamentos envolvendo genótipos de porte alto e baixo	29
4.2.3. Cruzamentos envolvendo genótipos de porte intermediário	32
4.2.4. Cruzamentos envolvendo genótipos de porte intermediário e baixo	34
4.2.5. Cruzamentos envolvendo genótipos de porte baixo	41
4.3. Efeitos gênicos e herdabilidade	45
4.4. Heterose, depressão endogâmica e grau de do- minância	51
4.5. Número mínimo de fatores efetivos	56
5. DISCUSSAO	57
6. CONCLUSOES	73
7. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	74

RELAÇÃO DAS TABELAS

Página

1. Origem, genealogia, estatura média e classe de estatura de oito genótipos de trigo utilizados na determinação das bases genéticas da estatura de planta. Fac. Agron./UFRGS, Porto Alegre, 1989 ... 18
2. Média da estatura de planta dos genitores e valor do t-teste para a diferença entre as médias de 22 cruzamentos envolvendo oito genótipos de trigo. Fac. Agron./UFRGS, Porto Alegre, 1989 25
3. Distribuição de frequências, média, desvio padrão e coeficiente de variação para o caráter estatura de planta, dos genitores (P_1 e P_2) e das gerações F_1 e F_2 , envolvendo o genótipo de porte alto IAC5 e dois genótipos de porte intermediário de trigo. Fac. Agron./UFRGS, Porto Alegre, 1989. 27
4. Teste de ajuste qui quadrado para as proporções do número de plantas observadas e esperadas para o caráter estatura de planta, em dois cruzamentos envolvendo o genótipo de porte alto IAC5 e dois genótipos de porte intermediário de trigo. Fac. Agron./UFRGS, Porto Alegre, 1989. 28
5. Distribuição de frequências, média, desvio padrão e coeficiente de variação para o caráter estatura de planta, dos genitores (P_1 e P_2) e das gerações F_1 , F_2 e RC_2F_1 , envolvendo o genótipo de porte alto IAC5 e quatro genótipos de porte baixo de trigo. Fac. Agron./UFRGS, Porto Alegre, 1989. 30
6. Teste de ajuste qui quadrado para as proporções do número de plantas observadas e esperadas para o caráter estatura de planta, em quatro cruzamentos envolvendo o genótipo de porte alto IAC5 e quatro genótipos de porte baixo de trigo. Fac. Agron./UFRGS, Porto Alegre, 1989. 31
7. Distribuição de frequências, média, desvio padrão e coeficiente de variação para o caráter estatura de planta, dos genitores (P_1 e P_2) e das gerações F_1 , F_2 e RC_2F_1 , envolvendo os genótipos de porte intermediário de trigo IPF55243 e IPF55244. Fac. Agron./UFRGS, Porto Alegre, 1989. 33

8. Distribuição de frequências, média, desvio padrão e coeficiente de variação para o caráter estatura de planta, dos genitores (P_1 e P_2) e das gerações F_1 , F_2 , RC_1F_1 e RC_2F_1 de cruzamentos envolvendo os genótipos de porte intermediário IPF55243 e IPF55244 e cinco genótipos de porte baixo de trigo. Fac. Agron./UFRGS, Porto Alegre, 1989. 35
9. Teste de ajuste qui quadrado para as proporções do número de plantas observadas e esperadas para o caráter estatura de planta, em dez cruzamentos envolvendo os genótipos de porte intermediário IPF55243 e IPF55244 e cinco genótipos de porte baixo de trigo. Fac. Agron./UFRGS, Porto Alegre, 1989. 37
10. Distribuição de frequências, média, desvio padrão e coeficiente de variação para o caráter estatura de planta, dos genitores (P_1 e P_2) e das gerações F_1 , F_2 , RC_1F_1 e RC_2F_1 de cinco cruzamentos envolvendo quatro genótipos de porte baixo de trigo. Fac. Agron./UFRGS, Porto Alegre, 1989. 42
11. Teste de ajuste qui quadrado para as proporções do número de plantas observadas e esperadas para o caráter estatura de planta, em quatro cruzamentos envolvendo quatro genótipos de porte baixo de trigo. Fac. Agron./UFRGS, Porto Alegre, 1989. 43
12. Variância fenotípica (VF), variância genética (VG), variância ambiental (VE) e herdabilidade no sentido amplo (h^2) para o caráter estatura de planta em 22 cruzamentos envolvendo oito genótipos de trigo. Fac. Agron./UFRGS, Porto Alegre, 1989. 46
13. Efeitos gênicos e valor do qui quadrado para o modelo de três parâmetros proposto por MATHER & JINKS (1971), para o caráter estatura de planta em 22 cruzamentos envolvendo oito genótipos de trigo. Fac. Agron./UFRGS, Porto Alegre, 1989. 48
14. Heterose na geração F_1 (HET1), heterose na geração F_2 (HET2), depressão endogâmica (DE), grau de dominância na geração F_1 (d1), grau de dominância na geração F_2 (d2) e número mínimo de fatores efetivos (N1) e (N2), segundo os métodos propostos por WRIGHT (1968) e (1921), respectivamente, e (N3) segundo o método proposto por WENG (1966), para o caráter estatura de planta em 22 cruzamentos envolvendo oito genótipos de trigo. Fac. Agron./UFRGS, Porto Alegre, 1989 52

1. INTRODUÇÃO

O melhoramento genético tem sido um fator decisivo no aumento da produtividade agrícola. A cultura do trigo tem respondido com grande intensidade aos esforços dispendidos nos numerosos programas de melhoramento desenvolvidos em todo o mundo. Um dos maiores desafios dos pesquisadores envolvidos nestes programas parece ser a obtenção de genótipos com alto potencial de rendimento, capazes de produzir sob a forma de grãos todo o avanço tecnológico que tem sido introduzido de maneira constante nas lavouras. Neste sentido, um dos caracteres agronômicos que mais contribuiu para a realização deste objetivo é a estatura reduzida da planta. A rapidez e a forma irreversível com que se difundiu em todo o mundo é um reflexo do avanço que a característica representa no cultivo deste cereal. Entretanto, um fato que demanda certa cautela na sua exploração é a utilização de um número excessivamente reduzido de genes maiores para a redução da estatura da planta. Tal preocupação se fundamenta no fato de que as fontes de germoplasma de reduzida estatura são quase que exclusivamente derivadas da variedade Norin 10, conferindo à cultura uma vulnerabilidade genética indesejável.

No Brasil, a ênfase sobre o caráter em programas de melhoramento não é generalizada, fato que é refletido pelo

grande número de variedades de porte médio a alto liberadas anualmente. O redirecionamento destes programas objetivando contornar esta situação deverá ser proposto a partir do conhecimento das bases genéticas envolvidas na manifestação do caráter, utilizando as diversas fontes de germoplasma hoje existentes. Desta forma, o melhorista poderá adotar métodos de condução de populações segregantes com grande eficácia, ao mesmo tempo em que terá a sua disposição maior número de genes, ajustando-os as suas necessidades específicas.

Dentro desta perspectiva, este trabalho tem por objetivo caracterizar as bases genéticas do caráter, identificando os genes para reduzida estatura e os efeitos gênicos envolvidos, a partir de uma série de genótipos, visando a sua utilização nas condições brasileiras de cultivo de trigo.

2. REVISAO BIBLIOGRAFICA

O desafio dos pesquisadores envolvidos na produção de alimentos constitui-se, em última análise, no aumento do rendimento das culturas. Este desafio tem como propósito não só atender o aumento da demanda por alimentos, mas também, viabilizar a agricultura como uma atividade econômica.

Para atingir tais objetivos, dois caminhos têm sido seguidos, ambos com sucesso, quais sejam: a melhoria das condições de ambiente para o desenvolvimento das plantas e a manipulação dos seus genes, visando alterar características que impliquem em maior eficiência produtiva. Entretanto, estes dois caminhos são extremamente interdependentes, consequência das interações genótipo x ambiente normalmente observadas. Assim, nos programas de melhoramento genético se busca concentrar em uma planta vários caracteres desejáveis, que propiciem o máximo aproveitamento dos recursos ambientais disponíveis.

Neste sentido, a manipulação da estatura da planta em cereais desempenhou um papel fundamental, tendo as plantas de reduzida estatura representado um avanço significativo na exploração de ambientes favoráveis. O acamamento verificado em lavouras de cereais de porte alto foi, por longo tempo, um sério entrave à adoção de

tecnologias de produção comprovadamente eficazes no aumento do rendimento, particularmente no que diz respeito às adubações nitrogenadas e à irrigação artificial. Os prejuízos verificados quando da sua ocorrência eram computados tanto em relação à quantidade de grãos colhidos quanto a sua qualidade, restringindo o seu uso como matéria-prima.

No Brasil, os produtores de trigo convivem, ainda hoje, com este problema, arcando com perdas que poderiam ser evitadas no seu sistema produtivo com a simples utilização de variedades de porte baixo.

Não obstante as várias possibilidades existentes para o desenvolvimento de maior resistência do colmo à quebra, os melhoristas de trigo e cereais afins, optaram, de maneira geral, pela redução da estatura da planta como estratégia para minimizar a ocorrência do acamamento nas lavouras, como entendem GALE & YOUSSEFIAN (1985).

O sucesso desta estratégia deveu-se, além da sua eficácia, à forma simples e de alta magnitude com que é herdado o caráter (DOTTO, 1976; FEDERIZZI & CARVALHO, 1980), facilitando sobremaneira a sua introdução nos programas de melhoramento genético.

Além disso, atribuem-se aos genótipos de porte baixo outras características complementares que contribuem para a sua maior eficiência produtiva em relação aos tradicionais de porte alto. Entre elas, destacam-se a maior relação grão-palha (RAWSON & EVANS, 1971), o maior número

de afilhos férteis e melhor eficiência fotossintética (PLARRE, 1975).

O uso destes genótipos, portanto, marcou o início de uma nova concepção de planta ideal pelos melhoristas de trigo.

Entretanto, apesar da sua introdução relativamente recente nos programas de melhoramento dos países ocidentais, genótipos portadores de genes para redução da estatura de planta em trigo já eram estudados por melhoristas japoneses no início do século. Segundo REITZ & SALMON (1968), a variedade japonesa Norin 10, cujos genes para nanismo foram os mais difundidos em todo o mundo, foi registrada naquele país ainda no ano de 1935.

Duas variedades japonesas, Akakomugi e Daruma, tornaram-se as fontes precursoras do processo de expansão da utilização de genes de nanismo em trigo. A primeira delas, Akakomugi, passou a ser utilizada em programas de melhoramento da Itália, onde foi introduzida em 1911 e, segundo GALE & YOUSSEFIAN (1985), tornaram-se o suporte de variedades melhoradas obtidas a partir do seu cruzamento com genótipos locais. Estes autores comentam, ainda, que estas variedades se difundiram por vários programas de melhoramento europeus e também desempenharam importante papel no desenvolvimento de variedades de porte baixo e insensíveis ao fotoperíodo, no México.

Por sua vez, Daruma alcançou maior importância na obtenção de trigos de reduzida estatura, através da

variedade Norin 10. Este genótipo apresentava uma estatura entre 60 e 80 cm, o que representava metade a um terço da estatura das variedades tradicionais (REITZ & SALMON, 1968). Entretanto, tornou-se importante somente após a sua introdução nos E.U.A., em 1946, como afirmam GALE et alii (1981). Neste país, genótipos resistentes ao acamamento passaram a ser extremamente desejáveis em função da aplicação de altas doses de nitrogênio nas lavouras de trigo, técnica cultural que começava a ser utilizada em grande escala. As primeiras variedades obtidas do cruzamento de Norin 10 com variedades americanas foram Gaines e Nugaines, liberadas, respectivamente, em 1961 (VOGEL, 1964) e 1965 (VOGEL & PETERSON, 1974). Pouco mais de uma década após, mais de uma centena de variedades portadoras dos genes Rht1 e Rht2 derivados do Norin 10 foram liberadas naquele país.

A dispersão dos genes de nanismo do Norin 10 tomou novo impulso com a sua introdução no programa de melhoramento genético mexicano, ao combinar a baixa estatura com a insensibilidade ao fotoperíodo, segundo GALE & YOUSSEFIAN (1985). Estes genótipos foram exportados para vários países do mundo, tendo se tornado o suporte da "Revolução Verde" para a cultura do trigo. Os genes Rht1 e Rht2 estão presentes na maioria absoluta das variedades de porte baixo, que ocupam, hoje, mais da metade da área plantada com trigo no mundo, como afirmam WORLAND & PETROVIC (1988). Outros genes são conhecidos, tendo porém,

uma menor expressão em área cultivada.

No Brasil, segundo FEDERIZZI & CARVALHO (1980), as primeiras variedades de trigo de porte baixo foram IAS54 e IAS55, tendo provavelmente, origem em cruzamentos envolvendo variedades locais e uma seleção de Norin 10 - Brevor 14. Atualmente, com os trabalhos conjuntos de pesquisadores brasileiros e mexicanos, é provável que a maior parte do material utilizado seja portador dos genes derivados do Norin 10. Ao contrário da tendência verificada em outros países, raras são as variedades de porte baixo lançadas no Brasil. É possível que a grande introdução de material mexicano tenha restringido a oportunidade de escolha de fontes de nanismo pelos melhoristas, necessária para superar problemas como a tolerância ao alumínio, que apresenta correlação positiva com a estatura. (NODARI et alii, 1982).

Entretanto, há uma grande variabilidade de germoplasma disponível, como pode ser constatado nos trabalhos desenvolvidos por DOTTO (1976) e FEDERIZZI & CARVALHO (1980).

Apesar do grande número de trabalhos desenvolvidos para caracterizar o controle genético da estatura de planta de trigo, poucos genes têm sido identificados. GALE & YOUSSEFIAN (1985) atribuem este fato à natureza quantitativa do caráter e à condição de poliploidia própria do gênero *Triticum*. Estas características dificultam em grande medida a identificação de novos mutantes, que

precisam ter um grande efeito no fenótipo para que sejam detectados por métodos mendelianos de análise.

Entretanto, apesar do número reduzido de genes já identificados, o efeito que cada um deles produz no fenótipo é extremamente diversificado, possibilitando a obtenção de plantas das mais diferentes estaturas.

Várias classificações têm sido propostas com relação à estatura de trigo, como aquelas apresentadas por BOROJEVIC (1968), BRIGGLE & VOGEL (1968) e DOTTO (1976). Entretanto, tais classificações pouco têm contribuído para o estudo e utilização do caráter, podendo o seu emprego gerar certa confusão, principalmente em função de que o ambiente pode alterar significativamente a expressão do caráter (JOHNSON, 1953).

Há que se destacar, todavia, a existência de dois grupos de plantas de reduzida estatura, em função de serem controladas por dois grupos distintos de genes. O primeiro grupo compreende as variedades de porte baixo, normalmente denominadas de semi-anãs. Estas variedades apresentam um menor comprimento dos entrenós, apresentando porém, estruturas reprodutivas normais (BRIGGLE & VOGEL, 1968). Neste caso, a reduzida estatura é governada pelos genes denominados de Rht. O segundo grupo compreende os trigos anões que, segundo estes mesmos autores, apresentam todas as partes da planta reduzidas e, em casos extremos, não produzem espigas, ou, sua fertilidade é muito baixa. Estes fenótipos são conferidos pelos genes denominados D.

Os genótipos de uso comercial atual ou potencial são portadores dos genes Rht, como sugerem os pesquisadores do caráter. A maioria dos trabalhos relativos ao estudo da herança do caráter têm apontado um pequeno número de genes controlando-o, normalmente de um a três. Estimativas desta ordem são relatadas por ALLAN & VOGEL (1963), FICK & QUALSET (1973a), DOTTO (1976) e FEDERIZZI & CARVALHO (1980), a partir da análise de cruzamentos entre genótipos de estaturas distintas.

Em trabalhos mais recentes, GALE et alii (1981), WORLAND & PETROVIC (1988) e YAMADA (1989), detectaram não só o número de genes envolvidos, mas também os identificaram. Este trabalho é possível para plantas portadoras dos genes Rht1, Rht2 e Rht3, através da análise da resposta à aplicação exógena de ácido giberélico em plântulas da geração F2 provenientes do seu cruzamento com um grupo de variedades testadoras. A importância desta metodologia reside no fato de que os genes Rht1 e Rht2 são os mais utilizados comercialmente.

Os genes Rht1 e Rht2 estão localizados nos cromossomos 4A (GALE & MARSHALL, 1976) e 4D (GALE et alii, 1975), respectivamente. É possível, portanto, a obtenção de genótipos recombinantes, para uma redução mais drástica da estatura, uma vez que os genes agem aditivamente, com efeito similar na expressão do caráter (GALE & MARSHALL, 1976).

As principais fontes destes genes são as

variedades Norin 10 e suas derivadas e a variedade tibetana Olesen (FICK & QUALSET, 1973a). Esta última variedade é portadora de um terceiro gene ainda não identificado, segundo estes autores. A grande variação na estatura apresentada pelas duas variedades, entretanto pode ter como um outro componente a influência da composição genética total do genótipo da planta na expressão do gene sobre o fenótipo (GALE & YOUSSEFIAN, 1985). Este fato, constitui-se em uma outra alternativa para obtenção de genótipos com uma estatura desejada.

O gene Rht3 está localizado no cromossomo 4A (MORRIS et alii, 1972), sendo um alelo alternativo do gene Rht1 (GALE & MARSHAL, 1976). Este gene é pouco utilizado comercialmente, em função da drástica redução que promove na estatura da planta portadora, que pode chegar a 46% (FLINTHAM & GALE, 1983). Entretanto, o seu efeito, quando na condição de heterozigose, é similar ao efeito dos genes Rht1 ou Rht2, tornando-o potencialmente aproveitável na obtenção de variedades híbridas. A vantagem adicional desta opção, é a redução da ocorrência de germinação na espiga e a melhor qualidade dos grãos para panificação, uma vez que o gene induz a uma menor produção de α -amilase, como sugerido por YAMADA (1989). Este gene está presente na variedade Tom Thumb, de origem indiana.

Recentemente, outros alelos têm sido detectados para o loco do cromossomo 4A, onde se localizam Rht1 e Rht3, como o Rht1S (WORLAND & PETROVIC, 1988). Esta

constatação sugere que a herança do caráter pode ser mais complexa do que é admitido na maioria dos trabalhos envolvendo a sua herança. Como pode ser verificado nos trabalhos de DOTTO (1976) e FEDERIZZI & CARVALHO (1980), as séries multialélicas parecem indicar uma regra e não uma exceção.

Estes resultados mostram que a oportunidade de escolha de genes com determinada potência na redução da estatura pode ser muito grande, principalmente pela possibilidade de combinação com genes dos cromossomos 4A e 4D.

Dos outros genes *Rht* conhecidos, *Rht4*, *Rht5*, *Rht6*, *Rht7*, somente *Rht7* é sabido pertencer ao cromossomo 2A, porém ainda não mapeado. Os outros genes não têm ainda a sua localização determinada. Sua utilização é limitada quer pela drástica redução que conferem à estatura da planta, quer pelos efeitos pleiotrópicos indesejáveis que promovem.

Os genes *Rht8* e *Rht9* estão presentes na variedade *Akakomugi*. Foram amplamente utilizados nos programas de melhoramento de trigo europeus e ainda no México. Entretanto, sua dispersão nestes países hoje é ignorada. *Rht8* está localizado no cromossomo 2D, mas ainda não mapeado, enquanto *Rht9* não têm determinada a sua localização (GALE & YOUSSEFIAN, 1985).

A supremacia da utilização dos genes *Rht1* e *Rht2* sobre os demais é, portanto, notória. Possivelmente, esta situação seja o reflexo do maior conhecimento a seu

respeito, fruto de dezenas de anos de trabalho científico. Por isso mesmo é admissível que as características das variedades portadoras, atribuídas normalmente a efeitos pleiotrópicos destes genes sejam resultado da forte pressão de seleção a que estes genótipos têm sido submetidos desde o início da sua manipulação.

Um maior conhecimento sobre os efeitos favoráveis dos outros genes, sua interação com diferentes composições dos demais genes de genótipo, além do estudo sobre o seu comportamento nos diferentes ambientes serão fundamentais para ampliar o espectro de sua utilização.

Também com relação à ação gênica, os diversos genes apresentam um comportamento bastante diversificado. Assim, *Rht1* e *Rht2* são parcialmente recessivos (GALE et alii, 1981), *Rht3* é parcialmente dominante (ZEVEN, 1970), *Rht7* e *Rht10* são recessivos, *Rht5* apresenta dominância parcial e *Rht10* é dominante (GALE & YOUSSEFIAN, 1985).

Fica evidente, a partir destas informações, que a ação gênica detectada em um cruzamento qualquer depende diretamente dos pais envolvidos. Entretanto, a maioria dos estudos sobre herança da estatura da planta em trigo têm revelado a aditividade como principal componente de variação genética (POWELL & SCHLEHUBER, 1967, CHAPMAN & McNEAL, 1971; FICK & QUALSET, 1973a; DOTTO, 1976 e FEDERIZZI & CARVALHO, 1980). Efeitos de dominância têm tido também significativa importância em vários trabalhos (ALLAN et alii, 1968; HALLORAN, 1975; DOTTO, 1976 e

FEDERIZZI & CARVALHO, 1980). As interações não alélicas têm sido constatadas com menor frequência nos cruzamentos realizados nos diversos estudos (CHAPMAN & McNEAL, 1971; FICK & QUALSET, 1973a e HALLORAN, 1975), estando ligadas ao envolvimento de genitores específicos.

Estes resultados são confirmados pelos altos valores de herdabilidade verificados por vários pesquisadores. Valores entre 0,47 a 0,93 foram observados por MERKLE & ATKINS (1964), enquanto HOFF et alii (1973) encontraram valores entre 0,69 e 0,70. Estudando a herança do caráter a partir de cruzamentos envolvendo materiais utilizados em programas brasileiros de melhoramento, DOTTO (1976) e FEDERIZZI & CARVALHO (1980), encontraram valores para a herdabilidade no sentido amplo entre 0,66 e 0,95 e entre 0,53 e 0,87, respectivamente. Para a herdabilidade no sentido restrito estes autores observaram valores que variaram entre 0,00 e 0,89, e entre 0,66 e 0,95, respectivamente.

Estes resultados indicam que uma parte significativa da variabilidade genética é aproveitável para a seleção, implicando em grande ganho genético por geração e possibilidade de seleção precoce em gerações segregantes.

Não obstante apresentar genes maiores, a estatura de planta em trigo é um caráter eminentemente quantitativo. A contribuição de genes menores na expressão do caráter (GALE et alii, 1975) pode, em determinados cruzamentos, diminuir a probabilidade de ajustamento para proporções

mendelianas das classes de estatura das gerações segregantes.

Da mesma forma, a interação com genes que governam o nanismo em plantas de trigo, genes do grupo D, alteram as proporções esperadas das classes de estatura das gerações segregantes. Apesar dos mecanismos genéticos responsáveis pelo nanismo e pelo semi-nanismo (reduzida estatura) serem considerados independentes, como sugerido por HERMSEN (1967) e MOORE (1969), os genes para nanismo estão presentes em variedades de porte baixo, podendo alterar-lhes o fenótipo.

As plantas anãs, denominadas "grass clumps" na literatura internacional, apresentam em geral, um porte muito reduzido, com folhas em tufo, pequenas e de coloração verde escuro, como descrito por FICK & QUALSET (1973b). HERMSEN (1967) apresentou a primeira hipótese consistente para explicar o seu mecanismo de herança. Esta hipótese previa a interação de três fatores, D1, D2 e D3 para o aparecimento do fenótipo, sendo que D1 seria completamente dominante, e D2 parcialmente dominante. Plantas anãs ocorreriam se pelo menos um alelo de cada gene estivesse na condição dominante ou, se pelo menos um alelo de D1 fosse dominante, enquanto D2 fosse homizoto dominante.

GALE & YOUSSEFIAN (1985), atribuem o controle do caráter à ação de pelo menos quatro locos. Neste caso, D4 seria uma alternativa para o fator D2 na determinação do fenótipo anão.

Apesar de apresentarem sérias restrições ao uso comercial atualmente, estes genes constituem-se em uma fonte alternativa em potencial de genes para a obtenção de plantas de porte baixo, quer isoladamente, quer em combinação com genes Rht.

Uma terceira alternativa para a obtenção de genótipos de baixa estatura em programas de melhoramento de trigo é a manipulação dos genes menores envolvidos na herança do caráter. Neste caso, a estatura deveria ser tratada como um caráter eminentemente quantitativo, como é próprio de sua natureza.

As várias alternativas de que dispõe o melhorista de trigo para alterar a estatura da planta são um reflexo da complexidade que envolve a herança do caráter. A título de exemplo, poderia-se citar os diferentes mecanismos de utilização do ácido giberélico em plântulas e em plantas adultas (GALE & MARSHALL, 1975 e FEDERIZZI et alii, 1988). Entretanto, a idéia da simplicidade do controle genético do caráter é passada nos vários trabalhos desenvolvidos por pesquisadores do assunto, principalmente dando-lhe uma visão reducionista a nível dos genes maiores Rht. O número crescente de trabalhos sobre a característica põe em contradição esta visão. Este fato é também perceptível nos estudos de herança onde são realizados testes de alelismo (FICK & QUALSET, 1973a; DOTTO, 1976 e FEDERIZZI & CARVALHO, 1980), que sugerem a presença de alelos múltiplos em vários locos nos genótipos utilizados.

Esta maior complexidade das bases genéticas envolvidas na herança do caráter deve, entretanto, ser tomada como alento aos melhoristas, uma vez que ampliam a possibilidade de elaboração de estratégias para a sua manipulação. Particularmente no Brasil, a questão mereceria maiores esforços no sentido de gerar subsídios para incorporação desta característica como um dos alicerces dos programas de melhoramento do trigo.

3. MATERIAL E METODOS

Este capítulo foi dividido em itens, com o objetivo de facilitar a sua compreensão, uma vez que foram empregadas diversas metodologias na execução e análise do experimento realizado.

3.1. Germoplasma utilizado

Foram incluídos neste trabalho oito genótipos de trigo, cuja genealogia, origem e estatura são apresentadas na Tabela 1.

As sementes dos genótipos D8006, D8010 e D8017 são provenientes da Universidade da Califórnia, Davis, enquanto os demais genótipos foram obtidos junto ao Centro Nacional de Pesquisa de Trigo - EMBRAPA.

3.2. Procedimento experimental

Em 1988, foram semeados os oito genótipos na Estação Experimental Agronômica da Faculdade de Agronomia (EEA/UFRGS), estabelecendo os blocos de cruzamentos para a obtenção da geração F_1 . Parte das sementes dos genitores, e da geração F_1 , foram semeadas em vasos, em casa de vegetação, na Faculdade de Agronomia da UFRGS, durante o

TABELA 1 - Origem, genealogia, estatura média e classe da estatura de 8 genótipos de trigo utilizados na determinação das bases genéticas da estatura de planta. Fac. Agron./UFRGS, Porto Alegre, 1989.

GENÓTIPO	ORIGEM	GENEALOGIA	ESTATURA MÉDIA (cm)	CLASSE DE ESTATURA
IAC5	BRASIL	Frontana/Kenya 58//PG 1	115	ALTA
IPF55243*	MEXICO		93	INTERMEDIARIA
IPF55244*	MEXICO		93	INTERMEDIARIA
IPF55245*	MEXICO		65	BAIXA
D8006	E. U. A.	Ndx[(D6301xNAI60)xANZAJ730014	72	BAIXA
D8010	E. U. A.	Penjamo 62 ² x PI190982	76	BAIXA
D8017	E. U. A.	Olesen x Ramona 54 ⁴	58	BAIXA
PF839197	BRASIL	LD*2/ALD"S"//HAD SEL.*3/10/LD*2/ALD"S"/7/ TP/4/TZPP/SON 64//NAPO/3/CIANO/5/PF6968/6/ IAC5/HAD/8/LD/CNT1//IAS54*3//NBAY/9/PELADO MARRAU/4/LD/CNT1//LD*2/ALD"S"/3/IAC5/HAD SEL.	70	BAIXA

* Linhas quase isogênicas da variedade IAC5, portadoras de genes para baixa estatura.

verão de 1988/1989. Foram assim, obtidas as sementes das gerações segregantes F_2 RC_1F_1 e RC_2F_1 .

A partir dos oito genótipos utilizados foram realizados 22 cruzamentos. Assim, o genótipo IAC5 foi cruzado com IPF55243, IPF55244, IPF55245, D8006, D8010 e D8017. Os genótipos IPF55243 e IPF55244, além de cruzados entre si, também foram cruzados com IPF55245, D8006, D8010, D8017 e PF839197. Foram ainda realizados cruzamentos envolvendo IPF55245, D8017 e D8010 com D8006. Finalmente, D8017 foi cruzado com D8010 e IPF55245.

No dia 15 de junho de 1989 foram estabelecidas a campo, na EEA/UFRGS, as gerações fixas e segregantes dos 22 cruzamentos. Utilizou-se o delineamento experimental de blocos completamente casualizados, com duas repetições, com parcelas de três metros de comprimento. O número de linhas de cada parcela variou em função da geração dentro de cada cruzamento e da quantidade de sementes disponíveis. As gerações parentais, a F_1 e os retrocruzamentos foram semeados em 2 linhas, enquanto a geração F_2 foi estabelecida com 15 linhas, sempre que houvessem sementes em quantidade suficiente. O espaçamento utilizado foi de 0,3 metros entre linhas e igual distância entre plantas, com o objetivo de conduzir plantas isoladas, sem competição, para avaliação individual.

Na área experimental foram aplicados 45 Kg, 90 Kg e 30 Kg por hectare de N, P_2O_5 e K_2O , respectivamente, como adubação de base, incorporados antes da semeadura,

realizando-se ainda, duas adubações nitrogenadas em cobertura, com 50kg por hectare de uréia, aos 29 e 53 dias após a semeadura. As plantas foram mantidas livres da competição com invasoras através de capinas periódicas. O tratamento fitossanitário constituiu-se de duas aplicações de defensivos, realizadas aos 85 e 105 dias, com o produtos Benonil (250 g.i.a./ha), Triadimenol (125g.i.a./ha) e Thiodan (1,5 l/ha).

Foi determinada a estatura de todas as plantas, tomando-se a distância desde a superfície do solo até a ápice da espiga, excluindo-se as aristas. Esta determinação foi realizada sobre o afilho mais longo de cada planta, considerando-se que o mesmo representa o seu máximo potencial genético na expressão do caráter, sendo realizada aproximadamente aos 21 dias após a antese de todas as plantas, período a partir do qual não mais ocorre variação na estatura.

3.3. Distribuição de frequências, médias e variâncias

A distribuição de frequência a partir dos dados obtidos para cada geração de cada um dos cruzamentos, foi obtida pelo seu agrupamento em classes com intervalo de três centímetros. O ajuste das frequências obtidas em relação as frequências esperadas foi testado pelo teste de qui quadrado.

A partir das tabelas de distribuição de frequências foram obtidas as médias (\bar{X}) e variâncias (V) para cada uma das gerações, segundo as equações apresentadas por BEIGUELMAN (1988):

$$\bar{X} = Efx/n$$

$$V = [Efx^2 - (Efx)^2/n] / n-1$$

onde: f= número de indivíduos em cada classe

x= centro de classe

n= número total de indivíduos em cada geração

E= somatório

As estimativas das variâncias ambiental (VE), genética (VG) e fenotípica (VF), foram obtidas através das equações propostas por ALLARD (1960):

$$VE = (VP_1 \cdot VP_2 \cdot VF_1)^{1/3}$$

$$VF = VF_2$$

$$VG = VF - VE$$

onde:

VP₁ = variância do P₁

VP₂ = variância do P₂

VF₁ = variância da geração F₁

VF₂ = variância da geração F₂

3.4. Efeitos gênicos e herdabilidade

O efeito dos genes em cada cruzamento foi estimado utilizando-se o método dos mínimos quadrados generalizados ponderados, conforme MATHER & JINKS (1971), considerando:

$$P_1 = m + d$$

$$P_2 = m - d$$

$$F_1 = m + h$$

$$F_2 = m + 1/2h$$

$$RC_1F_1 = m + 1/2d + 1/2h$$

$$RC_2F_1 = m - 1/2d + 1/2h$$

onde: P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , RC_1F_1 e RC_2F_1 = média de cada uma das seis gerações

m = média geral

d = efeito de aditividade

h = efeito de dominância

Para cada cruzamento foi testado o modelo com três parâmetros, desconsiderando os efeitos epistáticos, sendo o ajuste do modelo testado pelo teste de qui-quadrado, para os graus de liberdade existentes.

As estimativas de herdabilidade no sentido amplo (h_a^2), foram computadas segundo o modelo proposto por ALLARD (1960):

$$h_a^2 = (VF_2 - VE) / VF_2$$

3.5. Heterose, depressão endogâmica e grau de dominância

As estimativas da heterose para as gerações F_1 (HET1) e F_2 (HET2) e da depressão endogâmica (DE), seguiram o modelo proposto por MATZINGER (1963):

$$HET1 = 100 (\bar{F}_1 - \bar{MP}) / \bar{MP}$$

$$\text{HET2} = 100 (\bar{F}_2 - \bar{MP}) / \bar{MP}$$

$$\text{DE} = 100 (\bar{F}_1 - \bar{F}_2) / \bar{F}_1$$

onde: \bar{MP} = média dos genitores

O grau de dominância foi estimado a partir das gerações F_1 (d_1) e F_2 (d_2) em relação à média dos genitores (\bar{MP}), segundo as equações descritas por ROMERO & FREY (1972):

$$d_1 = (\bar{F}_1 - \bar{MP}) / D$$

$$d_2 = (\bar{F}_2 - \bar{MP}) / D$$

onde: D = diferença entre a média do genitor mais alto e a média dos genitores.

3.6. Número mínimo de fatores efetivos

Foram utilizados três métodos para estimar o número mínimo de fatores efetivos envolvidos em cada cruzamento. Os dois primeiros métodos foram desenvolvidos por WRIGHT, (1968) e (1921), respectivamente. O terceiro método, N_3 , foi desenvolvido por WENG (1966):

$$N_1 = D^2 / 8 \text{ VG}$$

$$N_2 = [0,25 (0,75 - A + A^2) D^2] / \text{VG}$$

$$N_3 = 3D^2 / 16 \text{ VG}$$

$$\text{onde: } A = (\bar{F}_1 - \bar{P}_1) / D$$

D = diferença entre as médias dos pais

VG = variância genética

\bar{F}_1 e \bar{P}_1 = médias das gerações F_1 e P_1 , respectivamente

4. RESULTADOS

Os resultados obtidos para as distribuições de frequências, ação gênica, heterose, depressão endogâmica, grau de dominância, herdabilidade e número mínimo de fatores efetivos, para os cruzamentos estudados são apresentados a seguir, sob a forma de itens, com o objetivo de facilitar a sua exposição. Os oito genótipos foram divididos em três grupos de estatura, alta, média e baixa, para facilitar a exposição da análise genética realizada. Entretanto, esta classificação foi arbitrária, não tendo sido baseada em qualquer critério estabelecido por autores que tratam deste tema.

4.1. Variabilidade entre genótipos

Ficou evidenciada uma grande variabilidade entre os genótipos com relação ao caráter, detectada pelo t-teste entre as médias de estatura dos genitores em cada cruzamento. Como pode ser observado na Tabela 2, em todos os cruzamentos houve diferença significativa entre a média dos pais, caracterizando uma grande amplitude de oportunidade de escolha de material genético para redução da estatura de planta.

TABELA 2 - Média da estatura de planta dos genitores, número de plantas analisadas e valor do t-teste para a diferença entre as médias em 22 cruzamentos envolvendo oito genótipos de trigo. Fac. Agron./UFRGS, Porto Alegre, 1989.

CRUZAMENTOS	ESTATURA (cm)		NÚMERO DE PLANTAS		VALOR DO t-TESTE
	P ₁	P ₂	n ₁	n ₂	
IAC5 X IPF55243	115,0±0,92	93,4±0,55	30	31	20,20 *
IAC5 X IPF55244	113,1±0,84	92,6±0,77	32	24	18,04 *
IAC5 X IPF55245	115,3±1,20	65,0±0,62	32	31	37,25 *
IAC5 X D8006	116,5±0,79	71,5±0,68	33	26	43,29 *
IAC5 X D8010	114,8±0,84	75,0±0,60	37	32	38,44 *
IAC5 X D8017	117,0±0,78	61,7±1,02	28	28	43,05 *
IPF55243 X IPF55244	94,8±0,59	92,2±0,78	31	28	2,72 *
IPF55243 X IPF55245	92,0±0,80	65,3±0,48	30	28	28,69 *
IPF55243 X D8006	91,9±0,58	72,9±0,67	28	27	21,47 *
IPF55243 X D8010	95,0±0,51	77,0±0,81	24	26	18,81 *
IPF55243 X D8017	93,2±0,74	55,8±1,73	31	16	19,94 *
IPF55243 X PF839197	93,6±0,64	70,4±0,62	32	32	26,01 *
IPF55244 X IPF55245	92,9±0,54	64,9±0,66	31	28	32,81 *
IPF55244 X D8006	92,9±0,47	72,5±0,50	37	31	29,82 *
IPF55244 X D8010	93,8±0,65	75,9±0,94	36	30	15,66 *
IPF55244 X D8017	94,2±0,76	57,2±0,75	34	17	34,74 *
IPF55244 X PF839197	95,1±0,61	69,8±0,63	30	33	28,79 *
D8006 X IPF55245	73,0±0,66	64,7±0,59	25	30	9,48 *
D8006 X D8017	71,2±0,47	56,1±0,67	30	19	18,37 *
D8010 X D8006	76,7±0,95	72,5±0,43	17	31	4,06 *
D8010 X D8017	76,9±0,71	58,6±1,09	35	21	14,07 *
IPF55245 X D8017	65,5±0,51	61,2±0,82	24	21	4,49 *

* Significativo a 1%.

4.2. Distribuição de frequências

A estatura das plantas individuais das gerações obtidas para cada cruzamento foi arranjada em tabelas de frequência, com intervalo de classe de três centímetros. A análise das distribuições de frequências das gerações segregantes permitiu formular as hipóteses do número de genes pelos quais diferiam os genitores envolvidos em cada cruzamento. A adequação destas hipóteses foi testada pelo método de ajuste qui quadrado, através da comparação entre as proporções do número de plantas observadas e esperadas nestas gerações.

Os resultados são apresentados a seguir, por grupos de estatura.

4.2.1. Cruzamentos envolvendo genótipos de porte alto e intermediário

O genótipo de porte alto, IAC5, foi cruzado com os de estatura média IPF55243 e IPF55244. Em ambos os cruzamentos, as distribuições de frequências foram muito semelhantes, para as quatro gerações estudadas, como pode ser observado na Tabela 3.

No cruzamento IAC5 x IPF55243, foram observadas as proporções de $3/4$ indivíduos superiores ($>93\text{cm}$) para $1/4$ inferiores ($\leq 93\text{cm}$) na geração F_2 , com uma probabilidade de ajuste variando entre 0,10 e 0,25 (Tabela 4). Por sua vez,

TABELA 3 - Distribuição de frequências, média, desvio padrão e coeficiente de variação para o caráter estatura de planta dos genitores (P₁ e P₂) e das gerações F₁ e F₂, envolvendo o genótipo de porte alto IAC5 e dois genótipos de porte intermediário de trigo. Fac. Agron./UFRGS, Porto Alegre, 1989.

CRUZAMENTOS E GERAÇÕES	CENTRO DE CLASSE (cm)																	TOTAL	\bar{x}	dp	CV(%)			
	69	72	75	78	81	84	87	90	93	96	99	102	105	108	111	114	117					120	123	126
IAC5 X IPF55243																								
P ₁											1	1	1	9	5	6	5	2	1	30	115,0	5,04	4,38	
P ₂				1	1	6	11	11	1												31	93,4	3,06	3,28
F ₁							3	3	5	1	7	4	3	1							27	105,0	7,25	6,89
F ₂	2	3	3	2	3	3	8	12	10	6	9	16	24	15	11	8	7	6			148	100,5	12,00	11,94
IAC5 X IPF55244																								
P ₁											1	2	4	9	4	8	3	1			32	113,1	4,74	4,19
P ₂																					24	92,6	3,75	4,05
F ₁							1	4	6	9	6	2	2								30	105,2	4,06	3,86
F ₂	1		2	6	17	9	5	6	14	23	24	29	20	10	16	7	2				191	106,3	10,48	9,86

TABELA 4 - Teste de ajuste quiquadro para as proporções de número de plantas observadas e esperadas para o caráter estatura de planta, em dois cruzamentos envolvendo o genótipo de porte alto IAC5 e dois genótipos de porte intermediário de trigo. Fac. Agron. /UFRGS, Porto Alegre, 1989.

CRUZAMENTOS E GERAÇÕES	NÚMERO DE PLANTAS OBSERVADAS INFERIOR	NÚMERO DE PLANTAS OBSERVADAS SUPERIOR	TOTAL	PROPORÇÃO ESPERADA	PROBABILIDADE (P)
IAC5 X IPF55243					
F ₂	46	102	148	1:3	0,10-0,25
IAC5 X IPF55244					
F ₂	40	151	191	1:3	0,10-0,25

no cruzamento IAC5 x IPF55244, as proporções de 3/4 superiores ($>96\text{cm}$) para 1/4 inferiores ($\leq 98\text{cm}$), apresentaram uma probabilidade de 0,10 a 0,25 (Tabela 4).

Ambos os cruzamentos sugerem que o genótipo de porte alto IAC5, difere em apenas um gene maior dos genótipos de porte intermediário IPF55243 e IPF55244.

4.2.2. Cruzamentos envolvendo genótipos de porte alto e baixo

Foram analisadas as gerações segregantes obtidas dos cruzamentos entre o genótipo IAC5, de porte alto, e os de porte baixo IPF55245, D8006, D8010 e D8017, sendo os resultados apresentados na Tabela 5.

No cruzamento IAC5 x IPF55245 a distribuição dos indivíduos da geração F_2 mostrou um ajuste ($0,25 < p < 0,50$) para as proporções de 3/16 superiores ($>105\text{cm}$) : 12/16 intermediários (72 a 105cm): 1/16 inferiores ($<72\text{cm}$) (Tabela 6). Para a geração F_2 do cruzamento IAC5 x D8006, foram observadas duas classes fenotípicas, com proporções de 15/16 superiores ($>78\text{cm}$) e 1/16 inferiores ($\leq 78\text{cm}$) respectivamente (Tabela 5 e 6). O ajuste para estas proporções ($0,25 < p < 0,50$) foi também comprovado por aquelas observadas na geração RC_2F_1 , deste cruzamento (Tabela 6). As proporções de 15/16 indivíduos superiores ($>78\text{cm}$) para 1/16 inferiores ($\leq 78\text{cm}$) ($p=1,00$) também observadas no cruzamento IAC5 X D8010, foram corroboradas na distribuição

TABELA 6 - Teste de ajuste quiquadro para as proporções de número de plantas observadas e esperadas para o caráter estatura de planta, em quatro cruzamentos envolvendo o genótipo de porte alto IAC5 e quatro genótipos de porte baixo de trigo.

Fac. Agron. /UFRGS, Porto Alegre, 1989.

CRUZAMENTOS E GERAÇÕES	NÚMERO DE PLANTAS OBSERVADAS INFERIOR	NÚMERO DE PLANTAS OBSERVADAS INTERMEDIÁRIO	NÚMERO DE PLANTAS OBSERVADAS SUPERIOR	TOTAL	PROPORÇÃO ESPERADA	PROBABILIDADE (P)
IAC5 X IPF55245						
F ₂	8	135	28	171	1:12:3	0,25-0,50
IAC5 X D8006						
F ₂	11	0	217	228	1:15	0,25-0,50
RC ₁ F ₁	2	0	4	6	1:3	0,50-0,75
IAC5 X D8010						
F ₂	13	0	200	213	1:15	1,00
RC ₂ F ₁	3	0	11	14	1:3	1,00
IAC5 X D8017						
F ₂	12	108	33	153	1:12:3	0,50-0,75
RC ₂ F ₁	3	15	3	21	0:3:1	0,25-0,50

da geração RC_2F_1 , com alta probabilidade (Tabela 6). Por sua vez, o cruzamento entre IAC5 e D8017 mostrou um ajuste ($0,50 < P < 0,75$) às proporções de 3/16 superiores ($>108\text{cm}$): 12/16 intermediários (72 a 108cm): 1/16 inferiores ($\leq 72\text{cm}$), resultado cuja consistência é comprovada pela distribuição da geração RC_2F_1 (Tabela 6).

As proporções verificadas em todos os quatro cruzamentos (Tabela 6) dão consistência à hipótese da existência de pelo menos dois genes maiores de diferença entre o genitor de porte alto e os de porte baixo.

Pode ser ainda observada, nos cruzamentos envolvendo os genótipos IAC5 e IPF55245 e D8017 (Tabela 5), uma grande semelhança na distribuição de frequências das respectivas gerações F_1 e F_2 .

4.2.3. Cruzamento envolvendo genótipos de porte intermediário

O cruzamento entre os genótipos IPF55243 e IPF55244 (Tabela 7), não evidenciou a existência de segregação transgressiva nas gerações segregantes, indicando que os dois genótipos apresentam o mesmo gene para a reduzida estatura. Esta hipótese é reforçada pela baixa variância observada na geração F_2 , muito próxima daquelas verificadas nas gerações fixas do cruzamento (Tabela 7).

TABELA 7 - Distribuição de frequências, média, desvio padrão e coeficiente de variação para o caráter estatura de planta dos genitores (P₁ e P₂) e das gerações F₁, F₂ e RC₂F₁, envolvendo os genótipos de porte intermediário de trigo, IPF55243 e IPF55244. Fac. Agron./UFRGS, Porto Alegre, 1989.

CRUZAMENTOS E GERAÇÕES	78	81	84	87	90	93	96	99	102	105	108	TOTAL	\bar{x}	dp	CV(%)
IPF55243 X IPF55244															
P ₁				2	1	11	9	8				31	94,8	3,30	3,48
P ₂			2	3	7	7	7	2				28	92,2	4,11	4,46
F ₁		1			5	9	11	2		1		29	94,0	4,21	4,48
F ₂	2	4	7	21	38	45	33	16	1	2	1	170	92,2	4,82	5,23
RC ₂ F ₁		1			1	3	2					7	91,7	5,09	5,55

4.2.4. Cruzamentos envolvendo genótipos de porte intermediário e baixo

Os genótipos de estatura intermediária IPF55243 e IPF55244 foram cruzados com os de baixa estatura IPF55245, D8006, D8010, D8017 e PF839197, sendo que as distribuições de frequências respectivas são apresentadas na Tabela 8.

O cruzamento IPF55243 x IPF55245 evidenciou, para a distribuição da geração F_2 , um ajuste ($0,50 < p < 0,75$) para as proporções de $1/4$ indivíduos superiores ($>81\text{cm}$): $2/4$ intermediários (69 a 81cm): $1/4$ inferiores ($<69\text{cm}$), como apresentado na Tabela 9. Estas proporções indicam uma diferença de apenas um gene maior, para o controle do caráter, entre os pais envolvidos. Por outro lado, uma diferença de pelo menos dois genes entre os genitores do cruzamento IPF55243 x D8006 é sugerida a partir das proporções $1/16$ indivíduos superiores ($>102\text{cm}$): $14/16$ intermediários (81 a 102cm): $1/16$ inferiores ($<81\text{cm}$), observadas na Tabela 9. O ajuste destas proporções ($0,50 < p < 0,75$), foi confirmado pelas proporções observadas na geração RC_2F_1 (Tabela 9) a proporção $1/16$ indivíduos na classe superior ($>102\text{cm}$) é constituída por recombinantes, indicando uma complementação de fatores para determinação da maior estatura, entre os pais envolvidos (Tabela 8).

No cruzamento IPF55243 x D8010, ficou evidente a existência de somente duas classes de estatura na geração F_2 (Tabela 8), ajustadas ($0,25 < p < 0,50$) para as

TABELA 8 - Distribuição de freqüências, média, desvio padrão e coeficiente de variação para o caráter estatura de planta, dos genitores (P_1 e P_2) e das gerações F_1 , F_2 , RC_1F_1 e RC_2F_1 de cruzamento envolvendo os genótipos de porte intermediário IPF55243 e IPF55244 e cinco genótipos de porte baixo de trigo. Fac. Agron./UFRGS, Porto Alegre, 1989.

CRUZAMENTOS E GERAÇÕES	CENTRO DE CLASSE (cm)																										TOTAL	x	dp	CV(X)		
	45	48	51	54	57	60	63	66	69	72	75	78	81	84	87	90	93	96	99	102	105	108	111	114	117	120					123	126
IPF55243 X IPF55245																																
P_1															1	1	3	9	8	6									30	98,0	4,36	4,74
P_2					2	9	12	3	2																				28	45,3	2,55	3,91
F_1						1			5	3	2	7	1																19	73,6	4,63	6,29
F_2				1	1	7	9	18	4	13	35	18	8	3	6	10	10	2	1										148	75,8	9,67	12,77
RC_2F_1					2				1	2	2					2													9	73,1	8,99	12,30
IPF55243 X DB006																																
P_1																2	11	10	4	1									28	91,9	3,05	9,28
P_2						1	7	7	6	6																			27	72,9	3,50	4,81
F_1													1	1	6	10	1	3	2										24	93,5	4,34	4,64
F_2						1		2	4	10	22	34	29	33	33	20	10	10		4	7	2	2	1				224	90,0	8,26	9,18	
RC_2F_1						1			3	4	14	5	1		1														29	80,3	4,67	5,81
IPF55243 X DB010																																
P_1																3	5	12	4										24	95,0	2,50	2,63
P_2							1	5	6	8	3	3																	26	77,0	4,11	5,34
F_1											3				5	2	7	1	1										19	92,2	5,68	6,16
F_2					1			3	3	11	25	18	25	26	26	24	14	11		3	2	2		2				196	89,9	8,56	9,52	
RC_1F_1										1	1		2	2	4	6	5	1											22	91,3	7,43	8,14
RC_2F_1									1	3	2	4	4	4		1	1	1	3	1									25	86,5	9,43	10,89
IPF55243 X DB017																																
P_1																6	4	8	0	5									31	93,2	4,11	4,41
P_2					1	4	1	2	2	2	1	3																	16	55,8	6,90	12,38
F_1													3	3	10	6	3	5	1										31	80,2	4,78	5,96
F_2					2		3	3	9	9	10	9	14	18	18	8	6	6	11	6	6	5	2	1	2			148	77,9	12,87	16,10	
IPF55243 X PF839197																																
P_1																1	9	12	4	4	2								32	93,6	3,63	3,88
P_2							2	4	8	12	6																		32	76,4	3,49	4,96
F_1														1	3	6	3	1	2	1									17	88,9	4,48	5,04
F_2				1	1		2	5	6	3	7	14	8	14	8	18	17	17	21	19	13	13	11	6	6	2		2	215	84,8	14,20	16,79
RC_2F_1							1		4	3	4	1	2	5	2	2			3	1									28	78,0	10,60	13,60

TABELA 8 - Continuação

CRUZAMENTOS E GERAÇÕES	CENTRO DE CLASSE (cm)																TOTAL	\bar{x}	dp	CV(X)														
	45	48	51	54	57	60	63	66	69	72	75	78	81	84	87	90					93	96	99	102	105	108	111	114	117	120	123	126		
IPF55244 X IPF55245																																		
P ₁																4	4	13	9										31	92,9	3,03	3,26		
P ₂				1	3	6	13	4	1																				28	64,9	3,49	5,38		
F ₁										4	11	11	2																28	76,0	2,20	2,90		
F ₂				1	2	9	9	13	11	15	27	25	14	3	4	10	11	7	4	3	1								169	77,2	11,15	14,43		
IPF55244 X DB006																																		
P ₁																3	9	11	14										37	92,9	2,86	3,07		
P ₂							1	7	12	9	2																		31	72,5	2,77	3,81		
F ₁																1	1	3											5	91,0	2,92	3,20		
F ₂							4	6	4	14	25	28	31	28	29	16	14			4	6	3	1			1		214	88,4	8,40	9,50			
IPF55244 X DB010																																		
P ₁																2	1	7	9	11	6								36	93,8	3,91	4,17		
P ₂							1	3	6	8	5	2	4	1															30	75,9	5,14	6,77		
F ₁																		4	3	1									8	92,1	3,04	3,30		
F ₂							1	1	2	11	21	18	31	31	31	22	16	9		6	5	4						209	87,8	8,21	9,35			
RC ₁ F ₁												1	1	4	1					1									9	92,1	8,15	8,84		
RC ₂ F ₁							1		1	2	1	3	4		2	1													15	80,9	7,64	9,45		
IPF55244 X DB017																																		
P ₁																1	1	1	2	9	16	2	2						34	94,2	4,44	4,71		
P ₂																														17	57,2	3,07	5,34	
F ₁																														30	79,2	3,80	4,80	
F ₂																														2	161	79,8	13,57	17,01
RC ₁ F ₁																														28	89,3	10,93	12,24	
RC ₂ F ₁																														30	68,8	9,47	13,77	
IPF55244 X PF839197																																		
P ₁																														30	95,1	3,36	3,54	
P ₂																														33	69,8	3,60	5,16	
F ₁																														20	86,5	2,68	3,10	
F ₂																														1	198	84,6	13,97	16,50
RC ₂ F ₁																														19	80,6	8,85	10,98	

TABELA 9 - Teste de ajuste quiquadro para as proporções de número de plantas observadas e esperadas para o caráter estatura de planta, em dez cruzamentos envolvendo os genótipos de porte intermediário IPF55243 e IPF55244 e cinco genótipos de porte baixo de trigo. Fac. Agron. /UFRGS, Porto Alegre, 1989.

CRUZAMENTOS E GERAÇÕES	NÚMERO DE PLANTAS INFERIOR	NÚMERO DE PLANTAS INTERMEDIÁRIO	NÚMERO DE PLANTAS SUPERIOR	TOTAL	PROPORÇÃO ESPERADA	PROBABILIDADE (p)
IPF55243 X IPF55245						
F ₂	36	80	32	148	1:2:1	0,50-0,75
RC ₂ F ₁	2	5	2	9	1:1:0	0,10-0,25
IPF55243 X D8006						
F ₂	17	191	16	224	1:14:1	0,50-0,75
RC ₂ F ₂	8	21	0	29	1:3	0,50-0,75
IPF55243 X D8010						
F ₂	43	0	153	196	1:3	0,25-0,50
RC ₁ F ₁	2	0	20	22	0:1	0,50-0,75
RC ₂ F ₁	10	0	15	25	1:1	0,25-0,50
IPF55243 X D8017						
F ₂	36	73	39	148	1:2:1	0,25-0,50

TABELA 9 - Continuação

CRUZAMENTOS E GERAÇÕES	NÚMERO DE PLANTAS OBSERVADAS		PROPORÇÃO ESPERADA	PROBABILIDADE (p)		
	INFERIOR	SUPERIOR			TOTAL	
IPF5243 X PF839197						
F ₂	15	54-135	11	215	1:5:9:1	0,10-0,25
RC ₂ F ₁	1	14-13	0	28	0:1:1:0	0,75-0,90
IPF5244 X IPF5245						
F ₂	45	84	40	169	1:2:1	0,25-0,50
IPF5244 X D6006						
F ₂	14	165	15	214	1:14:1	0,10-0,25
IPF5244 X D8010						
F ₂	54	0	155	209	1:3	0,75-0,90
RC ₁ F ₁	1	0	8	9	0:1	0,50-0,75
RC ₂ F ₁	8	0	7	15	1:1	0,75-0,90
IPF5244 X D8017						
F ₂	43	83	35	161	1:2:1	0,50-0,75
RC ₁ F ₁	1	11	16	28	0:1:1	0,50-0,75
RC ₂ F ₁	16	14	0	30	1:1:0	0,50-0,75
IPF5244 X PF839197						
F ₂	11	56-119	12	197	1:5:9:1	0,50-0,75
RC ₂ F ₁	1	7-11	0	19	0:1:1:0	0,25-0,50

proporções de 3/4 superiores (>81cm) para 1/4 inferiores (\leq 81cm), plenamente compatíveis com as distribuições observadas nos retrocruzamentos (Tabela 9).

Com relação ao cruzamento IPF55243 x D8017, verificaram-se as proporções de 1/4 indivíduos superiores (>87cm): 2/4 intermediários (72 a 87cm): 1/4 inferiores (<72cm), com probabilidade entre 0,25 e 0,50 (Tabela 9).

As proporções observadas nos cruzamentos entre o genitor de porte intermediário, IPF55243, e os de porte baixo IPF55245, D8010 e D8017, fundamentam a hipótese da diferença de um só gene maior governando o caráter estatura de planta, entre o primeiro genitor e os demais.

No cruzamento IPF55243 x PF839197, os indivíduos da geração F₂ foram agrupados em quatro classes fenotípicas, ajustadas ($0,10 < p < 0,25$) às proporções de 1/16 superiores (>105cm): 9/16 intermediários superiores (81 a 105cm): 5/16 intermediários inferiores (63 a 78cm): 1/16 inferiores (<63cm), como mostrado nas Tabelas 8 e 9. Estes resultados revelam uma diferença de dois genes independentes entre os dois genitores, sendo o mesmo verdadeiro para o cruzamento com D8006.

Para o cruzamento IPF55244 x IPF55245, a geração F₂ mostrou uma adequação ao modelo de um gene maior de diferença entre os pais, com as proporções ajustadas ($0,25 < p < 0,50$) de 1/4 superiores (>84cm) para 2/4 intermediários (72 a 84cm) para 1/4 inferiores (<72cm) (Tabelas 8 e 9).

Com relação ao cruzamento entre IPF55244 e D8006, ficou evidenciada uma distribuição em três classes fenotípicas ($0,10 < p < 0,25$), com proporção de 1/16 indivíduos superiores ($>99\text{cm}$), 14/16 intermediários (78 a 99cm) e 1/16 inferiores ($<78\text{cm}$), sendo portanto, o modelo de dois genes independentes de diferença entre os pais consistente com os resultados (Tabela 9). Pode ser observado ainda uma expressiva frequência de indivíduos recombinantes, com valores fenotípicos superiores ao pai de maior estatura, indicando a presença de genes complementares para o aumento da expressão do caráter em ambos os pais (Tabela 8).

Quando cruzado com os genótipos D8010 e D8017, o genitor IPF55244 mostrou uma adequação ao modelo de apenas um gene de diferença com cada um destes genótipos de baixa estatura (Tabela 9). No primeiro cruzamento, IPF55244 X D8010, as proporções de 3/4 superiores ($>81\text{cm}$): 1/4 inferiores ($\leq 81\text{cm}$), com probabilidade de 0,75 a 0,90, foram confirmadas pelas distribuições dos retrocruzamentos. Por sua vez, no cruzamento IPF55244 X D8017 observou-se uma distribuição em três classes ($0,50 < p < 0,75$), com proporções de 1/4 superiores ($>87\text{cm}$): 2/4 intermediários (72 a 87cm): 1/4 inferiores ($<72\text{cm}$), também consistente com as distribuições verificadas nos retrocruzamentos (Tabela 9).

No cruzamento IPF55244 x PF839197, observou-se um ajuste ($0,50 < p < 0,75$) das proporções 1/16 indivíduos superiores ($>102\text{cm}$): 9/16 intermediários superiores (81 a

102cm):5/16 intermediários inferiores (63 a 78cm):1/16 inferiores (<63cm) (Tabela 9). Este resultado, corroborado pela geração RC_2F_1 , aponta a existência de pelo menos dois genes de diferença entre os pais.

Os resultados observados para os cruzamentos envolvendo IPF55243 e IPF55244 confirmam a hipótese dos genótipos apresentarem o mesmo gene para baixa estatura. Por outro lado, os cruzamentos envolvendo os genótipos IPF55245 e D8017 revelaram valores para a geração F_1 próximos da média dos pais, enquanto que nos cruzamentos envolvendo os genótipos D8006, D8010 e PF839197 a média da geração F_1 ficou mais próxima ao pai de maior estatura.

Os cruzamentos envolvendo os genótipos de porte intermediário e baixo mostraram diferenças de um ou dois genes dependendo do genótipo de baixa estatura envolvido.

4.2.5. Cruzamentos envolvendo genótipos de porte baixo

Os quatro genitores de porte baixo IPF55245, D8006, D8010 e D8017 foram cruzados entre si em cinco combinações, sendo as distribuições de frequências das gerações fixas e segregantes obtidas apresentadas na Tabela 10.

Na Tabela 11, pode ser observado um ajuste ($0,50 < p < 0,75$) das proporções 3/16 indivíduos superiores (>84cm): 12/16 intermediários (60 a 84cm):1/16 inferiores (<60cm) para o cruzamento entre D8006 e IPF55245. Estes

TABELA 10 Distribuição de frequências, média, desvio padrão e coeficiente de variação para o caráter estatura de planta, dos genitores (P₁ e P₂) e das gerações F₁, F₂, RC₁F₁ e RC₂F₁ de cinco cruzamentos envolvendo quatro genótipos de porte baixo de trigo. Fac. Agron./UFRGS, Porto Alegre, 1989.

CRUZAMENTOS E GERAÇÕES	CENTRO DE CLASSE (cm)											TOTAL	\bar{x}	dp	CV(%)													
	42	45	48	51	54	57	60	63	66	69	72					75	78	81	84	87	90	93	96	99	102	105	108	111
D8006 x IPF5245																												
P ₁									2	2	10	7	4												25	73,0	3,28	4,50
P ₂					2	2	10	11	3	2															30	64,7	3,23	5,00
F ₁								1	1	11	9	4													26	73,3	2,91	3,97
F ₂					2	5	12	10	21	22	20	30	22	19	10	14	5	6	14	4	1	1	1	2	237	74,8	12,30	16,45
D8006 X D8017																												
P ₁														2	10	13	4	1							30	71,2	2,59	3,64
P ₂					1	8	6	3	1																19	56,1	2,92	5,21
F ₁						1	1	5	9	3	4	2	1												26	67,5	4,66	7,20
F ₂					1	5	12	12	10	21	12	16	16	5	10	6	12	1	2	2	1			1	159	66,3	11,31	17,08
RC ₁ F ₁									1	2	3	2	1	1										10	71,3	6,57	9,21	
RC ₂ F ₁					1	1	1	1	1	1	3	3	1	1										14	66,1	8,05	12,19	
D8010 X D8006																												
P ₁																									17	76,7	3,92	5,11
P ₂														5	3	4	4	1							31	72,5	2,39	3,30
F ₁														1	6	12	12								13	76,8	4,06	5,28
F ₂														2	4	7	4	20	27	37	33	10	9	4	170	76,8	7,80	9,91
RC ₂ F ₁														1	2									23	76,6	7,62	9,95	
D8010 X D8017																												
P ₁																									35	76,9	4,19	5,45
P ₂																									21	58,6	5,00	8,55
F ₁																									2	65,0	5,66	8,70
F ₂																									200	67,6	11,76	17,40
RC ₂ F ₁																									22	72,5	10,56	14,56
IPF5245 X D8017																												
P ₁																									24	65,5	2,48	3,70
P ₂																									21	61,2	3,74	6,11
F ₁																									17	64,9	3,85	5,93
F ₂																									81	63,6	5,57	8,75

TABELA 11 Teste de ajuste quiquadro para as proporções do número de plantas observadas e esperadas para o caráter estatura de planta, em quatro cruzamentos envolvendo quatro genótipos de porte baixo de trigo. Fac. Agron. /UFRGS, Porto Alegre, 1989.

CRUZAMENTOS E GERAÇÕES	NÚMERO DE PLANTAS OBSERVADAS			PROPORÇÃO ESPERADA	PROBABILIDADE (P)	
	INFERIOR	INTERMEDIÁRIO	SUPERIOR			TOTAL
D8006 X IPF55245						
F ₂	19	173	45	237	1:12:3	0,50-0,75
D8006 X D8017						
F ₂	6	129	24	159	1:12:3	0,10-0,25
RC ₁ F ₁	0	8	2	10	0:3:1	0,10-0,25
RC ₂ F ₁	0	14	0	14	0:1:0	1,00
D8010 X D8006						
F ₂	14	149	16	179	1:14:1	0,10-0,25
RC ₂ F ₁	3	19	1	23	1:3:0	0,10-0,25
D8010 X D8017						
F ₂	142	0	58	200	3:1	0,10-0,25
RC ₁ F ₁	12	0	10	22	1:1	0,10-0,25

dados fundamentam a hipótese da existência de dois genes maiores governando o caráter, hipótese que pode ser confirmada pela segregação transgressiva verificada na geração F_2 . Os resultados indicam, portanto, a presença de fatores complementares para o caráter em ambos os genótipos.

No cruzamento entre D8006 e D8017, a distribuição de frequência foi muito semelhante àquela verificada no cruzamento anterior (Tabela 10), sugerindo, também, uma diferença entre os dois genótipos de dois genes maiores. As proporções de indivíduos observados nas três classes de estatura da geração F_2 ($0,10 < p < 0,25$) foram 3/16 superiores ($>78\text{cm}$): 12/16 intermediários (51 a 78cm): 1/16 inferiores ($<51\text{cm}$), sendo confirmadas pelos valores observados nos retrocruzamentos (Tabela 11).

Da mesma forma, o modelo de dois genes é sugerido pelas proporções observadas na geração F_2 para o cruzamento D8010 x D8006 ($0,10 < p < 0,25$). Estes resultados foram confirmados pela distribuição verificada na geração RC_2F_1 como pode ser observado na Tabela 11.

Por outro lado, as proporções observadas para o cruzamento entre D8010 e D8017 ($0,10 < p < 0,25$), com 1/4 indivíduos superiores ($>72\text{cm}$) e 3/4 inferiores ($\leq 72\text{cm}$), indicam o modelo de herança simples para o caráter quando estão envolvidos estes genótipos (Tabela 11). Estes resultados foram confirmados pelos retrocruzamentos, como pode ser observado nesta Tabela.

Por sua vez, no cruzamento IPF55245 x D8017, não ficaram evidentes diferenças com relação ao número de fatores que controlam o caráter entre os dois pais. Apesar da significativa diferença que apresentam com relação a estatura (Tabela 2), as distribuições de frequência revelaram terem estes genótipos os mesmos genes para a baixa estatura. Esta hipótese é fundamentada no não aparecimento de segregação transgressiva na geração F₂, além da variância relativamente baixa, resultados que podem ser observados nas Tabelas 10 e 11. Também confirmam esta hipótese, os resultados obtidos nos cruzamentos destes genótipos, IPF55245 e D8017, com os genótipos de porte intermediário e alto.

4.3. Efeitos gênicos e herdabilidade

Nos cruzamentos entre os genótipos de porte alto, IAC5, e intermediário, IPF55243 e IPF55244, foram verificados valores intermediários para a variância fenotípica e genotípica (Tabela 12). A variância ambiental foi baixa em ambos os cruzamentos, caracterizando alto valores para a herdabilidade no sentido amplo. Neste caso os valores foram iguais, uma vez que as variações nos valores da variância fenotípica e genotípica eram proporcionais (Tabela 12). Os efeitos de aditividade e dominância foram estimados pelo método proposto por MATHER & JINKS (1971), testado pelo teste de qui quadrado (Tabela

TABELA 12 - Variância fenotípica (VF), variância genética (VG), variância ambiental (VE) e herdabilidade no sentido amplo (h^2_a) para o caráter estatura de planta em 22 cruzamentos envolvendo oito genótipos de trigo. Fac. Agron./UFRGS, Porto Alegre, 1989.

CRUZAMENTOS	VF	VG	VE	h^2_a
IAC5 X IPF55243	143,83	120,62	23,21	0,84
IAC5 X IPF55244	109,83	92,46	17,37	0,84
IAC5 X IPF55245	184,24	161,82	22,42	0,88
IAC5 X D8006	249,70	231,41	18,29	0,93
IAC5 X D8010	182,15	164,67	17,48	0,90
IAC5 X D8017	324,88	300,57	23,81	0,93
IPF55243 X IPF55244	23,26	8,44	14,82	-
IPF55243 X IPF55245	93,53	79,68	13,85	0,85
IPF55243 X D8006	68,31	55,40	12,91	0,81
IPF55243 X D8010	73,23	58,16	15,07	0,79
IPF55243 X D8017	165,54	139,15	26,39	0,84
IPF55243 X PF839197	202,73	187,97	14,76	0,93
IPF55244 X IPF55245	124,22	116,06	8,16	0,93
IPF55244 X D8006	70,50	62,40	8,10	0,89
IPF55244 X D8010	67,47	51,95	15,52	0,77
IPF55244 X D8017	184,07	170,16	13,91	0,92
IPF55244 X PF839197	195,04	184,85	10,19	0,95
D8006 X IPF55245	151,24	141,40	9,84	0,93
D8006 X D8017	128,02	116,96	11,06	0,91
D8010 X D8006	57,55	46,24	11,31	0,80
D8010 X D8017	138,39	114,24	24,15	0,83
IPF55245 X D8017	31,01	20,16	10,85	-

13). Em ambos os cruzamentos, as estimativas foram muito semelhantes, ficando ressaltada a grande contribuição dos efeitos de aditividade para a variação genética. Nestes cruzamentos a estimativa qui quadrado para a adequação do modelo de três parâmetros foi significativa, o que sugere que sejam estimativas viesadas, uma vez que o número de genes em que diferiam os pais com relação ao caráter era igual à unidade.

Nos cruzamentos envolvendo o genótipo de porte alto e os de porte baixo foram observados os maiores valores para a variância fenotípica (Tabela 12), principalmente no cruzamento IAC5 x D8017. Nestes cruzamentos os valores da variância ambiental foram semelhantes e de baixa magnitude. Assim, a variância genética apresentou valores proporcionais aos da variância fenotípica, enquanto a herdabilidade no sentido amplo apresentou valores de elevada magnitude. Nos cruzamentos IAC5 X IPF55245 e IAC5 X D8017 o modelo aditivo-dominante (MATHER & JINKS, 1971) para a estimação dos efeitos gênicos mostrou-se adequado, observando-se evidente supremacia dos efeitos aditivos sobre os efeitos de dominância. Entretanto, o modelo não foi adequado para explicar a variação genética dos cruzamentos IAC5 x D8006 e IAC5 x D8010, como refletem os valores significativos de qui-quadrado (Tabela 13), revelando importante contribuição das interações epistáticas. Em ambos os cruzamentos as estimativas dos efeitos gênicos foram muito semelhantes e, embora deva-se

TABELA 13 - Efeitos gênicos e valor do qui-quadrado para o modelo de três parâmetros proposto por MATHER & JINKS (1971), para o caráter estatura de planta em 20 cruzamentos envolvendo oito genótipos de trigo. Fac. Agron./UFRGS. Porto Alegre, 1989.

CRUZAMENTOS	m	d	h	χ^2	GL
IAC5 X IPF55243	103,77±0,52	10,64±0,53	-1,19±1,34	11,90 **	1
IAC5 X IPF55244	103,29±0,54	10,28±0,57	2,68±0,92	6,58 *	1
IAC5 X IPF55245	90,26±0,65	25,18±0,66	2,44±1,13	0,28	1
IAC5 X D8006	94,36±0,51	22,59±0,52	12,02±1,02	10,03 *	3
IAC5 X D8010	94,89±0,52	20,03±0,51	12,61±1,98	4,55 *	1
IAC5 X D8017	89,55±0,63	27,71±0,64	8,32±1,12	5,48	2
IPF55243 X IPF55245	78,59±0,45	13,32±0,46	-5,17±1,06	0,14	1
IPF55243 X D8006	82,46±0,42	9,89±0,43	11,70±0,90	23,06 **	2
IPF55243 X D8010	86,16±0,46	8,79±0,47	6,58±1,11	4,06	3
IPF55243 X D8017	75,22±0,87	18,20±0,91	5,60±1,27	4,41 *	1
IPF55243 X PF839197	81,90±0,44	11,61±0,44	6,58±1,08	0,88	2
IPF55244 X IPF55245	78,89±0,42	14,03±0,43	-2,87±0,60	0,07	1
IPF55244 X D8006	82,86±0,34	10,19±0,34	9,79±1,01	2,97	1
IPF55244 X D8010	84,58±0,53	9,11±0,56	6,85±1,11	2,41	3
IPF55244 X D8017	76,05±0,51	18,57±0,52	3,70±0,87	5,02	3
IPF55244 X PF839197	82,51±0,43	12,57±0,44	4,11±0,74	1,37	2
D8006 X IPF55245	69,32±0,43	4,24±0,44	4,77±0,72	17,60 **	1
D8006 X D8017	63,78±0,40	7,45±0,41	4,30±0,96	4,52	3
D8010 X D8017	74,74±0,50	2,17±0,51	3,04±1,07	1,88	2
D8010 X D8017	67,78±0,64	9,16±0,64	-0,57±1,87	0,38	2

*, ** Significativo ao nível de 5% e 1%, respectivamente.

considerar a epistasia, os efeitos de dominância foram os mais elevados de todos os cruzamentos estudados, com grande magnitude em relação à aditividade. Em todos os cruzamentos entre o genótipo alto e os de porte intermediário os efeitos de aditividade apresentaram valores negativos, enquanto observou-se o contrário em relação à dominância.

Por sua vez, o cruzamento entre os genótipos de porte intermediário IPF55243 e IPF55244 apresentaram o mais baixo valor para a variância fenotípica, indicando uma identidade genética em relação ao caráter (Tabela 12).

Com relação aos cruzamentos envolvendo genótipos de porte intermediário, IPF55243 e IPF55244, observou-se um comportamento similar com relação aos valores de variância fenotípica, genotípica e herdabilidade (Tabela 12), quando cruzados com cada um dos genótipos de porte baixo. Os maiores valores de variância fenotípica e genotípica foram observados nos cruzamentos de IPF55243 e IPF55244 com D8017 e PF839197. Da mesma forma que nos grupos de cruzamentos anteriores, os valores verificados para a variância ambiental foram poucos expressivos e semelhantes, caracterizando uma ampla contribuição genética na variância fenotípica, e portanto, altos valores para a herdabilidade no sentido amplo. IPF55243 e IPF55244 quando cruzados com os genótipos de porte baixo apresentaram valores também semelhantes, em cada cruzamento, para as estimativas dos efeitos gênicos (Tabela 13). Nos cruzamentos entre IPF55243 e IPF55244 e os genótipos D8006 e D8010 os resultados para

aditividade e dominância foram próximos, em relação aos demais cruzamentos, sendo negativos no primeiro caso e positivo no segundo. Há que se considerar, entretanto, a estimativa significativa de qui-quadrado no cruzamento IPF55243 X D8006. Nos demais cruzamentos do grupo, os efeitos de aditividade foram bastante superiores aos de dominância, ressaltando-se, também, a não adequação do modelo de três parâmetros para o cruzamento IPF55243 X D8017 (Tabela 13).

Finalmente, no grupo de cruzamentos entre genótipos de porte baixo foram verificados valores baixos para a variância fenotípica para D8010 X D8006 e IPF55245 x D8017. O resultado referente a este último cruzamento sugere a identidade genética dos pais com relação ao caráter (Tabela 12). Nos demais cruzamentos, foram observados valores intermediários para a variância fenotípica. Por outro lado, em todos os cruzamentos do grupo a variância ambiental foi pouco expressiva, resultando em valores altos para a herdabilidade (Tabela 12). A presença de efeitos epistáticos foi constatada no cruzamento entre D8006 e IPF55245, como resultado do valor altamente significativo do teste qui-quadrado para o modelo aditivo-dominante (MATHER & JINKS, 1971), registrado na Tabela 13. Nos demais cruzamentos o modelo foi adequado para explicar a variação genética. No cruzamento D8010 x D8017 praticamente toda a variação genética foi atribuída os efeitos aditivos, que apresentaram um valor intermediário. Os demais apresentaram

valores muito baixos para aditividade e dominância, particularmente o cruzamento D8010 x D8006, sendo os valores dos dois efeitos bastante próximos (Tabela 13).

Os efeitos de dominância foram sempre positivos, exceto para os cruzamentos IPF55243 x IPF55245 e IPF55244 X IPF55245, indicando a dominância para o pai maior como regra geral (Tabela 13). Nos cruzamentos IAC5 X IPF55243 e D8010 x D8017 as estimativas de dominância não foram significantes.

4.4. Heterose, depressão endogâmica e grau de dominância

Foram observados valores baixos para a heterose e depressão endogâmica para os cruzamentos entre o genótipo de porte alto e os de porte intermediário (Tabela 14). Da mesma forma, os valores do grau de dominância foram pouco expressivos neste grupo de cruzamentos, principalmente para a geração F_1 . Para o grupo de cruzamentos entre o genótipo IAC5, de porte alto, e os genótipos de porte baixo. Foram verificados valores intermediários para a heterose nas gerações F_1 e F_2 , exceto no cruzamento IAC5 X IPF55245, onde os valores foram baixos (Tabela 14). Também os resultados de depressão endogâmica e grau de dominância foram pouco expressivos, destacando-se o grau de dominância para a geração F_1 do cruzamento entre IAC5 e D8006 (Tabela 14). No cruzamento entre os genótipos de porte

TABELA 14 - Heterose na geração F₁ (HET1), heterose na geração F₂ (HET), depressão endogâmica (DE), grau de dominância na geração F₁ (d₁), grau de dominância na geração F₂ (d₂) e número mínimo de fatores efetivos (N₁) e (N₂) segundo os métodos propostos por WRIGHT (1968) e (1921), respectivamente, e (N₃), segundo o método proposto por WENG (1966), para o caráter estatura de planta em 22 cruzamentos envolvendo oito genótipos de trigo. Fac. Agron./UFRGS, Porto Alegre, 1989.

CRUZAMENTOS	HET1	HET2	DE	d ₁	d ₂	N ₁	N ₂	N ₃
IAC5 X IPF55243	1,08	-3,56	4,59	0,07	-0,34	0,64	0,96	0,65
IAG5 X IPF55244	2,29	3,36	-1,05	0,23	0,34	0,56	0,84	0,58
IAC5 X IPF55245	2,60	2,00	0,58	0,09	0,07	1,93	2,89	1,94
IAC5 X D8006	12,06	9,04	2,70	0,50	0,38	1,13	1,69	1,27
IAC5 X D8010	-	7,47	-	-	0,36	-	-	-
IAC5 X D8017	9,02	6,28	2,51	0,29	0,20	1,29	1,93	1,34
IPF55243 X IPF55244	0,52	-1,38	1,89	0,37	-0,50	1,16	0,24	0,17
IPF55243 X IPF55245	-6,36	-3,65	-2,89	-0,37	-0,21	1,24	1,85	1,32
IPF55243 X D8006	13,56	9,29	3,76	1,17	0,80	0,92	1,38	1,55
IPF55243 X D8010	7,20	4,52	2,49	0,69	0,43	0,98	1,48	1,22
IPF55243 X D8017	7,68	7,32	0,34	0,31	0,29	1,23	1,84	1,28

TABELA 14 - Continuação

CRUZAMENTOS	HET1	HET2	DE	d1	d2	N1	N2	N3
IPF55243 X PF839197	8,46	3,54	4,54	0,60	0,24	0,37	0,55	0,45
IPF55244 X IPF55245	-3,65	-2,13	-1,59	-0,21	-0,12	0,82	1,24	0,84
IPF55244 X D8006	9,97	6,83	2,86	0,81	0,56	0,84	1,26	1,11
IPF55244 X D8010	8,62	3,58	4,64	0,82	0,33	0,69	1,03	0,92
IPF55244 X D8017	4,61	5,31	-0,67	0,19	0,22	1,01	1,51	1,03
IPF55244 X PF839197	4,92	2,68	2,14	0,32	0,17	0,42	0,64	0,45
D8006 X IPF55245	6,46	8,57	-1,98	1,06	1,41	0,06	0,09	0,10
D8006 X D8017	6,00	4,10	1,79	0,51	0,35	2,27	0,41	0,31
D8010 X D8006	3,01	2,60	0,40	1,07	0,90	0,05	0,08	0,08
D8010 X D8017	-4,03	-0,16	-4,03	-0,30	-0,02	0,39	0,59	0,41
IPF55245 X D8017	2,53	0,46	2,02	0,74	0,13	0,14	0,22	0,18

intermediário, IPF55243 e IPF55244, os valores de heterose, depressão endogâmica e grau de dominância observados foram de baixa magnitude (Tabela 14). Por sua vez, para o grupo de cruzamentos entre estes genótipos e aqueles de porte baixo os resultados mostraram valores diversificados. Nos cruzamentos com IPF55245 foram verificados valores negativos e de pequena magnitude para a heterose, refletindo a superioridade da média dos pais em relação a média das gerações F_1 e F_2 , da mesma forma que os valores negativos da depressão endogâmica indicaram a superioridade da geração F_1 sobre F_2 . Ainda, o grau de dominância foi negativo nestes cruzamentos, refletindo a dominância incompleta para o pai mais baixo (Tabela 14). Nos demais cruzamentos deste grupo a heterose apresentou valores intermediários, destacando-se aqueles obtidos nos cruzamentos com o genótipo D8006. Com relação à depressão endogâmica, além dos resultados verificados para IPF55243 X IPF55245 e IPF55244 X IPF55245, foram pouco expressivos. Para o grau de dominância, os maiores valores foram observados nos cruzamentos com os genótipos D8006 e D8010, apontando a existência de sobredominância no cruzamento IPF55243 x D8006. (Tabela 14). Para os cruzamentos dos genótipos de porte baixo entre si, os valores mais expressivos de heterose, ainda que de magnitude intermediária, foram verificados no cruzamento D8006 x IPF55245 (Tabela 14). Em todos os cruzamentos deste grupo, os valores da depressão endogâmica foram muito baixos.

Dominância completa foi observada nos cruzamentos D8006 x IPF55245 e D8010 x D8006 (Tabela 14), com baixos valores para D8010 x D8017 e intermediários para os demais cruzamentos.

Os valores obtidos para a heterose na geração F_1 apresentaram valores entre -6,36 e 13,56 (Tabela 14), sendo pouco expressivos na maioria dos cruzamentos. Os maiores valores foram observados quando do cruzamento do genótipo D8006 com os genótipos de porte alto e intermediários. Os valores obtidos para a geração F_2 , que variaram de -3,65 até 9,04, foram, na maioria dos cruzamentos, menores que os observados na geração F_1 , indicando que esta geração expressa constituições genéticas para estatura mais reduzida. Os mais altos valores seguiram a tendência observada na geração F_1 , além do resultado observado para o cruzamento D8006 x IPF55245.

Os dados da Tabela 14 revelam valores pouco expressivos com relação à depressão endogâmica, refletindo os valores muito semelhantes obtidos para as gerações F_1 e F_2 .

Com relação ao grau de dominância em sua maioria os resultados foram positivos, indicando que a dominância para o pai mais alto era a regra geral. Ainda, os valores observados para a geração F_1 foram, em sua maioria, superiores àqueles verificados para a geração F_2 , sugerindo a participação pouco expressiva de outros efeitos gênicos além daqueles de aditividade e dominância (Tabela 14).

4.5. Número mínimo de fatores efetivos

O número mínimo de fatores efetivos foi estimado por três métodos distintos (Tabela 14). Nos cruzamentos envolvendo o genótipo de porte alto, IAC5, e os genótipos de porte médio e baixo, o método desenvolvido por WRIGHT (1921) apresentou estimativas coerentes com aquelas obtidas a partir da análise das distribuições de frequências (Tabela 6). Por outro lado, no cruzamento entre os genitores de porte médio, IPF55243 e IPF55244, os valores próximos à zero obtidos pelos métodos de WRIGHT (1921) e de WENG (1966) foram consistentes com o resultado verificado pela análise da distribuição de frequências das gerações deste cruzamento (Tabela 7). Com relação aos cruzamentos envolvendo os genótipos de porte médio e os genótipos de porte baixo, o método proposto por WENG (1966) para estimação do número mínimo de fatores efetivos mostrou maior consistência com os resultados verificados na análise das distribuições de frequências (Tabela 8). Entretanto, os métodos utilizados para a estimativas do número máximo de fatores efetivos mostraram grandes discrepâncias com os resultados obtidos pela análise das distribuições de frequências dos cruzamentos entre os genótipos de porte baixo (Tabela 10).

5. DISCUSSAO

A exemplo de qualquer outra característica, a manipulação da estatura da planta tem como pressuposto o conhecimento das bases genéticas envolvidas no seu controle. Neste sentido, numerosos têm sido os trabalhos realizados com o objetivo de compreender como a estatura de planta é herdada em trigo. Resultados diferentes têm sido apontados, principalmente em função da metodologia utilizada pelos diversos autores, que por sua vez reflete a maior ou menor complexidade que é atribuída ao tema.

Neste trabalho, o estudo da estatura da planta em trigo baseou-se na análise de 22 cruzamentos realizados a partir de oito genótipos, sendo que sete deles são utilizados como fontes de genes para reduzida estatura. A variabilidade entre os genitores utilizados é bastante significativa, como pode ser constatado pela diferença verificada entre as médias em todos os cruzamentos (Tabela 2). Tendo em conta a grande variabilidade da estatura dos genitores e ainda a ocorrência de indivíduos recombinantes a partir de cruzamentos de genitores com semelhante estatura, ficou evidenciada a existência de grande variabilidade genética nos genótipos utilizados. Esta hipótese é também consistente quando se analisa a diversidade da genealogia destes materiais. Grande

diversidade, caracterizada pela presença de alelos múltiplos, é relatada nos trabalhos realizados por ROMERO e FREY (1972), DOTTO (1976) e FEDERIZZI e CARVALHO (1980). O teste de multialelismo, fundamental para detectar variabilidade entre genótipos de estatura semelhante, freqüentemente não tem sido realizado, restringindo-se alguns estudos a cruzamentos entre genótipos de porte alto e baixo. A detecção da variabilidade em função da presença de alelos múltiplos é de extrema importância para o manuseio do caráter em programas de melhoramento de trigo, na medida em que oferece ao pesquisador oportunidade de escolha do genótipo a utilizar, considerando-se uma possível interação com outras características da planta.

Com relação às demais análises realizadas neste trabalho, os genótipos foram divididos em três grupos de estatura: alto, IAC5, intermediários, IPF55243 e IPF55244, e baixos, os demais, embora apresentassem estaturas significativamente diferentes.

No primeiro grupo de cruzamentos, envolvendo o genitor de porte alto, IAC5, e os de porte médio, IPF55243 e IPF55244, constatou-se, através da análise das distribuições de frequências (Tabelas 3 e 4), a presença de apenas um gene maior controlando o caráter. Embora não houvessem retrocruzamentos para sustentar esta hipótese, este resultado é consistente com a estimativa obtida matematicamente pelo método de WRIGHT (1921). Entretanto, as proporções de $3/4$ de indivíduos superiores para $1/4$

inferiores observadas na geração F_2 são pouco consistentes com o grau de dominância pouco expressivo, verificado nas gerações F_1 e F_2 . Estes dados, reforçados pelos baixos valores encontrados para a heterose nas gerações F_1 e F_2 e para a depressão endogâmica, sugerem que os efeitos de aditividade devessem predominar nestes cruzamentos. Esta hipótese também foi confirmada pelos valores encontrados para as estimativas obtidas pelo ajuste do modelo aditivo-dominante de MATHER & JINKS (1971) (Tabela 13).

Os valores obtidos para as estimativas dos efeitos de aditividade e dominância pelo método dos três parâmetros devem ser observados com cautela, tendo em vista que o valor significativo de qui quadrado, apesar da presença de apenas um gene maior controlando o caráter, indica que estas estimativas possam estar viesadas.

Nos cruzamentos envolvendo o genótipo de porte alto IAC5, e os de porte baixo, IPF55245, D8006, D8010 e D8017, pelo menos dois genes maiores de diferença entre os pais foram detectados a partir da análise das distribuições de frequências (Tabela 5). Para este conjunto de cruzamentos, o método matemático de estimativa do número de genes que mais se aproximam daquela obtida anteriormente foi o proposto por WRIGHT (1921). Dos quatro cruzamentos, IAC5 x IPF55245 e IAC5 x D8017 apresentaram um comportamento bastante similar, o que sugere a identidade genética dos dois genitores de porte baixo. Em ambos os cruzamentos os efeitos de aditividade foram os que mais contribuíram para

a variação genética, fato verificado pela estimativa obtida pelo método dos três parâmetros de MATHER & JINKS (1971), o que concorda com os baixos valores observados para o grau de dominância nas gerações F_1 e F_2 e também os baixos valores de heterose e depressão endogâmica, embora tenham sido relativamente maiores no cruzamento IAC5 x D8017. Nestes cruzamentos, os efeitos de interação não foram significativos, o que está de acordo com a redução verificada da geração F_1 para F_2 com relação ao grau de dominância. Por sua vez, nos cruzamentos IAC5 x D8006 e IAC5 x D8010 as interações não alélicas foram importantes fontes de variação genética, como refletem os valores significativos de qui quadrado para o modelo de três parâmetros (MATHER & JINKS, 1971). Este resultado dá suporte às proporções observadas de 15/16 indivíduos superiores para 1/16 inferiores para a geração F_2 destes cruzamentos (Tabela 6). No cruzamento entre IAC5 e D8006, o efeito de epistasia parece estar associado ao segundo genitor, uma vez que a interação epistática ocorreu na maioria dos cruzamentos que envolviam este genótipo. O efeito de epistasia foi verificado em vários outros estudos de herança do caráter que utilizaram os mais diversos germoplasmas, como em JOHNSON (1953), FICK & QUALSET (1973a), DOTTO (1976) e FEDERIZZI & CARVALHO (1980). Em ambos os cruzamentos, IAC5 X D8006 e IAC5 X D8010, foram registrados indivíduos com estatura superior à do pai mais alto, que contribuíram para a obtenção de valores

relativamente altos para heterose, principalmente na geração F_1 .

O cruzamento entre os genótipos IPF55243 e IPF55244 revelou não haver diferença genética entre os pais, uma vez que não houve segregação aparente na geração F_2 , que apresentou uma distribuição muito próxima da normal. Este resultado era inesperado, já que os dois genótipos são tidos como fontes alternativas de genes para a redução da estatura, e sua confirmação mediante estudos complementares poderia trazer sérias complicações para trabalhos em andamento com estes materiais. Embora a diferença entre as médias tenha sido estatisticamente significativa (Tabela 2), é possível que este resultado seja um artifício matemático e não uma diferença biológica, principalmente em função do elevado número de observações. A hipótese é também sustentada pelas estimativas do número mínimo de fatores efetivos obtidas pelos métodos propostos por WRIGHT (1921) e por WENG (1966), e reforçada pelo valor muito baixo observado para a variância fenotípica, e o coeficiente de variação para a distribuição de frequências da geração F_2 , praticamente igual ao das gerações fixas. Outra evidência desta hipótese é a contribuição da variância genética para a variância fenotípica, representando apenas um terço do seu valor (Tabela 12). Além disso, a identidade genética destes genótipos é sugerida pelo comportamento similar que apresentaram quando cruzados com os genótipos de porte alto e baixo, tanto em

relação às distribuições de frequências como em relação aos demais parâmetros estimados neste trabalho.

No grupo de cruzamentos envolvendo genótipos de porte médio e baixo observou-se uma grande variação de resultados.

Nos cruzamentos IPF55243 x IPF55245 e IPF55244 x IPF55245 ficou evidente a diferença de apenas um gene maior entre os pais a partir do ajuste de 1:2:1 dos indivíduos da geração F_2 , respectivamente para as classes de estatura alta, intermediária e baixa. As estimativas do número de genes obtidas pelos métodos matemáticos foram bastante próximas deste resultado, exceto aquela obtida pelo método proposto por WRIGHT (1921) no primeiro cruzamento. As proporções observadas na geração F_2 , que pressupõem a aditividade como principal efeito dos genes envolvidos, são consistentes com os baixos valores observados para heterose e depressão endogâmica e para o grau de dominância nas gerações F_1 e F_2 . A hipótese é ainda corroborada pelos valores observados na Tabela 13, onde o efeito de aditividade constitui a maior fonte de variação genética, tendo os efeitos de epistasia sido insignificantes, como revelam os valores obtidos para a estatística qui quadrado. Nos cruzamentos entre os genótipos de porte médio, IPF55243 e IPF55244, com o genótipo D8006, de baixa estatura, os resultados foram discrepantes com a hipótese de identidade genética dos dois primeiros genitores com relação à presença de interações epistáticas. Uma possível causa

desta discrepância foi o número excessivamente reduzido de indivíduos na geração F_1 do segundo cruzamento, insuficiente para gerar estimativas não viesadas desta população. Entretanto, a distribuição da geração F_2 foi muito semelhante em ambos os cruzamentos, e sugeriu a presença de dois genes maiores controlando o caráter, pelo ajuste das proporções de 1:14:1 dos indivíduos nas classes superior, intermediária e inferior, respectivamente. Esta hipótese é confirmada pelo aparecimento de indivíduos recombinantes superiores, bem como pela distribuição dos indivíduos da geração RC_2F_1 . Entretanto, as estimativas para o número de fatores efetivos pelos métodos utilizados mostrou valores subestimados. Possivelmente, estes resultados tenham sido obtidos em função da presença dos efeitos epistáticos, verificados no primeiro cruzamento, como indica o valor significativo de chi quadrado para o modelo aditivo-dominante. Embora a epistasia tenha sido observada no primeiro cruzamento pode-se atribuir aos desvios de dominância uma importante parcela da variação genética, como pode ser constatado pelos valores de heterose e grau de dominância em ambos os cruzamentos. A adequação do modelo de três parâmetros (MATHER & JINKS, 1971) no segundo cruzamento pode ser atribuído ao reduzido número de observações na geração F_1 , como já comentado anteriormente. Nos cruzamentos envolvendo os genótipos de estatura intermediária e o de porte baixo D8010, a análise da distribuição de frequência revelou um ajustamento de 3/4

dos indivíduos para a classe de estatura superior e $1/4$ para a superior, o que foi confirmado pelos retrocruzamentos. Estas proporções sugerem a presença de um só gene maior governando o caráter. Este ajustamento pressupõe, ainda, uma expressiva contribuição dos desvios de dominância para a variação genética, o que pode ser verificado pelos valores de heterose e do grau de dominância (Tabela 14), e que são consistentes com as estimativas obtidas pelo método de MATHER & JINKS (1971). Entretanto os valores observados para os efeitos de aditividade ainda são os mais expressivos, enquanto os de epistasia não foram significativos. Com relação ao número mínimo de fatores efetivos houve, de maneira geral, um bom ajustamento àqueles obtidos através da distribuição de freqüências. Um gene apenas de diferença entre os pais é também a hipótese mais adequada para os cruzamentos entre IPF55243 e IPF55244 e o genótipo D8017. As distribuições de freqüências das gerações F_2 e dos retrocruzamentos dão suporte a esta hipótese, que é também consistente com os baixos valores verificados com relação ao grau de dominância. As estimativas obtidas pelos métodos propostos por WRIGHT (1968) e WENG (1966) são também bastante consistentes com esta hipótese. No cruzamento IPF55243 X D8017, a significância da estatística qui quadrado embora de magnitude inferior à observada no cruzamento IPF55244 X D8017, não significativa, pode estar ligada ao menor número de graus de liberdade deste primeiro cruzamento, haja vista

os valores muito semelhantes para as estimativas da média, aditividade e dominância no modelo de MATHER & JINKS (1971). O ajuste das proporções fenotípicas observadas na geração F_2 também sugerem a inexpressividade dos efeitos epistáticos neste cruzamento. Com relação aos cruzamentos IPF55243 X PF839197 e IPF55244 X PF839197, as distribuições de frequências revelaram um modelo digênico da herança do caráter, com ajuste das proporções 1:9:5:1 de indivíduos nas classes de estatura alta, intermediária-alta, intermediária-baixa e baixa, o que foi confirmado pelos retrocruzamentos. Esta hipótese foi também confirmada pela presença de indivíduos transgressivos, caracterizando o arranjo complementar para os genes para reduzida estatura em ambos os pais. Os valores não significativos da estimativa qui quadrado para o modelo aditivo-dominante revelou a não contribuição dos efeitos de interação entre os distintos locos para a variação genética. Os valores relativamente expressivos do grau de dominância e de heterose observados no primeiro cruzamento refletem as proporções fenotípicas observadas na geração F_2 . Embora a hipótese da presença do mesmo gene para a redução da estatura nos genitores IPF55243 e IPF55244, os valores observados para as estimativas de heterose, depressão endogâmica, grau de dominância e efeito de dominância foram inferiores no cruzamento com o segundo pai. Em ambos os cruzamentos a estimativa do número de gene envolvidos através de métodos matemáticos ficou muito aquém da

hipótese formulada anteriormente. Este resultado é consequência do valor extremamente alto da variância genética destes cruzamentos em relação aos demais (Tabela 12), que teve como possível origem a grande dissimilaridade genética entre os genitores.

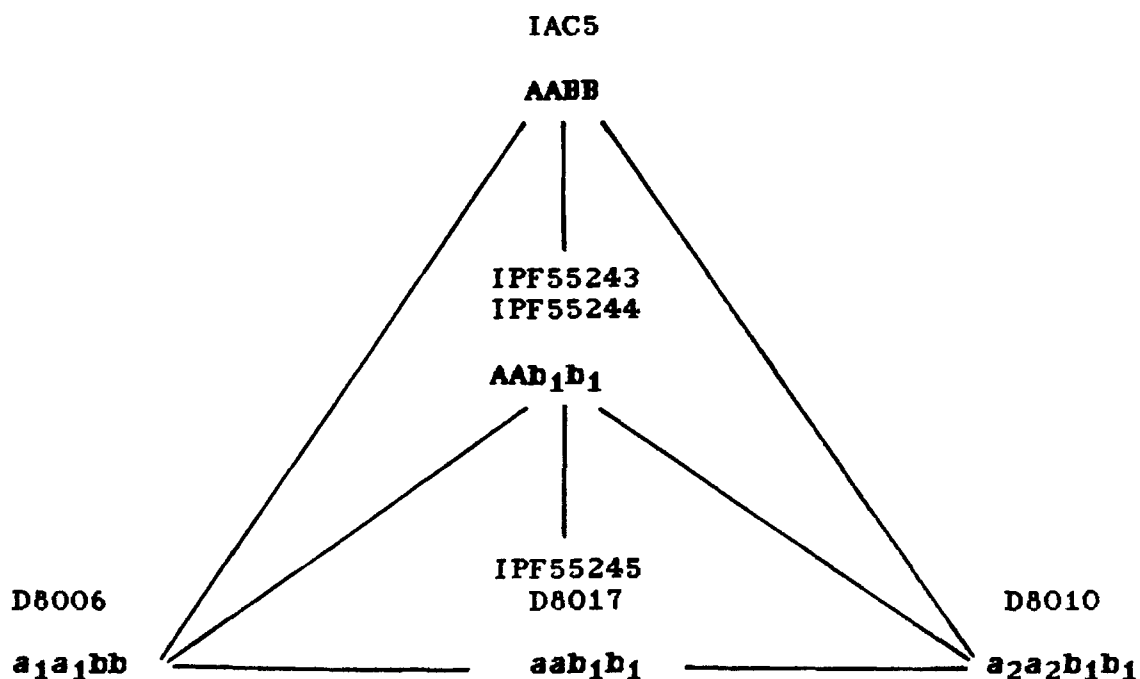
O último grupo de cruzamentos, envolvendo os genótipos de porte baixo, revelou valores altos para a variância genética em três deles, não obstante a sua estatura ser muito semelhante. Esta observação foi comprovada pelas segregações transgressivas verificadas nos cruzamentos onde a variância foi expressiva. Nos cruzamentos D8006 x IPF55245, D8006 x D8017 e D8010 X D8006, o caráter é governado pelo menos por dois genes maiores, como indicou a análise das distribuições de frequência das suas gerações segregantes. Entretanto, as estimativas obtidas pelos métodos matemáticos utilizados foram extremamente baixas, com exceção daquela verificada pelo método proposto por VOIGT (1966), no segundo cruzamento. Estes resultados são possivelmente, reflexo da grande variância genética observada e/ou da diferença estreita de estatura dos pais, uma vez que estes fatores entram, respectivamente, de forma inversa e diretamente proporcional nas equações apresentadas. No primeiro cruzamento houve expressiva contribuição dos efeitos de epistasia para a variância genética, fato verificado pelo valor significativo de χ^2 para o modelo aditivo-dominante (Tabela 13), e confirmado pelo valor bastante superior do

grau de dominância da geração F_2 em relação à F_1 (Tabela 14). Por sua vez, nos cruzamentos D8006 X D8017 e D8010 X D8006, os efeitos de dominância e aditividade foram semelhantes, sendo que no segundo a dominância foi completa (Tabela 13). No cruzamento D8010 x D8017 a análise das gerações segregantes revelou a existência de apenas um gene maior de diferença entre os pais. Entretanto, as proporções observados na geração F_2 , de 3:1 indivíduos nas classes superior e inferior, respectivamente (Tabela 10), não são consistentes com os baixos valores obtidos para o grau de dominância (Tabela 14) e para o efeito de dominância (Tabela 13). O reduzido número de indivíduos na geração F_1 é uma possível causa da obtenção de estimativas viesadas destes parâmetros. Por outro lado, este fato não teria influência na estimativa do grau de dominância da geração F_2 , que foi extremamente baixa, o que poderia sugerir uma proporção distinta daquela mencionada. Dúvidas desta natureza podem surgir quando os pais tem estatura muito similar e principalmente, quando há sobreposição na distribuição das classes de estatura, gerando distribuições aproximadamente normais na geração F_2 . Para o caráter estatura de planta esta situação pode ser agravada pela contribuição dos genes menores, mascarando a verdadeira contribuição dos genes maiores nas classes mendelianas.

Finalmente, no cruzamento entre os genótipos IPF55245 x D8017 ficou evidenciada a presença do mesmo gene para a reduzida estatura em ambos os pais. Esta hipótese é

fundamentada na distribuição da geração F_2 que não apresentou indivíduos segregantes, bem como nos baixos valores das variâncias fenotípica e genotípica (Tabela 12). Embora a diferença entre os pais tenha sido significativa (Tabela 2), esta diferença pode ser atribuída a interação do genes com pequeno efeito no caráter, como sugere JOHNSON (1953). A hipótese é também sustentada pelos valores obtidos pelos métodos matemáticos, conforme a Tabela 14.

A análise conjunta dos cruzamentos realizados permitiu a formulação da seguinte hipótese sobre os genes presentes em cada um dos genótipos envolvidos, com relação à estatura de planta:



O genótipo PF839197 não teve a sua constituição

genética definida nesta proposta uma vez que foi cruzado somente com os genótipos de porte intermediário, podendo ser $aabb$, a_1a_1bb ou a_2a_2bb . O seu cruzamento com os genitores de porte baixo seria fundamental para tal definição.

A hipótese assim formulada confirma a grande variabilidade genética atribuída, no início deste capítulo, ao material estudado. Assim, mesmo considerando-se a identidade genética entre os genitores IPF55243 e IPF55244 e, ainda, entre IPF55245 e D8017, haveriam, pelo menos, cinco alelos diferentes para a redução da estatura da planta, para cinco genótipos utilizados. DOTTO (1976) e FEDERIZZI & CARVALHO (1980), encontraram semelhantes variabilidade utilizando nos seus estudos outros genótipos. Os resultados encontrados por estes autores e aqueles observados neste trabalho contrapõem-se à visão simplista que alguns pesquisadores atribuem à herança do caráter, reduzindo o fenômeno redução da estatura da planta em trigo ao efeito simples de dois genes denominados Rht_1 e Rht_2 . Uma das possíveis causas destes resultados conflitantes parece ser a baixa frequência dos testes de alelismo entre as diversas fontes de reduzida estatura, realizados por alguns autores. Neste sentido, é possível que diferentes genes estejam sendo utilizados em alguns genótipos de trigo, e tomados como sendo um dos genes acima mencionados. A partir destes resultados fica evidente a ampla oportunidade de escolha por parte dos melhoristas de

materiais a utilizar na manipulação do caráter, fato que justificaria maior empenho na obtenção de variedades de porte baixo.

Como sugerem os resultados apresentados na Tabela 12, a redução da estatura da planta pode apresentar ganhos significativos por geração, em função da alta herdabilidade apresentada nos cruzamentos estudados. Estes valores concordam com aqueles encontrados por ALLAN et alii (1961), MERKLE & ATKINS (1964), DOTTO (1976) e FEDERIZZI & CARVALHO (1980). Apesar destes valores expressarem a herdabilidade no sentido amplo, tem a herdabilidade no sentido restrito o seu principal componente, haja vista que os efeitos de aditividade foram os mais expressivos na maioria dos cruzamentos, suposição que concordaria com os valores obtidos principalmente pelo último autor. Os dados de herdabilidade revelam, ainda, uma baixa contribuição do ambiente para a variação fenotípica, tornando a variância fenotípica diretamente proporcional à genotípica. Os efeitos de aditividade foram os que mais contribuíram para a variação genética na maioria dos cruzamentos. Os efeitos de dominância tiveram importante contribuição em alguns cruzamentos, principalmente quando foi constatada significativa interação epistática. Vários trabalhos têm detectado a aditividade como principal componente da variação genética (POWEL & SCHLEHUBER, 1967; CHAPMAN & McNEAL, 1971, FICK & QUALSET, 1973a), sendo também muito frequentes aqueles que apontam também a dominância como

importante fonte de variação, a partir das estimativas obtidas pelo método de MATHER & JINKS (1971) (ALLAN et alii, 1968; HALLORAN, 1975; DOTTO, 1978 e FEDERIZZI & CARVALHO, 1980). Os efeitos de dominância, tiveram valores positivos em quase todos os cruzamentos, sugerindo a dominância do genótipo de maior estatura como regra geral. Estes resultados são consistentes com os valores observados para as estimativas do grau de dominância. Os valores positivos destas estimativas refletem a superioridade da geração F_1 e, em menor grau, de geração F_2 em relação à média dos pais. Os maiores valores do grau da dominância estavam ligados aos genótipos D8006 e D8010, sendo que em relação ao primeiro, estes valores ocorrem naqueles cruzamentos onde também foram verificados efeitos de epistasia. Apesar destes efeitos não terem sido decompostos nos seus três componentes, estes resultados sugerem uma ampla contribuição da dominância. A utilização, pois, deste genótipos para a redução da estatura poderia trazer problemas com relação à seleção em geração segregantes precoces.

Os valores encontrados para a heterose foram baixos, em sua maioria, ficando os resultados mais significativos por conta dos cruzamentos envolvendo o genótipo D8006 com IAC5 e IPF55243. Os valores observados confirmam, mais uma vez, a predominância dos valores de aditividade na herança do caráter. Indicam, assim, o potencial da manipulação da característica em programas

visando a obtenção de trigos híbridos, bastando que um dos pais tenha porte suficientemente baixo para gerar uma F_1 com uma média de estatura desejada. Na geração F_2 , os valores são, normalmente, menores, indicando uma menor estatura desta geração em relação à F_1 .

Com relação à depressão endogâmica, os resultados mostraram valores pouco expressivos refletindo a estreita diferença de estatura entre as médias das gerações F_1 e F_2 .

Por sua vez, os valores verificados para o grau de dominância (Tabela 14) foram, em sua maioria, baixos e superiores na geração F_1 , o que confirma os efeitos de aditividade como os que mais contribuíram para a variação genética. Dominância completa foi observada principalmente quando estava envolvido o genótipo D8006, o que reflete uma possível dificuldade na seleção de populações segregantes de cruzamentos com este genótipo.

Com relação ao número mínimo de fatores efetivos estimado pelos métodos propostos, os resultados apontaram consistência com as estimativas obtidas pela análise mendeliana das distribuições de frequências. Entretanto, esta concordância não foi verificada para os três métodos simultaneamente. Pelo contrário, em cada grupo de cruzamentos houve um ou dois métodos que mais se adequaram, o que sugere que não possam ser utilizados indiscriminadamente.

6. CONCLUSÕES

Ampla variabilidade genética para a estatura de planta foi detectada nos genótipos estudados. Dos efeitos gênicos, o de maior importância foi a aditividade, indicando a facilidade na seleção de plantas de reduzida estatura em populações segregantes. A identificação de alelos diferentes revela a potencialidade dos genótipos como fonte alternativa de genes para porte baixo e a possibilidade de recombinação e ajuste a diferentes estaturas.

7. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ALLAN, R.E.; VOGEL, O.A.; BURLEIGH, J. R. & PETERSON, C.J. 1961. Inheritance of coleoptile length and its association with culm length in four winter wheat crosses. *Crop Science*, Madison, 1: 328-332.
- ALLAN, R.E. & VOGEL, O.A. 1963. F₂ monosomic analysis of culm length in wheat crosses involving semidwarf Norin 10 -Brevor 14 and the chinese spring series. *Crop Science*, Madison, 3:538-540.
- ALLAN, R.E.; VOGEL, O.A. & PETERSON, C.J. 1968. Inheritance and differentiation of semidwarf culm length of wheat. *Crop Science*, Madison, 8:701-704.
- ALLARD, R.W. 1960. *Principles of plant breeding*. 3.ed. New York, John Wiley. 485p.
- BEIGUELMAN, B. 1988. *Curso prático de bioestatística*. Ribeirão Preto, Sociedade Brasileira de Genética. 224 p.
- BOROJEVIC, S. 1968. Characteristics of some new dwarf and semi-dwarf wheat lines. *Euphytica*, Wageningen, 17: 143-151.
- BRIGGLE, L.W. & VOGEL, O.A. 1968. Breeding short-stature, disease-resistant wheats in the United States. *Euphytica*, Wageningen, 17:107-130. Suplemento N.1.
- CHAPMAN, S.R. & McNEAL, F.H. 1971. Gene action for yield components and plant height in a spring wheat cross. *Crop Science*, Madison, 11:384-386.
- DOTTO, S.R. 1976. *Estudo da herança do caráter estatura de planta envolvendo genótipos de trigo (Triticum aestivum L.) de porte alto e baixo*. 119p. Tese (Mestr. Fitotecnia) Fac. Agron., UFRGS, Porto Alegre, 1976.
- FEDERIZZI, L.C. & CARVALHO, F.I.F. 1980. Variabilidade genética e herança do caráter estatura de planta envolvendo diferentes genótipos de trigo (*Triticum aestivum L.*). *Agronomia Sulriograndense*, Porto Alegre, 16(1):3-16.

- FEDERIZZI, L.C.; CARVALHO, F.I.F.; OLIVEIRA, M.A.R. & MILACH, S. 1988. Avaliação da resposta de genótipos de trigo (*Triticum aestivum* L.) de diferentes estaturas à aplicação de ácido giberélico no estágio de plântula. *Rev. Centro de Ciências Rurais, Santa Maria*, 10:149-161.
- FICK, G.N. & QUALSET, C.O. 1973a. Genes for dwarfness in wheat, *Triticum aestivum* L. *Genetics, Austin*, 75:531-539.
- FICK, G.N. & QUALSET, C.O. 1973b. Inheritance and distribution of grass-dwarfing genes in short-statured wheats. *Crop Science, Madison*, 13:31-33.
- FLINTHAM, J.E. & GALE, M.D. 1983. The Tom Thumb dwarfing gene *Rht₃* in wheat. *Theoretical and Applied Genetics, Berlin*, 66:249-256.
- GALE, M.D.; LAW, C.N.; MARSHALL, G.A. & WORLAND, A.J. 1975. The genetic control of gibberellic acid insensitivity and coleoptile length in a "dwarf" wheat. *Heredity, London*, 34:393-399.
- GALE, M.D. & MARSHALL, G.A. 1975. The nature and genetic control of gibberellin insensitivity in dwarf wheat grain. *Heredity, London*, 35:55-65.
- GALE, M.D. & MARSHALL, G.A. 1976. The chromosomal location of *GAI1* and *RHT1*, genes for gibberellin insensitivity and semidwarfism, in a derivative of Norin 10 wheat. *Heredity, London*, 37:283-289.
- GALE, M.D.; MARSHALL, G.A. & RAO, M.V. 1981. A classification of the Norin 10 and Tom Thumb dwarfing genes in British, Mexican, Indian and other hexaploid bread wheat varieties. *Euphytica, Wageningen*, 30:355-361.
- GALE, M.D. & YOUSSEFIAN, S. 1985. Dwarfing genes in wheat. In: RUSSEL, G.E. *Progress in Plant Breeding*. London, Butterworths. p.1-35.
- HALLORAN, G.M. 1975. Genetic analysis of plant height in wheat. *Theoretical and Applied Genetics, Berlin*, 45:368-375.
- HERMSEN, J.G. 1967. Hybrid dwarfness in wheat. *Euphytica, Wageningen*, 16:134-162.
- HOFF, J.C.; KOLP, B.J. & BOHNENBLUST, K.E. 1973. Inheritance of coleoptile length and culm length in crosses involving Olesens dwarf spring wheat. *Crop Science, Madison*, 13:181-183.

- JOHNSON, V.A. 1953. Environmental factors affecting plant height in winter wheat. *Agronomy Journal*, Madison, 45: 505-508.
- MATZINGER, D.F. 1963. Experimental estimates of genetic parameters applications in self-fertilizing plants. In: HANSON, W.D. & ROBINSON, N.F. ed. *Statistical Genetics and Plant Breeding*. Washington, National Academy of Sciences. 853p.
- MATHER & JINKS, J.L. 1971. *Biometrical Genetics*. London, Chapman and Hall. 382p.
- MERKLE, O.G. & ATKINS, I.M. 1964. Inheritance of plant height and stem rust resistance in wheat, *Triticum aestivum* L. *Crop Science*, Madison, 4:453-454.
- MOORE, K. 1969. The genetical control of the grass-dwarf phenotype in *Triticum aestivum* L. *Euphytica*, Wageningen, 18:190-203.
- MORRIS, R.; SCHMIDT, J.W. & JOHNSON, V.A. 1972. Chromosomal location of a dwarfing gene in Tom Thumb wheat derivative by monosomic analysis. *Crop Science*, Madison, 12:247-249.
- NODARI, R.O.; CARVALHO, F.I.F. & FEDERIZZI, L.C. 1982. Bases genéticas da herança do caráter tolerância ao crescimento em genótipos de trigo. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, 17:269-280.
- PLARRE, W. 1975. Cultivation of wheat and barley in the tropics and subtropics. *Plant Research and Development*, Tübingen, 2:67-79.
- POWELL, J.B. & SCHLEHUBER, A.M. 1967. Components of height Inheritance of the semidwarf straw character in wheat, *Triticum aestivum* L. *Crop Science*, Madison, 7:511-516.
- RAWSON, H.M. & EVANS, L.T. 1971. The contribution of stem reserves to grain development in a range of wheat cultivars of different height. *Aust. J. Agric. Res.*, East Melbourne, 22:851-863.
- REITZ, L.P. & SALMON, S.C. 1968. Origin, history, and use of Norin 10 wheat. *Crop Science*, Madison, 8:686-689.
- ROMERO, G.E. & FREY, K.J. 1972. Herencia de altura de planta en cruzamientos entre variedades "normales" y "semi-ananas" de trigo. *Turrialba*, San José, 22:189-197.
- VOGEL, O.A. 1964. Registration of Gaines wheat. *Crop Science*, Madison, 4:116-117.

- VOGEL, O.A. & PETERSON, C.J. 1974. Registration of Nugaines wheat. *Crop Science*, Madison, 14:609.
- WENG, T.S. 1966. A note on the estimation of effective number of factors by means of probability generation functions. *Bot. Bull. Acad. Sin.*, Shanghai, 7:101-104.
- WORLAND, A.J. & PETROVIC, S. 1988. The gibberellic acid insensitive dwarfing gene from the wheat variety Saitama 27. *Euphytica*, Wageningen, 38:55-63.
- WRIGHT, S. 1921. Systems of mating. *Genetics*, Austin, 6: 111-178.
- WRIGHT, S. 1968. *Evolution and The Genetics of Populations*. Chicago, Chicago. V.1. 469p.
- YAMADA, T. 1989. Identification of GA-insensitive Rht genes in Japanese modern varieties and landraces of wheat. *Euphytica*, Wageningen, 43:53-57.
- ZEVEN, A.C. 1970. Geographical distribution of genes causing hybrid dwarfness in hexaploid wheat of the old world. *Euphytica*, Wageningen, 19:33-39.