

ISIDORO CARLOS ASSMANN

**DIVERSIDADE GENÉTICA E ANÁLISE DIALÉLICA EM TRIGO**  
*(Triticum aestivum (L.) Thell)*

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Curso de Genética e Melhoramento, para obtenção do título de "*Doctor Scientiae*".

VIÇOSA  
MINAS GERAIS - BRASIL  
SETEMBRO - 1999

ISIDORO CARLOS ASSMANN

**DIVERSIDADE GENÉTICA E ANÁLISE DIALÉLICA EM TRIGO**  
*(Triticum aestivum (L.) Thell)*

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Curso de Genética e Melhoramento, para obtenção do título de "*Doctor Scientiae*".

APROVADA: 8 de dezembro de 1997.

---

Prof. Everaldo Gonçalves de Barros  
(Conselheiro)

---

Prof. José Marcelo Soriano Viana  
(Conselheiro)

---

Prof. Marcos Ribeiro Furtado

---

Prof. Antonio Américo Cardoso

---

Prof. Cosme Damião Cruz  
(Orientador)

## **AGRADECIMENTO**

À Universidade Federal de Viçosa, pela oportunidade de realização do curso.

Ao CNPq, pela concessão de dois anos e sete meses de bolsa de Doutorado.

À Coordenação do Curso de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, pela presteza e dedicação.

Ao Professor Cosme Damião Cruz, pela oportunidade dada a mim para que eu pudesse ingressar no curso através do seu aceite em ser meu orientador, pela sua segura orientação, pela amizade e pela valiosa contribuição na área de Genética Quantitativa em minha formação profissional.

Aos Professores José Marcelo Soriano Viana e Everaldo Gonçalves de Barros, pela grande colaboração na co-orientação e nas sugestões feitas durante a execução dos experimentos e das análises dos resultados da tese.

Ao Professor Moacil Alves de Souza, pelas valiosas sugestões dadas na condução dos experimentos da tese, pela sua ajuda na colheita dos experimentos e pela sua grande amizade.

Aos Professores Ernani Luiz Agnes e Florindo Castoldi, que, além do auxílio na colheita dos experimentos, mostraram ser grandes amigos nos momentos mais difíceis.

Aos professores José Américo Cardoso, Marcos Furtado e Luiz Antônio Santos Dias, pelas valiosas sugestões prestadas à tese quando da sua defesa.

Aos demais professores da UFV, que me dotaram de conhecimento científico para a vida profissional e para a realização do presente trabalho.

Ao pesquisador Cantídio Nicolau Alves de Sousa (EMBRAPA/CNPT), pelas valiosas sugestões na escolha dos genótipos para o presente trabalho e pela amizade.

Aos funcionários do Campo Experimental do Setor de Agronomia da UFV, pela enorme ajuda durante a condução dos experimentos.

Ao Centro Federal de Educação Tecnológica do Paraná (CEFET - PR), pelo apoio na conclusão deste curso.

Aos colegas do curso, pela amizade, pela colaboração e pelo incentivo.

Aos meus irmãos, em especial ao Alceu e ao Jonis, à minha mãe, à minha família e aos meus amigos, pelo incentivo e apoio durante a realização do curso.

À Silvana Mary Borsoi, pela digitação da tese.

A Franz Lopes da Silva, pelos serviços de formatação final.

A todos que, de alguma forma, contribuíram para a realização deste curso.

## **BIOGRAFIA**

ISIDORO CARLOS ASSMANN, filho de Arquimino Assmann (*in memoriam*) e Vitoria Assmann, nasceu em Gaurama, RS, no dia 18 de fevereiro de 1965.

Em julho de 1989, recebeu o grau de Engenheiro-Agrônomo pela Universidade de Passo Fundo (UPF), em Passo Fundo, RS.

No período de março de 1990 a março de 1992, foi professor auxiliar na Universidade de Passo Fundo (UPF), da disciplina Fisiologia Vegetal.

No período de abril de 1992 a março de 1994, realizou o curso de Mestrado em Genética e Melhoramento na Universidade Federal de Viçosa (UFV), em Viçosa, MG.

Em março de 1994, iniciou o curso de Doutorado em Genética e Melhoramento, na UFV, em Viçosa, MG.

Desde julho de 1995, atua, como professor, no Centro Federal de Educação Tecnológica do Paraná - Unidade de Pato Branco (CEFET-PR/UNED-PB), em Pato Branco, PR.

## CONTEÚDO

	Página
EXTRATO.....	vii
ABSTRACT.....	ix
1. INTRODUÇÃO .....	1
2 . REVISÃO DE LITERATURA.....	4
2.1. Estudos da diversidade genética .....	4
2.1.1. Análise de agrupamento.....	6
2.1.2. Cruzamentos dialélicos .....	10
2.2. Estudos genéticos de caracteres agronômicos em trigo.....	13
2.2.1. Altura da planta.....	17
2.2.2. Ciclo .....	22
2.2.3. Produção de grãos .....	24
3. MATERIAL E MÉTODOS .....	30
3.1. Genótipos.....	30
3.1.1. Anahuac 75 .....	30
3.1.2. BH 1146 .....	31
3.1.3. Trigo BR 10 - Formosa .....	31
3.1.4. Trigo BR 26 - São Gotardo .....	31
3.1.5. CEP 24 - Industrial.....	32
3.1.6. EMBRAPA 15 .....	32
3.1.7. EMBRAPA 16 .....	33
3.1.8. EMBRAPA 21 .....	33
3.1.9. EMBRAPA 22 .....	33
3.2. Obtenção de sementes híbridas.....	34
3.3. Caracterização do experimento de análise dialélica .....	35

	Página
3.4. Análise de variância dos genitores .....	37
3.5. Estudo de diversidade genética dos genitores .....	39
3.5.1. Distância generalizada de Mahalanobis .....	40
3.5.2. Método de otimização de Tocher .....	41
3.5.3. Método do vizinho mais próximo .....	42
3.5.4. Variáveis canônicas.....	43
3.6. Estudo das capacidades geral e específica de combinação e dos efeitos recíprocos.....	45
3.7. Estudo genético dos caracteres avaliados a partir da análise dialélica pelo modelo de Hayman.....	47
3.7.1. Estimação dos componentes genéticos .....	48
3.7.2. Componentes genéticos e ambientais associados às variâncias da tabela dialélica .....	49
3.7.3. Acurácia dos componentes.....	52
3.7.4. Teste de suficiência do modelo aditivo dominante .....	54
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	62
4.1. Análise de genitores.....	62
4.1.1. Análise de variância .....	62
4.1.2. Teste de média.....	64
4.1.3. Estudo da diversidade genética .....	66
4.1.3.1. Distância generalizada de Mahalanobis ( $D^2$ ) .....	67
4.1.3.2. Agrupamento de Tocher .....	69
4.1.3.3. Agrupamento do vizinho mais próximo .....	70
4.1.3.4. Variáveis canônicas .....	71
4.1.3.5. Dispersão gráfica.....	71
4.1.3.6. Importância relativa dos caracteres .....	71
4.2. Estudo da capacidade combinatória .....	73
4.2.1. Estimativas dos efeitos da capacidade geral de combinação .....	78
4.2.2. Estimativas dos efeitos de capacidade específica de combinação .....	81
4.2.3. Estimativas dos efeitos recíprocos ( $\hat{R}_{ij's}$ ).....	84
4.3. Estudo genético segundo a metodologia proposta por Hayman .....	88
5. RESUMOS E CONCLUSÕES .....	105
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	107

## EXTRATO

ASSMANN, Isidoro Carlos, D.S., Universidade Federal de Viçosa, setembro de 1999. **Diversidade genética e análise dialéctica em trigo (*Triticum aestivum* (L.) Thell)**. Orientador: Cosme Damião Cruz. Conselheiros: Everaldo Gonçalves de Barros e José Marcelo Soriano Viana.

Nove genótipos de trigo (Anahuac, BH 1146, Trigo BR 10 - Formosa, Trigo BR 26 - São Gotardo, CEP 24 - industrial, EMBRAPA 15, EMBRAPA 16, EMBRAPA 21 e EMBRAPA 22), seus F<sub>1</sub> e recíprocos, constituindo um dialelo completo, foram plantados, em maio de 1995, no campo Experimental do Setor de Agronomia da UFV. A parcela constituiu de duas linhas de 1,0 m, espaçadas por 0,30 m entre linhas e 0,10 m entre plantas. As características avaliadas foram: ciclo (do plantio ao espigamento); altura da planta; número de espigas por planta; número de espiguetas estéreis por planta e por espiga; número de espiguetas férteis por planta e por espiga; número de grãos por planta, por espiga e por espiguetas; peso de grãos por planta e de mil grãos; e produtividade por parcela e por hectare. A diversidade genética dos genótipos foi avaliada pela distância generalizada de Mahalanobis, com os genótipos Anahuac e Trigo BR 26 - São Gotardo apresentando a menor distância e os genótipos BH 1146 e Trigo BR 26 - São

Gotardo, a maior distância. Pelos agrupamentos, segundo os métodos do vizinho mais próximo e de Tocher, foi possível formar quatro grupos. Os genótipos de trigo irrigado (Anahuac, Trigo BR 10 - Formosa e Trigo BR 26 - São Gotardo) formaram um grupo, enquanto o outro genótipo de trigo irrigado (EMBRAPA 22) formou um grupo isoladamente. Os genótipos mais altos (BH 1146 e CEP 24 - Industrial) formaram um outro grupo, enquanto os genótipos de trigo de estatura intermediária (EMBRAPA 15, EMBRAPA 16 e EMBRAPA 21) formaram o quarto grupo. A dispersão gráfica dos genótipos, assim como suas distâncias, foram apresentadas pela metodologia de Singh (1981). A altura da planta explicou mais de 92% da variabilidade genética existente entre os genitores. Para a análise dialélica, utilizaram-se as metodologias de Hayman (1954) e Griffing (1956). Os efeitos da capacidade geral de combinação foram maiores que os da capacidade específica e os recíprocos, para os caracteres estudados. Os genótipos BH 1146, Trigo BR 26 - São Gotardo e EMBRAPA 22 apresentaram os maiores efeitos positivos da capacidade geral de combinação. Para a maioria dos caracteres estudados, o efeito genético aditivo não foi o mais importante, segundo a metodologia de Hayman (1954). A herança dos caracteres estudados mostrou ser oligogênica.

## ABSTRACT

ASSMANN, Isidoro Carlos, D.S., Universidade Federal de Viçosa, September, 1999. **Genetic diversity and diallelic analysis in wheat (*Triticum aestivum* (L.) Thell)**. Adviser: Cosme Damião Cruz. Committee Members: Everaldo Gonçalves de Barros and José Marcelo Soriano Viana.

Nine genotypes of wheat (Anahuac, BH 1146, BR 10 – Formosa, Trigo BR 26 – São Gotardo, CEP 24 – Industrial, EMBRAPA 15, EMBRAPA 16, EMBRAPA 21 e EMBRAPA 22) their F<sub>1</sub> and reciprocals, constituting a complete diallel, were planted on May 1992, on the experimental field of the Agronomic Section of the UFV, Minas Gerais State, Brazil. The plots in the blocks were of 2 lines with 1.0 m, spaced at 0.30 m among lines and 0.10 m among plants. The characters evaluated were: cycle (from planting to hearing), plant height, and number of spikes by plant, number of sterile spikelets by spike and by plant, number of fertile spikelets by spike and by plant, number of grains by plant, by spike; and by spikelet, weight of grains by plant, and of a thousand grains, and productivity by hectere. The genetic diversity of the genotypes were evaluated by the Generalized Distance of Mahalanobis, and the genotypes Anahuac and Trigo BR 26 – São Gotardo presented the shortest distance and the

genotypes BH 1146 and Trigo BR 26 – São Gotardo presented the greatest distance. According to the grouping analysis using the closest neighbor method and the Tocher method, it was possible to form four groups. The irrigated wheat genotypes (Anahuac, Trigo BR 10 – Formosa and BR 26 – São Gotardo) formed a group, while the irrigated wheat genotype (EMBRAPA 22) formed a single group. The genotypes with the higher plants (BH 1146 and CEP 24 – Industrial) formed another group and the genotypes of wheat of intermediary height (EMBRAPA 15, EMBRAPA 16 and EMBRAPA 21) formed the fourth and bot group. The graphic dispersion of the genotypes, as well as their distances, were presented according to Singh (1981) methodology. The plant hight explained more than 92% of the genetic variability of the parent plants. For the diallelic analyhsis, the methodologies of Griffing (1956) and Hayman (1954) were used. The general capacity effects of combination were greater than those of the specific capacity, and of the reciprocal, for the studied characters. The genotypes BH 1146, Trigo BR 26 – São Gotardo and EMBRAPA 22 presented the greatest positive effects of the general capacity of combination. For almost all of the studied characters, tha additive genetic effect was not the most important one, according to the methodology of Hayman (1954). The heritage of the studied characters showed to be oligogenic.

## 1. INTRODUÇÃO

De acordo com as exigências técnicas atuais, estima-se que 17 milhões de hectares da área total do território brasileiro podem ser utilizados, anualmente, para o cultivo do trigo (SOUSA, 1994).

Até a segunda década do século XIX, o Brasil exportava trigo para os seus países vizinhos (Uruguai e Argentina), mas, provavelmente, com o surgimento da ferrugem do colmo (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Eriks & E. Henn), em 1811, e devido às circunstâncias político-econômicas da época, o Paíd, a partir desse período, passou de exportador a importador (LAGOS, 1983; SOUSA, 1994).

Em 1919, foram criadas, pelo Ministério da Agricultura do Brasil, as duas primeiras estações experimentais destinadas à criação de variedades de trigo: a estação experimental de Ponta Grossa, no Estado do Paraná, e a estação experimental de Alfredo Chaves (hoje Veranópolis), no Estado do Rio Grande do Sul (LAGOS, 1983).

O cultivo do trigo no Brasil apresentou grande expansão na sua área a partir da década de 70. Antes deste período, a cultura limitava-se, praticamente, aos estados do Rio Grande do Sul e de Santa Catarina e à região sul do Paraná, expandindo-se a partir daí para as regiões norte e oeste do Paraná, fazendo com que este estado se tornasse o maior produtor do cereal

no Brasil. O trigo também alcançou grandes áreas em São Paulo e Mato Grosso do Sul. Mais recentemente, a cultura foi implantada também em Minas Gerais, Goiás, na Bahia, em Mato Grosso e no Distrito Federal, porém em áreas ainda reduzidas. Em Minas Gerais, inicialmente, a expansão do trigo ocorreu nos cultivos com e sem irrigação, nas regiões de São Gotardo (PADAP), Iraí de Minas, Coromahdel e Paracatu.

Paralelamente à expansão da área cultivada, verificou-se acentuado incremento nas atividades de melhoramento genético de trigo, tanto pela criação de novas instituições de pesquisa quanto pelo fortalecimento das equipes de melhoramento já existentes (SOUSA, 1994).

A partir de 1990, por decisão do governo federal, o Brasil alterou sua política agrícola. Até este período, o governo federal era o único a comercializar o grão. A partir de então, passou essa tarefa à iniciativa privada. Assim, foram retirados subsídios do preço do trigo, e a cultura sofreu os impactos da economia globalizada de mercado.

Atualmente, o Brasil consome cerca de 8 milhões de toneladas de trigo ao ano, e a produção nacional, nos últimos seis anos, não ultrapassou 3 milhões de toneladas anuais. Isto mostra claramente a necessidade de pesquisas, principalmente na área de melhoramento genético, para tornar a cultura competitiva e proporcionar rentabilidade ao produtor. É um desafio do melhoramento genético não só aumentar o potencial produtivo da cultura, mas criar cultivares com excelente aptidão para panificação, possibilitando a competição com o maior rival do trigo brasileiro, o trigo argentino.

A escolha de progenitores para um programa de melhoramento deve ser efetuada com base nas altas produtividades e no valor de suas progênies e seus híbridos. Além disso, considerável ênfase tem sido dada, atualmente, à diversidade genética entre os progenitores, normalmente avaliada por análises biométricas e por estudos da capacidade combinatória.

O conhecimento das bases genéticas que controlam os caracteres a serem melhorados determina a eficiência dos programas de melhoramento. Os

estudos de análise dialélica têm recebido ênfase em muitos programas de melhoramento, devido às informações que podem oferecer ao melhorista, como: identificação de progenitores para hibridação, escolha de métodos mais eficientes de seleção e conhecimento das bases genéticas que controlam os caracteres.

Diante do exposto, realizou-se este trabalho com os seguintes objetivos:

- Estimar a diversidade genética de nove cultivares de trigo por meio de métodos biométricos preditivos.

- Avaliar a capacidade geral de combinação de cultivares de trigo, a capacidade específica de combinação e os efeitos recíprocos de seus híbridos  $F_1$ , segundo a metodologia de análise dialélica proposta por GRIFFING (1956).

- Obter informações sobre a herança de 13 caracteres agronômicos em trigo, sobre os valores genéticos dos nove progenitores utilizados e sobre o limite de seleção, a partir da metodologia de análise dialélica proposta por HAYMAN (1954a).

- Indicar cultivares de trigo a serem incluídos em programas de melhoramento.

- Escolher populações segregantes promissoras para serem trabalhadas em programas de melhoramento.

- Comparar as duas metodologias de análise dialélica utilizadas, em relação às informações fornecidas por cada uma delas.

- Comparar os resultados do estudo de diversidade genética com o desempenho dos híbridos dos nove cultivares de trigo estudados, para os caracteres agronômicos analisados.

## **2 . REVISÃO DE LITERATURA**

### **2.1. Estudos da diversidade genética**

Os estudos sobre diversidade genética têm sido de grande importância em programas de melhoramento envolvendo hibridações, por fornecerem parâmetros para a identificação de genitores que possibilitem maior efeito heterótico na progênie e maior probabilidade de recuperar genótipos superiores nas gerações segregantes (WILCHES, 1987; CRUZ e REGAZZI, 1994). WILCHES (1987) relata que a avaliação de diversidade genética com base em evidências científicas também é de grande importância no contexto da evolução das espécies, uma vez que provê informações sobre recursos genéticos disponíveis e auxilia na localização e no intercâmbio desses recursos.

Em programas de melhoramento, há grande preocupação em realizar uma escolha criteriosa dos genitores a serem cruzados, para que o êxito do programa não seja, logo de início, comprometido. Nesta escolha, tem-se dado ênfase tanto ao comportamento individual dos genitores quanto às suas divergências. A divergência tem se constituído indicativo de que os genitores, quando cruzados, proporcionarão alto efeito heterótico aos seus híbridos. Tal expectativa decorre do fato de que, segundo FALCONER (1981), a heterose manifestada em híbridos intervarietais é função dos efeitos da dominância dos

genes para o caráter em questão e do quadrado da diferença das frequências gênicas dos genitores, além dos efeitos epistáticos que geralmente são negligenciados.

A diversidade genética tem sido avaliada por meio de técnicas biométricas, a partir da quantificação da heterose, ou por processos preditivos (MIRANDA et al., 1988; CRUZ e REGAZZI, 1994). Nos processos preditivos têm sido utilizados dados agronômicos para quantificação da diversidade, expressa, geralmente, por coeficientes de dissimilaridade ou por distâncias. Dados de isoenzimas e outras proteínas também têm sido usados para esta finalidade (SINGH et al., 1991a; SINGH et al., 1991b). Mais recentemente, marcadores moleculares têm sido utilizados para o estudo da diversidade genética. Vários tipos de marcadores em nível do DNA têm sido desenvolvidos nos últimos anos, sendo RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism) (BECKMANN e SOLLER, 1986) e RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) (WILLIAMS et al., 1990) os mais utilizados (ALBELNOOR et al., 1995). Os cruzamentos que originaram os cultivares e as suas respectivas genealogias também fornecem subsídios para estimar a diversidade genética entre cultivares de trigo (LAGOS, 1983).

Entre os métodos de natureza quantitativa de avaliação da diversidade ou da heterose manifestada nos híbridos, citam-se as análises dialélicas. Nestes métodos, é necessária a avaliação de  $p$  progenitores e de todas as suas combinações híbridas  $[p(p-1)/2]$ . Obviamente, quando o valor de  $p$  é elevado, a obtenção do material experimental pode ser impraticável e o estudo, inviabilizado (CRUZ e REGAZZI, 1994). O problema é mais grave quando se trata de culturas autógamas, pois, neste caso, a polinização manual é, na maioria das vezes, onerosa e difícil de ser executada, havendo pouca probabilidade de êxito na obtenção das sementes híbridas (BRAZ, 1992).

MIRANDA et al. (1988) fazem referência, entre os métodos preditivos da heterose, àqueles que relacionam a diversidade dos genitores com o desempenho dos híbridos. Assim, são métodos preditivos aqueles que

tomam por base as diferenças morfológicas, fisiológicas, etc., apresentadas pelos genitores na determinação da diversidade, que é, geralmente, quantificada pela estatística  $D^2$ , proposta por MAHALANOBIS (1936). A inferência da diversidade genética com base na diversidade ecogeográfica também é exemplo de método preditivo da heterose (BRAZ, 1992; CRUZ e REGAZZI, 1994).

No estudo da diversidade genética, vários métodos multivariados podem ser aplicados, como as análises por componentes principais e por variáveis canônicas e os métodos de agrupamento. A escolha do método mais adequado tem sido determinada pela precisão desejada pelo pesquisador, pela facilidade da análise e pela forma como os dados foram obtidos (CRUZ, 1990; CRUZ e REGAZZI, 1994).

A análise de agrupamento difere das demais, em razão de dependerem fundamentalmente de uma medida de dissimilaridade estimada previamente, como as distâncias Euclidianas ou de Mahalanobis, entre outras (CRUZ, 1990).

### **2.1.1. Análise de agrupamento**

A análise de agrupamento tem por finalidade reunir, por algum critério de classificação, as unidades amostrais (indivíduos, objetos, locais, progenitores, etc.) em vários grupos, de forma que exista homogeneidade dentro e heterogeneidade entre grupos (SNEATH e SOKAL, 1973; MARDIA et al., 1979; CRUZ e REGAZZI, 1994). Alternativamente, as técnicas de análise de agrupamentos têm por objetivo dividir um grupo original de observações em vários grupos homogêneos, segundo algum critério de similaridade ou dissimilaridade (CRUZ e REGAZZI, 1994).

O processo de conglomeração envolve basicamente duas etapas: a primeira relaciona-se com a estimação de uma medida de similaridade (ou dissimilaridade) entre os indivíduos a serem agrupados; e a segunda, com a adoção de uma técnica de agrupamento para a formação dos aglomerados (CRUZ e REGAZZI, 1994).

A adoção de determinada medida de similaridade tem sido feita em função das unidades amostrais avaliadas, da precisão das estimativas e da facilidade de computação dos dados. Assim, em estudos de diversidade genética têm sido rotineiramente utilizadas, como medidas de dissimilaridade, a distância Euclidiana ou a distância generalizada de Mahalanobis (MAHALANOBIS, 1936). Esta última, em geral, é preferida; entretanto, só é possível de ser estimada quando se dispõe de matriz de covariâncias residuais, estimada a partir de ensaios experimentais com repetições (CRUZ e REGAZZI, 1994).

Como no processo de conglomeração é desejável ter informações relativas a cada par de indivíduos, o número de estimativas de medidas de similaridade é relativamente grande [igual a  $n(n-1)/2$ , em que  $n$  = número de indivíduos], o que torna impraticável o reconhecimento dos grupos homogêneos pelo simples exame visual daquelas estimativas. Para realizar essa tarefa, faz-se uso dos métodos de agrupamento. Há, como já citado na literatura, grande número de métodos, e o pesquisador tem que decidir qual o mais adequado ao seu trabalho, uma vez que as várias técnicas podem levar a diferentes padrões de agrupamento, o que poderá pôr em dúvida a validade do agrupamento obtido (BRAZ, 1992).

Entre os métodos de agrupamento mais comumente utilizados no melhoramento de plantas, citam-se os hierárquicos e o de otimização (BRAZ, 1992). Como exemplo de método de otimização, tem-se o apresentado por Tocher, citado por RAO (1952), que vem sendo extensivamente utilizado em análises de diversidade genética de várias espécies de plantas.

Nos métodos de otimização, os grupos são formados pela obediência de algum critério de agrupamento. No método proposto por Tocher, é estabelecido o critério de manter a distância média intragrupo sempre inferior a qualquer distância intergrupo. Esses métodos diferenciam-se dos hierárquicos por serem os grupos formados mutuamente exclusivos ou sob o contexto da teoria de conjuntos, em razão de se caracterizarem por subdividir

o grupo original em subgrupos não-vazios, cuja interseção é nula. A união reconstitui o conjunto total.

De maneira geral, ao se fazer o agrupamento, as informações em nível de indivíduos são perdidas, restando apenas aquelas sobre médias dos grupos.

Segundo ARUNACHALAN (1981), em estudos sobre diversidade genética, avaliam-se vários caracteres com graus significativos de correlação, sendo desaconselhável a quantificação da diversidade pela distância Euclidiana. Nestes casos, uma maneira alternativa para avaliar a diversidade é a utilização da estatística  $D^2$ , que leva em consideração as correlações entre características analisadas, por meio da matriz de covariâncias residuais entre variáveis.

Para o cálculo de  $D^2$ , pressupõe-se a existência da distribuição normal multidimensional e da homogeneidade da matriz de covariância das unidades amostrais (RAO, 1952), o que restringe, portanto, o seu uso. No entanto, já foi demonstrada considerável robustez para a violação dessas hipóteses, o que faz da distância generalizada um instrumento útil, além da vantagem de proporcionar maior analogia entre a análise de agrupamento e as outras técnicas multivariadas (SNEATH e SOKAL, 1973).

Inúmeros trabalhos têm sido apresentados em diversas culturas, nos quais se utilizam a distância  $D^2$  como medida de dissimilaridade e o método de Tocher como técnica de agrupamento. A grande diversidade de gêneros e espécies utilizados nestes estudos revela a importância desse procedimento multivariado no melhoramento de plantas e indica que a medida de dissimilaridade  $D^2$  e o método de agrupamento proposto por Tocher parecem ser os preferidos pela comunidade científica na avaliação da diversidade genética.

PETER e RAI (1976), em trabalhos conduzidos com tomate, constataram que não havia nenhuma relação entre a diversidade genética, medida pela distância generalizada de Mahalanobis e a diversidade geográfica do material avaliado. Em muitos casos, as populações pertencentes a

diferentes regiões ficaram agrupadas conjuntamente, enquanto as populações originárias de uma mesma região foram classificadas em grupos diferentes. BRAZ (1992), trabalhando com a mesma cultura, concluiu ser mais apropriado recomendar cruzamentos entre cultivares divergentes, mas que também exibam desempenho superior em relação às principais características de importância econômica.

MALUF e FERREIRA (1983), trabalhando com feijão-vagem, obtiveram coeficientes de correlação positivos entre a medida de diversidade dos genitores e a heterose do rendimento nos híbridos.

O estudo da diversidade genética tem permitido incrementar a base genética do trigo vermelho duro de inverno (HRW) nos Estados Unidos, a partir de uma maior utilização de germoplasma introduzido (COX e MURPHY, 1990). Parte desse incremento de diversidade se deve à introdução de trigo vermelho mole de inverno (SRW) do sudoeste asiático. Os cultivares de trigo HRW Karl, Karl 92, 2163 e 2180 têm como progenitores trigo SRW (CARVER, 1996). Ancestrais divergentes e proximidade geográfica das zonas de adaptação dessas duas classes encorajam a hibridação e a seleção. Baixa qualidade, dureza do grão, conteúdo de proteína, elasticidade desta e desempenho na panificação certamente desencorajam (CARVER, 1996).

Fontes únicas de resistência a insetos e doenças foliares e tolerância a solos ácidos e ao alumínio tóxico são os caracteres agrônômicos do trigo SRW que fazem com que os melhoristas incluam esse material em programas de melhoramento de trigo HRW (CARVER et al., 1988), além de produção de forragem e utilização no sistema duplo-propósito (CARVER et al., 1991).

Adicionalmente, interações epistáticas causadas por combinações gênicas únicas, outrora ausentes em população de trigo HRW, podem ser estabelecidas e alterar o rendimento dos genótipos (CARVER, 1996). E, ainda, heterose significativa para o rendimento de grãos foi previamente demonstrada em gerações  $F_2$  de cruzamento HRW x SRW (COX e MURPHY, 1990; CARVER, 1996).

Apesar de ser grandemente enfatizada a importância da diversidade genética na escolha dos genitores em programas de melhoramento por hibridação, ainda se discute a relação entre a diversidade de genitores e o potencial produtivo de seus híbridos.

### **2.1.2. Cruzamentos dialélicos**

Em um programa de melhoramento visando à produção de híbridos, é fundamental o estudo da capacidade de combinação das variedades ou linhagens disponíveis e da heterose manifestada por seus híbridos. Entretanto, nos últimos anos, tem sido utilizados, intensivamente, os cruzamentos dialélicos para escolher genitores e populações segregantes em gramas de melhoramento de plantas autógamas, nas quais não se exploram economicamente os híbridos.

O termo dialelo tem sido utilizado para expressar um conjunto de  $p(p-1)/2$  cruzamentos, resultante do acasalamento entre  $p$  progenitores (linhagens, variedades, clones, etc.), podendo incluir, além dos respectivos pais, os híbridos recíprocos e, ou, outras gerações relacionadas, como  $F_2$ , retrocruzamentos, etc. (CRUZ e REGAZZI, 1994).

Na literatura, encontram-se várias metodologias de análise dialélica, destacando-se aquelas propostas por GRIFFING (1956), pela qual são estimados os efeitos das capacidades geral e específica de combinação; por GARDNER e EBERHART (1966), na qual são avaliados os efeitos de variedade e heterose varietal; e por HAYMAN (1954b), que dá informações sobre o mecanismo básico de herança do caráter em estudo. Estas metodologias têm por finalidade analisar os dados das progênes do delineamento genético, provendo estimativas de parâmetros úteis na seleção de genitores para hibridação e no entendimento dos efeitos genéticos envolvidos na determinação dos caracteres (CRUZ e REGAZZI, 1994). A metodologia de análise dialélica proposta por GARDNER e EBERHART (1966) se aplica a dialelos de genitores em equilíbrio de Hardy-Weinberg (CRUZ e REGAZZI, 1994).

SPRAGUE e TATUM (1942), trabalhando com milho, definiram capacidade geral de combinação (CGC) como o comportamento médio de um genitor, em combinações híbridas. A capacidade específica de combinação (CEC) foi definida para aqueles casos em que certas combinações se apresentaram relativamente melhores ou piores do que seria esperado com base na CGC dos genitores envolvidos. Os autores relacionaram a CGC com os efeitos gênicos aditivos e a CEC com os efeitos gênicos não-ativos (dominantes e epistáticos); mostraram, ainda, que, em dialelos com linhagens não previamente testadas, a maior parte da variação observada é devida à CGC, enquanto em dialelos entre linhagens previamente selecionadas com base na CGC, a variação se deve principalmente à CEC.

A CGC e a CEC são funções quadráticas estimadas para cada genitor e pares de progenitores, respectivamente, segundo a análise proposta por SPRAGUE e TATUM (1942); todavia, na análise proposta por GRIFFING (1956), são funções lineares. Além disso, é estimado um efeito da CEC para cada híbrido. CRUZ e VENCOVSKY (1989) estudaram os parâmetros do modelo de GRIFFING (1956), considerando os genitores populações em equilíbrio de Hardy-Weinberg, e concluíram que:

- O contraste entre os efeitos de CGC mede, além das diferenças entre os valores genotípicos de homozigotos, um efeito adicional atribuído aos desvios da dominância. A influência da dominância será nula apenas quando os genitores testados no dialelo tiverem frequência gênica média igual a  $\frac{1}{2}$ , em todos os locos.

- Dos híbridos envolvendo o genitor de maior efeito de CGC, apresentará maior efeito de CEC aquele cujo outro progenitor tenha frequência de alelos favoráveis superior à frequência média e apresente considerável divergência em relação ao genitor com o qual está sendo cruzado.

GRIFFING (1956) desenvolveu uma metodologia de análise dialélica que pode ser dividida em quatro métodos experimentais, de acordo com a inclusão ou não dos genitores e, ou, híbridos  $F_1$  recíprocos:

- **Método 1:** são incluídas as  $p^2$  combinações.
- **Método 2:** são incluídas  $p(p+1)/2$  combinações, faltando os híbridos  $F_1$  recíprocos.
- **Método 3:** são incluídas  $p(p-1)$  combinações, faltando os genitores.
- **Método 4:** são incluídas  $p(p-1)/2$  combinações, faltando os genitores e híbridos  $F_1$  recíprocos.

A metodologia proposta por HAYMAN (1954b), ao contrário da sugerida por GRIFFING (1956), não se baseia em modelos estatísticos previamente estabelecidos, mas no conhecimento da natureza ambiental e genética de estatísticas, como médias, variâncias e covariâncias etc., obtidas a partir de uma tabela dialélica (CRUZ e REGAZZI, 1994).

O método de análise dialélica proposto por HAYMAN (1954b) impõe uma série de restrições, a saber:

- segregação diplóide;
- os genitores devem ser homozigotos;
- ausência de efeito materno;
- ausência de alelismo múltiplo;
- genes distribuídos independentemente entre os genitores; e
- ausência de epistasia.

As três primeiras restrições, de modo geral, são plenamente satisfeitas, principalmente em estudos genéticos de autógamias, em que comumente se dispõe de indivíduos diplóides, em que a homozigose é alcançada naturalmente e em que normalmente não há registros de ocorrência de efeito materno para vários caracteres de importância econômica. A existência de alelismo múltiplo também não proporciona grandes variações de resultados em relação àqueles encontrados com um sistema gênico restrito a dois alelos por loco.

As três espécies ancestrais do trigo cultivado, atualmente, embora distintas, são geneticamente relacionadas, fazendo com que muitos genes presentes em mais de um genoma se apresentem duplicados ou triplicados, modificando os padrões de segregação mendeliana. Por isso, as primeiras tentativas de análise genética com trigo foram infrutíferas, causando desapontamento dos geneticistas que nas primeiras décadas deste século tentavam verificar a universalidade das leis de Mendel (FERNANDES, 1985; FERNANDES e ANTONIOLLI, 1988).

A pressuposição da distribuição independente entre os genitores constitui, na maioria das vezes, a principal causa das falhas na análise dialélica. Se os genitores incluídos no dialelo foram selecionados negligenciando-se suas divergências genéticas, há possibilidade de ocorrência de uma distribuição direcionada dos alelos que regulam os caracteres que foram direta ou indiretamente utilizados como critérios de seleção. Entretanto, HAYMAN (1954a) considera que, quando se trabalha com pequeno número de genitores ( $p < 10$ ) e o modelo genético é fixo, as estimativas dos parâmetros genéticos são pouco comprometidas pelas falhas nas pressuposições (CRUZ e REGAZZI, 1994).

## **2.2. Estudos genéticos de caracteres agronômicos em trigo**

Os primeiros trigos utilizados pelo homem, há cerca de 10.000 anos, no sudoeste da Ásia, foram as formas cultivadas do diplóide *Triticum monococcum* ( $2n=14$ , AA), que apresenta um grão por espiguetas e ráquis flexível, facilitando a colheita manual. As formas selvagens tinham ráquis quebradiça, mais propícia à dispersão das sementes. A hibridação casual com um inço (planta daninha), possivelmente semelhante a *Aegilops speltoides* ( $2n = 14$ , BB), deu origem a um híbrido interespecífico estéril ( $2n = 14$ , AB), o qual teve seus cromossomos duplicados, por meio do processo de poliploidia, e, assim, sua fertilidade restaurada, originando uma nova espécie

denominada *T. dicoccoides* ( $2n = 28$ , AABB). Mutações sem aumento do número cromossômico originaram outras formas cultivadas tetraplóides. *Triticum turgidum* conv. *durum* Desf. Mk., por exemplo, surgiu por mutação no Egito e passou a ser o mais cultivado na época de Cristo, sendo plantado até hoje em diversas áreas, para a produção de massas. O mesmo processo de hibridação e de poliploidia ocorreu em *T. dicocum* ( $2n = 28$ , AABB) e *Aegilops squarrosa* ( $2n = 14$ , DD), originando a espécie *T. spelta* ( $2n = 42$ , AA BB DD), a qual, por mutação, deu origem ao trigo (*Triticum aestivum* (L.) Thell) (AA BB DD) cultivado atualmente em todo o mundo (RILEY, 1965; RILEY et al., 1966; RILEY, 1975; FERNANDES, 1985; MILLER, 1987; FERNANDES e ZANETTINI, 1988).

Há várias metodologias disponíveis para estudos de genética quantitativa em trigo. Os métodos biométricos têm sido os mais utilizados; isto continuará, porque eles têm aplicação generalizada (LAW et al., 1983). É provável que mudança no uso de um método particular ocorrerá no futuro, incrementando, talvez, o uso de linhas homocigóticas produzidas de cruzamentos conduzidos por um único descendente por planta e duplo-haplóides, para estudar a relação entre os controles genéticos de diferentes caracteres (JINKS e TOWEY, 1976; SNAPE et al., 1979) e de metodologias envolvendo retrocruzamentos (WEHRHANN e ALLARD, 1965).

A partir de 1939, teve início nos Estados Unidos um importante trabalho de engenharia cromossômica, que resultou no desenvolvimento, por E. G. Sears, das bases de uma metodologia de mapeamento genético peculiar a organismos aloploplóides, isto é, formados pela fusão de duas células com guarnições cromossômicas distintas. Foi o ponto de partida para inúmeras pesquisas realizadas hoje em diversos países, que têm contribuído significativamente para o melhoramento do trigo, principalmente através da análise genética de caracteres úteis do ponto de vista agrônomo, o que permite, em muitos casos, um planejamento mais objetivo dos cruzamentos (FERNANDES, 1985).

Esta metodologia consiste no uso de aneuplóides, organismos nos quais ocorre alteração (não múltipla) do número cromossômico normal da espécie, devido a perdas e ganhos de cromossomos individuais. A análise por aneuplóides baseia-se na pressuposição de que a distribuição irregular, na meiose, de um cromossomo sem par (monossômico) irá desequilibrar as proporções da segregação mendeliana para os genes aí localizados (FERNANDES, 1985).

Os aneuplóides também são utilizados para a análise de caracteres quantitativos em variedades cultivadas. O processo básico constitui na construção, por meio de complicadas manipulações de cruzamentos, de um conjunto de linhas que, tendo um substrato cromossômico comum, apresentam, cada uma, um único cromossomo substituído pelo da variedade doadora. Assim, podem-se estudar o efeito de cada cromossomo, suas interações com um substrato uniforme e o resultado da combinação em cromossomos únicos.

O método pelo qual os cromossomos podem ser manipulados entre variedades de trigo é agora bem estabelecido (LAW et al., 1978). Grande parte dessa metodologia foi feita por Sears (SEARS, 1953; SEARS, 1954), o pioneiro no desenvolvimento de linhagens com cromossomos substituídos a partir de cruzamentos intervarietais. Essa metodologia tem sido utilizada em experimentos com manipulações cromossômicas, para estudar a herança de caracteres agrônômicos quantitativos importantes (KUSPIRA e UNRAU, 1957; HALLORAN e BOYDELL, 1967; LAW, 1967; LAW e WORLAND, 1973; LAW et al., 1978).

Esquemas de intercruzamentos de linhagens, usando substituição cromossômica, têm sido desenvolvidos, e o uso deles permite a estimação de efeitos aditivos e não-aditivos dos cromossomos, bem como da interação entre eles (LAW, 1966; AKSEL, 1967; LAW, 1968; LAW, 1972; LAW e WORLAND, 1973; SNAPE et al., 1977; SNAPE et al., 1979; SNAPE e LAW, 1980; SNAPE et al., 1983).

No Brasil, o primeiro estudo referente ao mapeamento genético por meio de aneuplóides foi efetuado no Centro Nacional de Pesquisa de Trigo (CNPT) da EMBRAPA, com a colaboração do Instituto Agrônomo de Campinas (IAC). O objetivo foi a localização dos genes responsáveis pela tolerância ao alumínio tóxico na variedade BH 1146, tendo sido determinada a ocorrência de um gene principal dominante localizado no braço longo do cromossomo 4D desse cultivar (FERNANDES, 1985; LAGOS et al., 1991).

Com o advento de sistemas de marcadores moleculares, principalmente RFLP, foi possível desenvolver mapas genéticos comparativos das espécies relacionadas da tribo Triticeae (SNAPE et al., 1996). Esses mapas estão sendo utilizados para localizar genes, assim como para associá-los com características quantitativas, a partir da associação desses marcadores com genes que possuem efeitos pleiotrópicos (LANDER e BOTSTEIN, 1989; GILL et al., 1991; DEVOS et al., 1993; HYNE et al., 1994; LAURIE et al., 1994; QUARRIE et al., 1994; GALIBA et al., 1995; RIEDE e ANDERSON, 1996; SNAPE et al., 1996).

A planta de trigo mostra extraordinária capacidade de ajustar seu desenvolvimento às condições de ambiente, inclusive sob deficiência hídrica e de nutrientes. Se todas as condições são favoráveis, o conteúdo genético é potencializado e a planta tende a apresentar: 1) maior número de perfilhos possível naquele determinado espaço físico; 2) maior altura, com ampla capacidade fotossintética; 3) espigas longas e com muitas espiguetas; 4) muitas flores férteis em cada espiguetas; e 5) grãos de bom tamanho e enchimento. Portanto, o comportamento diferencial observado de alguns genótipos sob as mesmas condições ambientais é devido a diferenças genéticas entre estes genótipos para os caracteres estudados.

Apesar de este trabalho estudar as características agrônômicas como ciclo e altura da planta do trigo como essencialmente quantitativas, utilizando-se aneuplóides, vários autores têm demonstrado que elas podem ser

qualitativas em alguns casos. Uma revisão desses trabalhos auxiliará na interpretação dos resultados.

### **2.2.1. Altura da planta**

Os tradicionais cultivares altos de trigo foram selecionados, por muitos séculos, por sua habilidade de crescer rapidamente nos estádios iniciais do desenvolvimento, para, assim, competir com as plantas invasoras e alcançar produções com o mínimo de cuidados e sob condições de baixa fertilidade do solo. Quando modernos métodos de produção, como a adubação, são usados em genótipos altos, os resultados podem ser negativos. A aplicação de elevados níveis de fertilizantes, especialmente de N, faz com que esses cultivares tornem-se excessivamente altos e, conseqüentemente, acamem. O acamamento afeta a estrutura morfológica essencial para o eficiente uso dos carboidratos e sua translocação para o grão, e, quando mais cedo ele ocorre, maior é a perda em rendimento (ZANATTA e OERLECKE, 1991).

O cultivar de trigo japonês Norin 10, criado em 1935, foi o primeiro que apresentou combinações desejadas de pequeno porte da planta, resistência ao acamamento e boas características de espiga. Esse germoplasma inclui, na sua origem, duas introduções dos Estados Unidos da América, Fultz e Turkey Red, e um cultivar japonês, Daruma (REITZ e SALMOM, 1968). O primeiro cultivar semi-anão desenvolvido por O. A. Vogel foi um trigo de inverno, Gaines, proveniente do cruzamento [(Norin 10 x Brevor) - 14 x (Orfed x Hybrid 50) - 3]x Baart. A seleção final foi feita em 1956, e o lançamento para o cultivo ocorreu em 1961 (VOGEL, 1964). Segundo ROMERO e FREY (1972), nos EUA, o cultivar Gaines alcançou, numa colheita, a produtividade recorde de 14.515 kg/ha.

No CIMMYT (Centro Internacional de Melhoramento de Milho e Trigo), progênies selecionadas não somente receberam a altura das linhas

Norin 10 x Brevor, como também herdaram um grupo de genes que aumentou o número de flores férteis por espiguetas e o número de perfilhos por planta (BRIGGLE e VOGEL, 1968). No México, estima-se que as variedades semi-anãs causaram incremento de 1000 kg/ha na média nacional de trigo no início da década de 60 (RODRIGUEZ, 1966).

Muitos genes, que regulam a morfologia, o vigor ou o desenvolvimento, têm efeito final na altura da planta (WORLAND et al., 1987). Ao todo, atualmente, são conhecidos 20 genes diferentes, maiores, que controlam a altura do trigo (KNOTT, 1986), os quais, de acordo com GALE e LAW (1976), afetam o metabolismo da planta, com seus efeitos podendo ser observados no desenvolvimento desta. Todos são designados pelo símbolo Rht e, com exceção do Rht12, induzido por mutação (KONZAK, 1983), são recessivos (WORLAND et al., 1987).

Os genes podem ser classificados em dois grupos, com base na resposta à aplicação de ácido giberélico (GA) exógeno. No primeiro grupo, tanto plântulas como as plantas adultas são insensíveis ao GA. Os genes Rht1 e Rht2 de Norin 10 estão dentro deste grupo, além do redutor potente de altura Rht3 proveniente da variedade Tom Thumb e do Rht10 de Ai-bian 1. Recentemente, outro gene de nanismo, menos potente que os genes de Norin 10, foi descoberto na variedade Saitama 27 (WORLAND, 1985). Todos esses genes foram localizados no braço curto dos cromossomos do grupo 4. Rht1 (GALE e LAW, 1976), Rht3 (MORRIS et al., 1972) e o gene de Saitama 27 (WORLAND et al., 1987) são todos alelos do mesmo loco que se encontram a 13 unidades de recombinação do centrômero no braço curto do cromossomo 4A (McVITTIE et al., 1978). Rht 2 (GALE et al., 1975) e Rht 10 (WORLAND et al., 1987) estão localizados no braço curto do cromossomo 4D, podendo ser ou não alelos do mesmo loco (WORLAND et al., 1987).

Há menos informações a respeito dos alelos Rht sensíveis ao GA. Somente Rht8 e Rht9 foram transferidos do genótipo Akakomugi para variedades italianas, no início deste século, por Strampelli, tendo sido

utilizados a partir daí em cultivares modernas (LAW et al., 1978). Rht8 está localizado no braço curto do cromossomo 2D e encontra-se fortemente ligado ao alelo Ppd1, que confere insensibilidade ao fotoperíodo (WORLAND et al., 1987). Rht9 está localizado no braço curto do cromossomo 7B (WORLAND et al., 1980). Estudos independentes feitos com Rht8 demonstraram que ele reduz a altura em cerca de 9% e o rendimento em 5% (WORLAND et al., 1987). Provavelmente, muitas cultivares de trigo do leste europeu possuem esses dois genes derivados do germoplasma italiano (WORLAND et al., 1987).

Outros genes Rht maiores encontrados no trigo hexaplóide incluem Rht4, Rht5, Rht7 e Rht12 (WORLAND et al., 1987). Rht12 é conhecido como o único gene dominante de manismo conhecido em trigo. O alelo foi induzido por tratamento com raio X na variedade Karcag e reduz a altura em 46% (KONZAK et al., 1984). Análises iniciais mostraram que ele não reduz o rendimento, mas a incorporação em variedades comerciais ainda tem que ser realizada (WORLAND et al., 1987).

Em nível mundial, os genes Rht1 e Rht2 foram os mais utilizados para reduzir a altura. Em uma série de experimentos conduzidos sob diferentes condições climáticas encontradas em regiões tritícolas de baixa latitude no mundo, HOOGENDOORN et al. (1988) encontraram que as linhas quase-isogênicas portadoras dos genes Rht1 e, ou, Rht2 ou Rht3 produzem 10 a 25% mais que suas irmãs altas. Já GALE et al. (1981) apontaram que a análise de geração F<sub>3</sub> de plantas tetraplóides semi-anãs, derivadas do cruzamento entre Norin 10 e *Triticum durum*, indica a existência de correlação positiva entre estatura e rendimento, bem como entre estatura e peso de sementes. Segundo DECKARD et al. (1977), os genes Rht1 e Rht2, derivados de Norin 10, não mostram efeito sobre a atividade da enzima nitrato-redutase ou sobre a eficiência das plantas em translocarem o N, não interferindo, portanto, no rendimento de grãos e no conteúdo de proteínas destes. KNOTT (1986), por sua vez, verificou que os genótipos semi-anões apresentam maior

produtividade que os altos, talvez devido a um maior número de grãos por espiga ou de espigas/área. Contudo, DECKARD et al. (1977) discordam e concluem não haver associação entre semnanismo e concentração de proteína no grão. Estes autores observaram que o teor de proteína e o valor de sedimentação dos grãos das linhas semi-anãs são significativamente inferiores aos das altas.

GALE (1979) determinou que o gene Rht2 afeta positivamente o número de grãos por espiga, bem como o número de perfilhos/planta. Por outro lado, seria potencialmente desvantajoso em relação ao tamanho e à concentração de proteína nos grãos. Também GALE e LAW (1976) registram que o gene Rht2 afetaria positivamente o rendimento de grão em trigo, na medida em que aumentaria o número de grãos por espiga. GALE e YOUSSEFIAN (1985) afirmam que os genes Rht1, Rht2 e Rht3 realmente têm efeito positivo sobre o número de grãos por espiga e o perfilhamento em trigo, mas negativo sobre o tamanho do grão.

Uma vez que Rht1 e Rht2 são dois genes parcialmente recessivos, com ação aditiva a supressora sobre a altura, e que diferem quanto à sua contribuição para o aumento do número de perfilhos e da fertilidade das espiguetas, GALE et al. (1981) sugerem que seria vantajoso tê-los juntos em um programa de melhoramento que vise obter variedades semi-anãs com alta produtividade.

Infelizmente, problemas de instabilidade cromossômica recorrente têm sido relatados com cultivares portadoras de Rht1 e Rht2. WORLAND e LAW (1985), em seus trabalhos com genótipos semi-anões de trigo, relatam a ocorrência de plantas mais altas em cultivares portadores dos genes Rht1 e Rht2, fato que tem causado problemas de certificação de sementes na Inglaterra. A hipótese levantada pelos autores para tal fenômeno seria a de que esse material apresentaria aneuploidia, principalmente os monossômicos, para os cromossomos onde tais genes estariam localizados. SUÁREZ e FAVRET (1986) também encontraram maiores índices de aneuploidia em

cultivares de trigo semi-anões (3-11%), sugerindo ser esta a provável explicação para a alta variabilidade.

No Brasil, o caso mais conhecido de desuniformidade foi o do cultivar IAS 54, que chegou a ocupar 35% da área cultivada com trigo no Rio Grande do Sul. GOMES et al. (1974) descreveram a grande variação observada e a impossibilidade de purificar as diversas linhas selecionadas dentro deste cultivar. IAS 54 tem Norin 10 como um dos seus genitores (SOUSA, 1994). Segundo FERNANDES e ZANETTINI (1988), o desconhecimento do mecanismo que introduz continuamente desviantes leva o sistema de produção de sementes a trabalhar sem ter a seu dispor todos os fatos, os conhecimentos e a compreensão necessária para conviver com esse problema, o qual tenderá a aumentar sempre que for usado, no melhoramento, germoplasma com instabilidade cromossômica recorrente.

NANDPURI e FOOTE (1958), em estudos de cruzamentos entre Norin 10 e as variedades normais Alba, White Winter e White Holland, encontraram que a maior altura foi parcialmente dominante sobre a menor altura e que um número reduzido de genes controla a altura da planta. MERKLE e ATKINS (1964) chegaram à mesma conclusão com base no estudo do cruzamento de uma linhagem semi-anã do cruzamento Norin 10 x (Nebraska 60 x Mediterranean-Hope) com Milam, uma variedade de altura normal. Dados de comprimento do colmo de plantas F<sub>2</sub> do cruzamento de genótipos semi-anões com variedades normais, obtidos por ALLAN e VOGEL (1963), mostraram distribuição normal e valor da herdabilidade muito alto, sugerindo que o comprimento do colmo é controlado por poucos genes. JOHNSON et al. (1966), estudando a herança para altura, a partir do cruzamento entre Seu Seun 27 (possui um gene de seminanismo) e a variedade Blue Jacket, de altura normal, concluíram que a ação gênica responsável pela altura foi principalmente aditiva e que o número de genes que controlam a altura da planta foi calculado como sendo três. Já POWELL e SCHLEHUBER (1967), estudando a herança da condição de seminanismo dos

cruzamentos de trigo entre as seleções de Norin 10-Brevor e o cultivar Concho, de altura média, encontraram um gene maior, não-dominante, controlando a maior variabilidade para a altura da planta, e as plantas F<sub>1</sub> tiveram altura intermediária, sugerindo, basicamente, efeitos genéticos aditivos.

### **2.2.2. Ciclo**

O trigo é o cereal mais amplamente adaptado, sendo cultivado na maioria dos países. Isto se deve, em parte, à utilização de genes que controlam o tempo de florescimento, tanto que melhoristas têm sido capazes de ajustar o ciclo de vida às diferentes condições ambientais (WORLAND et al., 1987). O mais importante para isso são os genes responsáveis pela resposta fotoperiódica e vernalização, os quais regulam a necessidade de dias longos ou frios, respectivamente, antes que o desenvolvimento floral possa ser processado. A terceira categoria de genes que afetam o tempo de florescimento inclui aqueles necessários à própria existência. Esses são genes que influenciam a taxa de desenvolvimento, independentemente dos de comprimento do dia e da vernalização (SCARTH e LAW, 1983; WORLAND, 1996).

O controle genético do florescimento é complexo, sendo influenciado por genes encontrados nos 21 pares de cromossomos do trigo hexaplóide (WORLAND et al., 1987; WORLAND, 1996). Nos cromossomos do grupo 1, localizam-se genes que inibem o florescimento. Incrementando o número de cópias do braço curto do cromossomo 1A, há retardamento no florescimento, enquanto a redução do número tem efeito oposto (LAW et al., 1978).

Os genes de maiores efeitos e, portanto, mais importantes, na determinação do tempo para o florescimento, são aqueles responsáveis pela vernalização e pela exigência fotoperiódica e os genes “por si só” responsáveis pela precocidade (WORLAND, 1996). Os genes responsáveis pela

vernalização, Vrn1, Vrn2 e Vrn3, estão localizados nos cromossomos 5A, 5B e 5D, respectivamente (LAW et al., 1985). Os genes responsáveis pelas exigências fotoperiódicas, Ppd1, Ppd2 e Ppd3, estão localizados nos cromossomos 2D, 2B e 2A, respectivamente (SCARTH e LAW, 1983; HOOGENDOORN, 1985). Os genes “por si só” responsáveis pela precocidade são bem menos caracterizados, mas é conhecida a localização deles em vários cromossomos, incluindo os braços longos dos cromossomos do grupo 2 (SCARTH e LAW, 1983; HOOGENDOORN, 1985; WORLAND, 1996).

SOUSA et al. (1986), em um trabalho de retrocruzamento, no intuito de incorporar precocidade nos cultivares de trigo CNT8, CNT10 e Jacuí, encontraram facilidade em introduzir esta característica, sugerindo que a herança é monogênica ou oligogênica. Em algumas regiões, os cultivares de ciclo curto apresentam algumas vantagens em relação aos de ciclo longo. Entre os aspectos importantes estão menor exposição a doenças, influência negativa de altas temperaturas no espigamento e excesso ou falta de chuva no período final de desenvolvimento da planta. A precocidade também é importante na sucessão com a cultura de verão a ser estabelecida na mesma área de plantio (SOUSA et al., 1986).

FEDERIZZI et al. (1982) citam que, no mínimo, há três fatores genéticos ou blocos gênicos controlando o ciclo do plantio ao espigamento. Enquanto os trigos de ciclo longo carregam alelos recessivos em todos os três locos, os de ciclo curto podem portar um, dois ou três genes dominantes. A herdabilidade estimada para a característica foi alta.

Numa série de experimentos, tem-se demonstrado que o gene Ppd1 acelera em quatro a oito dias o período do plantio ao espigamento, porém apresenta uma série de efeitos pleiotrópicos. Em todos os experimentos, Ppd1 tendeu a reduzir o perfilhamento, o período de tempo para o perfilhamento, o número de internódios e, conseqüentemente, a altura da planta; e, na média, diminuiu duas espiguetas por espiga (WORLAND et al., 1987; BÖRNER et al., 1993; WORLAND, 1996).

Os genótipos de trigo de primavera desenvolvidos pelo CIMMYT apresentam, em geral, insensibilidade ao fotoperíodo e não exigem vernalização. Por isso, possuem ampla adaptação em todo o mundo, principalmente em regiões tropicais. As linhas Veery eram os trigos de primavera mais produtivos do mundo, na década de 80. Apesar de serem insensíveis ao fotoperíodo e não exigirem frio para passar à fase reprodutiva, elas possuem como um dos seus progenitores o cultivar russo Kavkas, que é um trigo de inverno. Portanto, as linhas Veery podem ser portadoras de genes para vernalização (VILLAREAL et al., 1991).

### **2.2.3. Produção de grãos**

O rendimento de cereais como o trigo pode ser descrito pelo produto dos componentes primários, número de espigas por unidade de área, número de grãos por espiga e peso de mil grãos. O rendimento alcança seu máximo valor quando se encontra a melhor combinação dos componentes citados. Existe a possibilidade, entretanto, de se produzirem efeitos oscilatórios e compensatórios entre os componentes (PARODI, 1975; FRANK e BAUER, 1996).

O número de espigas por unidade de área depende da densidade de plantio e da capacidade de perfilhamento (WORLAND et al., 1987). O perfilhamento é um mecanismo que capacita o vegetal a explorar melhor o ambiente (SANFORD e UTOMO, 1995).

Após o surgimento das primeiras folhas, ramificações denominadas perfilhos desenvolvem-se a partir de gemas localizadas no ângulo formado pelas folhas e pelo colmo, posicionados logo abaixo ou mesmo na linha da superfície do solo. Ao conjunto formado por esses tecidos meristemáticos e o primeiro nó da planta, que darão origem a folhas, raízes e afilhos, dá-se o nome de ponto de crescimento ou coroa (KIRBY e APPLEBY, 1987). Os perfilhos emergem alternadamente. Os dois perfilhos iniciais surgem de forma

que a gema que irá originar o segundo está mais próxima do solo que a outra. De início, cada colmo lateral encontra-se envolvido em uma folha semelhante ao coleóptilo, conhecido por prófilo. Rapidamente, as folhas de cada perfilho emergem e a planta passa a contar com dois colmos: o principal, ou plantamãe, e o secundário. Os próximos podem aparecer tanto a partir do colmo principal, acima dos outros dois, como dos nós mais inferiores dos colmos secundários, constituindo-se, então, em estruturas terciárias, e assim por diante (KIRBY e APPLEYARD, 1987).

Várias pesquisas têm demonstrado que o número de espigas por unidade de área é, freqüentemente, o componente de rendimento com maior variação e mais fortemente associado com o rendimento de grãos (FISCHER et al., 1977; SANFORD e UTOMO, 1995). Contudo, a importância da capacidade de perfilhamento é discutida; segundo Donal (1981), citado por SANFORD e UTOMO (1995), cultivares de trigo com alta capacidade de perfilhamento são piores competidores do que aqueles com pouco ou nenhum afilho, sob densidades para altos rendimentos. KULSHURESTHA e CHOWDHURY (1987) relataram perda de 36,5% da matéria seca, atribuída à morte de perfilhos, em cinco cultivares de trigo de primavera, cultivados sob diferentes condições ambientais. Eles propuseram selecionar para um número moderado de perfilhos durante a fase vegetativa, combinado com alta porcentagem de afilhos úteis na maturação.

Tanto fatores ambientais como genéticos determinam a capacidade de perfilhamento em trigo. A temperatura, o volume de distribuição das chuvas, a radiação luminosa e outros fatores climáticos também exercem importante papel sobre esse processo, assim como as condições físicas e químicas do solo e a densidade de semeadura. No entanto, a questão do perfilhamento está ligada fundamentalmente ao aspecto nutricional, de modo que o número de perfilhos de plantas oriundas até da mesma espiga ou espiguetas depende daquelas condições externas que favorecem ou retardam suas funções nutritivas (KIRBY e APPLEYARD, 1987). Percival (1974), citado por

KIRBY e APPLEYARD (1987), num trabalho com 16 cultivares de trigo, encontrou grãos maiores produzindo, em média, 8,1 colmos por planta, enquanto os menores produziam uma média de 4,4.

Genes localizados nos cromossomos 1B, 1D, 2A, 2B, 2D, 3D, 4A, 4B, 4D, 5A e 6A são, de alguma maneira, responsáveis pela emissão de perfilhos (WORLAND et al., 1987).

No estudo de herança do caráter, Nreves (1937), citado por EDWARDS et al. (1976), aponta que o perfilhamento se acha governado por um único par de genes, sendo dominante o perfilhamento mediano de um dos pais, sobre o abundante de outro. Já EDWARDS et al. (1976) verificaram apenas efeito de aditividade, sendo possível a seleção para o caráter nas primeiras gerações segregantes. KETATA et al. (1976) encontraram, além da aditividade, a epistasia envolvida no controle do número de perfilhos, o que diminui as perspectivas de eficiência na seleção nas primeiras gerações. Além disso, SANFORD e UTOMO (1995) encontraram baixa herdabilidade (0,14 a 0,19) para a característica, porém com alta correlação ( $r=0,58$ ) com o rendimento de grãos. Alta correlação entre o número de espigas por planta e o rendimento de grãos também foi obtida por FONSECA e PATTERSON (1968), BHATT (1973) e SHRISVASTAVA et al. (1980).

A inflorescência do trigo é uma espiga composta, dística. Consiste de uma haste sinuosa e segmentada, denominada ráquis, na qual se dispõem as espiguetas (WORLAND et al., 1987). O comprimento médio da inflorescência do trigo varia de 6 a 18 centímetros, com média de 20 espiguetas e densidade entre 14 e 36 por 10 centímetros de ráquis (KIRBY e APPLEYARD, 1987).

A unidade da espiga do trigo é a espiguetas, a qual nada mais é do que um diminuto colmo modificado. São constituídas por duas a nove flores, ou floretes, dispostas alternadamente na ráquis e protegidas por duas brácteas, as glumas. As flores são hermafroditas, formando um grão a partir de cada flor; portanto, uma espiguetas pode possuir de dois a nove grãos (Peterson et al., 1982, citados por KIRBY e APPLEYARD, 1987).

Pela seqüência obedecida no seu desenvolvimento, a inflorescência do trigo caracteriza-se por ser do tipo determinado. O número de espiguetas que irá apresentar é definido já na alongação do meristema apical, antes que as espiguetas e as partes da flor iniciem sua diferenciação (KIRBY e APPLEYARD, 1987).

Nos estádios iniciais de desenvolvimento da espiguetas, oito a nove flores podem ser reconhecidas, mas não chegam a produzir este número de grãos nas condições normais de campo. Tão logo as três ou quatro primeiras flores alcançam certo desenvolvimento, as outras quatro a cinco cessam o seu crescimento e as reservas de seus tecidos se exaurem, indo contribuir para a nutrição daquelas mais basais, ainda em desenvolvimento (Peterson et al., 1982, citados por KIRBY e APPLEYARD, 1987). Isto acontece também com uma ou mais espiguetas que se encontram na base da espiga, que, por problemas de atraso no desenvolvimento, podem não formar grão (KIRBY e APPLEYARD, 1987).

A fertilidade da espiguetas é, sem dúvida, o maior determinante do rendimento final da planta (WORLAND et al., 1987). Outros trabalhos também têm comprovado que a produção de grãos está correlacionada positivamente com o número de grãos por espiguetas (CAMARGO e OLIVEIRA, 1983; SOUSA e DEL DUCA, 1984; BRUM et al., 1988). Muitos genes influenciam esse caráter. Efeitos diretos no aumento da fertilidade têm sido observados para todos os alelos de seminismo, insensíveis ao GA, Rht1, Rht2 e Rht3, e o alelo Rht1 da variedade Saitama (WORLAND et al., 1987). Em aneuplóides do cultivar Chinese Spring, a perda de cromossomos do grupo 2 reduz o número de grãos, devido a efeitos adversos na fertilidade feminina, enquanto nulissômicos para o grupo 6 têm reduzida fertilidade do pólen; como consequência, tem-se esterilidade parcial (Sears, 1954, citado por WORLAND et al., 1987). O gene recessivo ms1, para macho-esterilidade completa, localiza-se no braço  $\beta$  do cromossomo 4A (Barlow e Driscoll, 1981, citados por WORLAND et al., 1981). Fenótipo similar resulta de

aneuplóides para este cromossomo ou parte deste braço (WORLAND et al., 1987). O gene Ft que aumenta a fertilidade da espigeta, proveniente da variedade Mara, está localizado no braço curto do cromossomo 2D. Este gene, presente na variedade Mara, tem conferido 8 a 10% do aumento no rendimento (WORLAND et al., 1987).

O tamanho do grão é influenciado por muitos genes, a maioria deles provavelmente relacionados com efeitos indiretos de genes para outras características, como os genes para fertilidade da espigeta, vernalização e altura (WORLAND et al., 1987). Todavia, alguns efeitos genéticos para tamanho do grão que não estão associados com mudanças em outras características têm sido relatados. Chojecki et al. (1985), citados por WORLAND et al. (1987), usando nonossômicos recíprocos, mostraram que os cromossomos 1A, 1D e 7A têm efeito direto no tamanho do grão, sem efeitos compensatórios no número de grãos por espiga.

O incremento no tamanho do grão é resultado da maior taxa de divisão celular do endosperma, produzindo mais células no endosperma no tempo útil para sua formação (WORLAND et al., 1987).

Vários trabalhos têm comprovado que a produção de grãos está correlacionada com o número de grãos por espiga (HSU e WALTON, 1971; KNOTT e TALMUADAR, 1971; NASS, 1973; BRIGGS e AYTENFISU, 1980; BOREJEVIC e WILLIANS, 1982; GEBEYEHOU et al., 1982; YUNUS e PARODA, 1982), com o peso de mil grãos (JOHNSON et al., 1966; ANAND et al., 1972; McNEAL et al., 1978; LEDENT, 1982; SHARMA et al., 1982; SINGH et al., 1982; CAMARGO e OLIVEIRA, 1983). Contudo, estes dois caracteres são correlacionados negativamente (FONSECA e PATTERSON, 1968; KNOTT e TALMUADAR, 1971; SOUSA e DEL DUCA, 1984; BRUM et al., 1988).

Heterose para rendimento de grãos tem sido verificada na maioria dos experimentos em trigo. GEBRE-MARIAM et al. (1988) obtiveram heterose

de 38% em relação aos melhores pais e de 70% em relação aos piores pais, em seis cruzamentos, para rendimento de grãos.

Efeitos genéticos aditivos, de dominância, de sobredominância e interações epistáticas, havendo predominância dos primeiros, explicam a variabilidade genética existente no trigo, para rendimento de grãos (BHATT, 1973; KHALIFA e QUALSET, 1975; WORLAND et al., 1987; GEBRE-MARIAM et al., 1988; QUAIL et al., 1989; CARVER, 1996).

### **3. MATERIAL E MÉTODOS**

#### **3.1. Genótipos**

Foram utilizados nove cultivares de trigo (*Triticum aestivum* (L.) Thell). Esses cultivares são fenoticamente bem divergentes. É fácil identificá-los por mais de uma série de caracteres morfológicos, como: ciclo, altura, hábito de crescimento, capacidade de perfilhamento, formato da espiga, características de gluma como pubescência, cor, comprimento, largura, forma do ombro, largura do ombro, forma da quilha e dente gluma, coloração das folhas e, principalmente, produção de grãos.

##### **3.1.1. Anahuac 75**

Criado pelo CIMMYT, foi obtido do cruzamento entre II 12300//LERMA ROJO 64/8156/3/ NORTEÑO 67 (SOUSA, 1994). Foi introduzido no Brasil e lançado, em 1981, no Paraná. Atualmente, é recomendado nos estados de Mato Grosso do Sul, São Paulo, Minas Gerais, Goiás, e Distrito Federal, e, para cultivo em solos com menos de 5% de saturação de  $Al^{+3}$ , no Paraná. Nos estados da região tritícola centro brasileira, é cultivado no sistema de trigo irrigado. No Paraná, no período de 1983 a

1992, foi o cultivar mais plantado. É moderadamente resistente à ferrugem do colmo (*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*), resistente ao acamamento sob cultivo sem irrigação e moderadamente suscetível sob irrigação. É da classe comercial tipo superior.

### **3.1.2. BH 1146**

Foi criado e lançado para o cultivo pelo Instituto Agronômico de Belo Horizonte em 1955. Foi obtido do cruzamento entre PG1//FRONTEIRA/MENTANA (SOUSA, 1994). Atualmente é recomendado nos estados de Mato Grosso do Sul, São Paulo, Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso e Distrito Federal, sendo cultivado como trigo de sequeiro. É de porte alto. Apresenta tolerância à seca e, ou, ao calor. Valorizado internacionalmente pela tolerância ao Al<sup>+3</sup> tóxico, pela tolerância à mancha-marrom (*Bipolaris sorokiniana*) e pela tolerância à mancha bronzeada da folha de trigo (*Drechslera tritici-repentis*). É o cultivar de trigo há mais tempo em recomendação.

### **3.1.3. Trigo BR 10 - Formosa**

Foi criado e lançado para o cultivo, em 1983, pelo CPAC/EMBRAPA. Foi obtido por seleção no cultivar ALONDRA 45D 6301/NAIHARE 60//WEIQUE/ RED MACE /3/ CIANO \* 2/ CHRIS (SOUSA, 1994). Atualmente é recomendado em Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso e Distrito Federal no sistema irrigado. Apresenta bom potencial produtivo, resistência ao acamamento e à ferrugem do colmo. Mostra problemas quanto à qualidade industrial para a panificação, pois apresenta a translocação cromossômica 1B/1R, proveniente do Weique.

### **3.1.4. Trigo BR 26 - São Gotardo**

Criado pelo CIMMYT, foi obtido do cruzamento entre KAVKAZ/BUHO SIB//KALIAN/ BLUEBIRD, VEERY SIB. Foi introduzido

e lançado para cultivo em 1988, conjuntamente pelo CPAC/EMBRAPA (Centro de Pesquisa Agrícola do Cerrado da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária) localizado em Planaltina-DF, e pela Cooperativa Agrícola de Cotia. Atualmente é recomendado no estado de Minas Gerais, podendo ser cultivado tanto como trigo irrigado ou de sequeiro. Apresenta bom potencial produtivo, pois é uma linha VEERY, e resistência ao acamamento e à ferrugem do colmo. Por ter o braço curto do cromossomo 1R do centeio no lugar do braço curto do cromossomo 1B (translocação cromossômica 1B/1R), apresenta problemas relativos à qualidade industrial para a panificação.

### **3.1.5. CEP 24 - Industrial**

Foi criado e lançado para o cultivo, em 1992, pela FUNDACEP/FECOTRIGO (Fundação Centro de Experimentação e Pesquisa da Federação das Cooperativas de Trigo e Soja do Rio Grande do Sul), localizada em Cruz Alta-RS. Foi obtido do cruzamento entre BR3/ CEP 7887//CEP7775/CEP11 (SOUSA, 1994). Atualmente é recomendado nos estados de Rio Grande do Sul e Santa Catarina, para o cultivo em solos com mais de 5% de saturação de Al<sup>+3</sup>. Apresenta resistência à ferrugem da folha (*Puccinia recondita* f. sp. *tritici*) e ao oídio (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*) e boa tolerância às manchas foliares. A classe comercial é do tipo superior, porém, sendo suscetível à germinação na espiga, poderá a passar a trigo comum. É um cultivar de porte alto e suscetível ao acamamento.

### **3.1.6. EMBRAPA 15**

Foi criado e lançado para o cultivo, em 1992, pelo CNPT/EMBRAPA (Centro Nacional de Pesquisa de Trigo da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária), localizado em Passo Fundo-RS. Obtido do cruzamento entre CNT 10/BR5// PF 75172/ SEL TIFTON 72-79 (SOUSA, 1994). Atualmente é recomendado nos estados de Rio Grande do Sul e Santa Catarina. É resistente

à ferrugem do colmo e ao vírus do mosaico comum do trigo. Não está sendo muito cultivado, provavelmente porque o grão é classificado como comum, quanto à classe comercial.

### **3.1.7. EMBRAPA 16**

Foi criado e lançado para o cultivo, em 1992, pelo CNPT/EMBRAPA. Foi obtido do cruzamento entre HULHA NEGRA/ CNT 7//AMIGO/CNT 7 (SOUSA, 1994). Atualmente é recomendado nos estados de Rio Grande do Sul e Santa Catarina, nas zonas A2, B, C, D, E e F, para cultivar solos com mais de 5% de saturação de  $Al^{+3}$ . É resistente à ferrugem do colmo, ao oídio e ao vírus do mosaico comum do trigo. Na safra agrícola de 1996, foi o cultivar mais plantado no sul do Brasil. Devido à quebra da resistência à ferrugem da folha e a problemas com a sua suscetibilidade à germinação na espiga, tende a ser substituído por outros cultivares.

### **3.1.8. EMBRAPA 21**

Foi criado e lançado para o cultivo, em 1993, pelo CPAC/EMBRAPA. Foi obtido do cruzamento entre PAT 10/ALONDRA SIB//VEERY 5. Atualmente, é recomendado nos estados de Goiás, Distrito Federal e Minas Gerais. Possui resistência à ferrugem da folha, à ferrugem do colmo e à mancha bronzeada da folha de trigo. Poderá vir a substituir, parcialmente, o cultivar BH 1146 no sistema de trigo de sequeiro, nos estados onde é recomendado.

### **3.1.9. EMBRAPA 22**

Foi criado pelo CIMMYT, introduzido e lançado para o cultivo, em 1993, pelo CPAC/EMBRAPA. Foi obtido do cruzamento entre VEERY SIB/3/ KLTO SIB/PAT 19//MO/JUPATECO. Atualmente é recomendado nos

estados de Goiás, Distrito Federal e Minas Gerais. A demanda por sementes deste cultivar é muito grande, porque ele é do tipo superior. É recomendado para cultivo no sistema irrigado, apesar de apresentar problemas de acamamento.

### **3.2. Obtenção de sementes híbridas**

Foram realizados todos os cruzamentos dois a dois entre os nove genitores, obtendo-se 36 híbridos  $F_1$  e seus recíprocos.

As sementes híbridas foram produzidas em 1994. Para sua obtenção foram semeados, em 10/07, 20/07 e 30/07, os cultivares na área experimental do Setor de Agronomia do Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal de Viçosa. O tamanho da parcela foi de duas linhas de 2 metros, espaçadas em 30 cm. O trigo foi cultivado no sistema de irrigação por aspersão.

No início do espigamento, quando as espigas ainda estavam parcialmente envoltas pela folha-bandeira, correspondendo 10 a 10.1 na escala de Feeks e Large (LARGE, 1954), cortou-se a extremidade superior de todas as espiguetas com uma tesoura, retiraram-se as três anteras de cada flor com uma pinça, cobrindo as espigas com um saquinho de papel impermeável; após o período de um a três dias, realizou-se a polinização. Para realizar a polinização, cortou-se a extremidade superior das espiguetas de duas espigas, que estavam no início da antese, deixando ao sol por 2 a 5 minutos. Fez-se a abertura da extremidade superior do saquinho, da espiga anteriormente emasculada, que estava fechada com um grampo, e, por meio de movimentos giratórios das duas espigas, preparadas anteriormente, fez-se a polinização. Posteriormente, a parte superior do saquinho foi fechada com grampos.

Quando os grãos das espigas polinizadas manualmente encontravam-se em maturação fisiológica, foi realizada a colheita. Para cada cruzamento trabalhou-se com cinco espigas e foram obtidas, no final, mais de 100 sementes para cada um dos 72 cruzamentos, quantidade suficiente para a realização do experimento de análise dialélica.

As sementes dos cultivares CEP 24 - Industrial, EMBRAPA 15 e EMBRAPA 16 foram fornecidas pelo CNPT/EMBRAPA. As sementes dos cultivares ANHAHUAC, BH 1146, Trigo BR10 - Formosa, Trigo BR 26 - São Gotardo, EMBRAPA 21 e EMBRAPA 22 foram fornecidas pelo CPAC/EMBRAPA.

### **3.3. Caracterização do experimento de análise dialélica**

O experimento foi conduzido em área experimental pertencente ao Setor de Agronomia do Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal de Viçosa (UFV).

Utilizou-se o delineamento em blocos ao acaso, com três repetições. Dos 81 tratamentos, fizeram parte 9 genitores, 36 híbridos F<sub>1</sub> e seus 36 híbridos recíprocos. Cada parcela foi constituída por duas fileiras de 1,0 metro de comprimento, com 20 plantas por parcela. O espaçamento adotado foi o de 0,30 metro entre fileiras e 0,10 metro entre plantas.

Instalou-se bordadura com o cultivar de Trigo BR 26 - São Gotardo, composta de duas plantas nas extremidades e duas linhas nas laterais, com o mesmo espaçamento adotado para o experimento. A semeadura foi realizada em 23 de maio de 1995.

As adubações de plantio e de cobertura foram feitas de acordo com a análise de solo e com as recomendações da Comissão Centro-Brasileira de Pesquisa de Trigo. Utilizaram-se 300 kg/ha do fertilizante 04-14-08 no plantio e 30 kg/ha de N em cobertura, na forma de sulfato de amônia. As irrigações foram realizadas por aspersão. Os demais tratamentos culturais foram realizados de acordo com o recomendado para a cultura.

Foram avaliados os seguintes caracteres agronômicos:

a) Ciclo (CL) - período do plantio ao espigamento, em dias; considerou-se parcela espigada quando 50% das espigas da parcela emergiram completamente da folha-bandeira, o que equivale a 10.1 na escala de crescimento de Feekes e Large (LARGE, 1954).

Os demais caracteres agronômicos, com exceção da produtividade, foram obtidos a partir da média de uma amostra de 10 plantas tomadas ao acaso da parcela.

b) Altura da planta (AP) – medida, em cm, da superfície do solo até o ápice das espigas, excetuando as aristas.

c) Número de espigas por planta (NEP) – considerou-se toda a espiga que possuía um ou mais grãos.

d) Número de espiguetas estéreis na base das espigas/planta (NEEP) - foram consideradas todas as espiguetas na base da espiga que não produziram grãos.

e) Número de espiguetas estéreis na base/espiga (NEEE) - quociente entre o número de espiguetas estéreis na base das espigas/planta (item d) e o número de espigas por planta (item c).

f) Número de espiguetas férteis/planta (NEFP) - número de espiguetas férteis que produziram um ou mais grãos, de todas as espigas da planta.

g) Número de espiguetas férteis/espiga (NEFE) - quociente entre o número de espiguetas férteis/planta (item f) e o número de espigas por plantas (item c).

h) Número de grãos/planta (NGP).

i) Número de grãos/espiga (NGE) - quociente entre o número de grãos/espiga (item h) e o número de espigas por planta (item c).

j) Número de grãos/espiguetas (NGEP) - quociente entre número de grãos/planta (item h) e o número de espiguetas férteis/planta (item f).

k) Peso de grãos/planta (PGP) - avaliado, em gramas, a partir da pesagem do número de grãos/planta (item h).

l) Peso de mil grãos (PMG) - avaliado, em gramas, a partir das plantas do item h.

m) Produtividade (PR) - avaliada, em kg/ha, a partir da relação entre a área da útil da parcela ( $0,60 \text{ m}^2$ ) e a sua produção, com a área de um ha ( $10.000^2$ ).

Para estimar a diversidade genética dos progenitores, foram utilizados os valores obtidos no experimento de análise dialélica.

Todas as análises biométricas foram realizadas com o auxílio do programa GENES (CRUZ, 1997).

### **3.4. Análise de variância dos genitores**

Procedeu-se à análise de variância para cada caráter agrônomico individual dos nove genitores, conforme o modelo estatístico descrito a seguir:

$$Y_{ij} = \mu + G_i + B_j + E_{ij}$$

em que

$Y_{ij}$  = observação na j-ésima repetição do i-ésimo genitor;

$\mu$  = média geral do experimento;

$G_i$  = efeito do i-ésimo genitor;

$B_j$  = efeito do j-ésimo bloco; e

$E_{ij}$  = efeito do erro experimental.

Como os resultados obtidos são válidos apenas para os genitores escolhidos, adotou-se o modelo fixo.

O esquema da análise de variância e as esperanças do quadrado médio deste modelo estatístico são apresentados no Quadro 1.

Os parâmetros genéticos avaliados foram:

#### **a) Variância fenotípica**

A variância fenotípica entre as médias dos genitores é dada pela razão entre o quadrado médio de genótipo e o número de repetições:

$$\hat{\sigma}_F^2 = \frac{QMG}{r}$$

Quadro 1 - Esquema de análise de variância e as esperanças de quadrados médios de um experimento em blocos casualizados

FV	GL	QM	E(QM)	F
Blocos	r-1	QMB	$\sigma_e^2 + g \sigma_b^2$	
Genótipos	g-1	QMG	$\sigma_e^2 + r \phi_g$	QMG/QMR
Resíduos	(r-1)(g-1)	QMR	$\sigma_e^2$	

$$\phi_g = \sum_{i=1}^g G_i^2 / g - 1$$

em que r = número de repetições (3 blocos); g = número de genótipos (9 genitores);  $\sigma_e^2$  = componente de variância associada ao erro experimental; e  $\phi_g$  = estimador de componente quadrático que expressa a variabilidade genotípica entre os genitores.

#### b) Variância ambiental

É estimada por meio do quadrado médio do resíduo, dividido pelo número de repetições:

$$\hat{\sigma}^2 = \frac{\hat{\sigma}_e^2}{r} = \frac{QMR}{r}$$

#### c) Componente da variabilidade genotípica

A variabilidade genotípica entre médias dos genitores corresponde ao componente quadrático  $\phi_g$ . Seu estimador é:

$$\hat{\phi}_g = \frac{QMG - QMR}{r}$$

#### d) Coeficiente de determinação genotípico

É obtido a partir da relação entre o componente de variabilidade genotípica ( $\hat{\phi}_g$ ) e a variância fenotípica ( $\hat{\sigma}_F^2$ ):

$$H^2 = \frac{\hat{\phi}_g}{\hat{\sigma}_F^2}$$

### e) Coeficiente de variação genotípico

É obtido através da relação entre a raiz quadrada do componente de variabilidade genética e a média do experimento em porcentagem:

$$CV_g = 100 \sqrt{\hat{\phi}_g}$$

### f) Razão CVg/CVe

É obtida da relação entre coeficiente de variação genotípico e coeficiente de variação experimental:

$$\frac{CV_g}{CV_e} = \sqrt{\frac{\phi_g}{\sigma_F^2}}$$

Para cada caráter, aplicou-se o teste F para avaliação da significância da hipótese  $H_0: G_1 = G_2 = \dots G_g = 0$ . Quando o valor de F calculado foi significativo, realizaram-se comparações entre as médias, pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade.

## 3.5. Estudo de diversidade genética dos genitores

Neste experimento, estudou-se a diversidade genética dos genitores, baseando-se em técnicas multivariadas, como análise de agrupamento e variáveis canônicas.

Na análise de agrupamento, foram utilizados o algoritmo de Tocher, citado por RAO (1952), e a distância generalizada de Mahalanobis. Por meio da análise de variáveis canônicas, avaliou-se a dissimilaridade dos genótipos, por intermédio de uma dispersão gráfica, utilizando as duas primeiras variáveis canônicas.

Em ambas as metodologias, os caracteres agronômicos mais adequados para estudos de diversidade genética seriam aqueles que proporcionassem maior discriminação entre os genótipos testados.

Por apresentar alta correlação com outros caracteres agronômicos, foram eliminados das avaliações de diversidade genética os caracteres NEEE, NEFE, NGE, NGEP, PGP e PR. Com isso, eliminaram-se problemas relativos à multicolinearidade.

Estudou-se, ainda, a importância relativa dos oito caracteres agronômicos na divergência dos progenitores, adotando-se a metodologia de SINGH (1981), que é uma técnica multivariada que utiliza a distância generalizada de Mahalanobis.

O detalhamento das metodologias utilizadas é apresentado a seguir.

### 3.5.1. Distância generalizada de Mahalanobis

Esta medida é mais apropriada quando há disponibilidade das estimativas da correlação residual entre os caracteres em estudo. MAHALANOBIS (1936) assim definiu a distância entre dois genótipos  $i$  e  $i'$  ( $D_{ii'}^2$ ):

$$D_{ii'}^2 = \sum_{j=1}^n \sum_{j'=1}^n w_{jj'} d_j d_{j'}$$

em que

$n$  - número de caracteres;

$w_{jj'}$  - elemento da  $j$ -ésima linha e  $j'$ -ésima coluna da inversa da matriz de variâncias e covariâncias residuais; e

$d_j$  - diferença entre as médias do  $j$ -ésimo caráter nas duas populações, ou genitores considerados.

Matricialmente, pode-se escrever:

$$D_{ii'}^2 = \delta_x' E^{-1} \delta_x$$

em que

$$\mathbf{d}' = [d_1, d_2, \dots, d_j, \dots, d_n];$$

$$d_j = X_{ij} - X_{i'j}, \text{ para cada } j; \text{ e}$$

E = matriz de variâncias e covariâncias residuais entre variáveis originais.

Uma técnica que tem sido largamente usada na avaliação da diversidade genética, por intermédio da estatística  $D^2$  de Mahalanobis, é a da condensação pivotal, por apresentar, dentre outras características úteis, o fornecimento da combinação linear para a transformação do conjunto de variáveis correlacionadas  $X_j$  em variáveis independentes  $Z_j$ . Este procedimento transforma a matriz E em I (identidade). Neste caso, a distância generalizada de Mahalanobis pode ser obtida por:

$$D_{ii'}^2 = \delta'_z I \delta = \delta'_z \delta = \sum_{j=1}^n (Z_{ij} - Z_{i'j})^2$$

em que

$Z_{ij}$  = média da j-ésima variável, obtida pelo processo de condensação pivotal. Cada variável Z tem variância residual igual a 1,0 e todas são não-correlacionadas.

Segundo RAO (1952), a técnica de condensação pivotal consiste em justapor à direita da matriz de dispersão, que se está operando, a matriz identidade. Posteriormente, transformam-se, por operações nas linhas, os elementos de cada coluna, de forma que ela tenha um na diagonal e zeros abaixo da diagonal, ou seja, é obtida uma matriz triangular superior em um processo sistemático.

A seqüência de elementos nas linhas da matriz justaposta à direita, após cada condensação, corresponde aos coeficientes de transformação linear das variáveis originais em variáveis não-correlacionadas, e o elemento da diagonal, que foi transformado na unidade, corresponde à variância daquela variável não-correlacionada.

### 3.5.2. Método de otimização de Tocher

RAO (1952) cita que este método adota o critério de que a média dos valores das distâncias intragrupos deve ser inferior à menor distância

intergrupos. Inicialmente, para a formação do primeiro grupo, identifica-se o par de genótipos que apresenta o menor valor de distância ( $D_{ii}^2$ ), na matriz de dissimilaridade entre genótipos. De acordo com o critério adotado, é avaliada a possibilidade de inclusão de outros genótipos no primeiro grupo. A entrada de um genótipo num grupo aumenta o valor médio de distância intragrupo. A inclusão ou não deste genótipo no grupo será permitida se o acréscimo no valor da distância média intragrupo não ultrapassar um valor máximo permitido. Este valor máximo pode ser arbitrariamente estabelecido ou pode corresponder ao valor máximo de  $D_{ii}^2$ , obtido no conjunto de menores distâncias envolvendo cada par de indivíduos, sendo esta a medida adotada neste trabalho.

### 3.5.3. Método do vizinho mais próximo

A partir da matriz de dissimilaridade, identificam-se os genitores mais similares, os quais são reunidos, formando o grupo inicial. Calculam-se então as distâncias daquele grupo em relação aos demais genitores e, nos estados mais avançados, em relação a outros grupos já formados (CRUZ e REGAZZI, 1994).

O processo de identificação das entidades (grupos ou genitores individuais) mais similares se repete sobre a nova matriz de dissimilaridade, cuja dimensão é reduzida a cada passo e finaliza quando todos os genitores são reunidos em um único grupo.

A distância entre um genitor  $k$  e em grupo formado pelos genitores  $i$  e  $j$  e dada por:

$$d_{(ij)k} = \min \{d_{ij}; d_{jk}\}$$

sendo  $d_{(ij)k}$  dada pelo menor elemento do conjunto das distâncias dos pares de genitores ( $i$  e  $k$ ) e ( $j$  e  $k$ ).

A distância entre dois grupos é dada por:

$$d_{(ij)(k\ell)} = \min \{d_{ik}; d_{i\ell}; d_{jk}; d_{j\ell}\}$$

ou seja, a distância entre dois grupos formados, respectivamente, pelos genitores (i e j) e (k e ℓ) é dada pelo menor elemento do conjunto, cujos elementos são as distâncias entre os pares de genitores (i e k), (i e ℓ), (j e k) e (j e ℓ) (CRUZ e REGAZZI, 1994).

### 3.5.4. Variáveis canônicas

As variáveis canônicas têm por finalidade resumir as informações do conjunto inicial de caracteres em poucos componentes, representados por combinações lineares daqueles caracteres, simplificando a análise dos dados. Assim, a divergência, influenciada a princípio por um conjunto n-dimensional (n = número de variáveis), passa a ser avaliada por um complexo bi ou tridimensional de fácil interpretação geométrica (RAO, 1952).

A técnica das variáveis canônicas consiste em transformar o conjunto de n variáveis originais em novo conjunto, funções dos  $X'_s$ , conforme descrito a seguir.

Podem ser observadas as seguintes propriedades:

a) Se  $Y_{ij}$  é uma variável canônica, logo

$$Y_{ij} = a_1 X_{i1} + a_2 X_{i2} + \dots + a_n X_{in}$$

b) Se  $Y_{ij'}$  é outra variável, tem-se

$$Y_{ij'} = b_1 X_{i1} + b_2 X_{i2} + \dots + b_n X_{in}$$

e, ainda,

$$\sum_{j=1}^n \sum_{j'=1}^n a_j a_{j'} \hat{\sigma}_{jj'} = \sum_{j=1}^n \sum_{j'=1}^n b_j b_{j'} \hat{\sigma}_{jj'} = 1$$

$$\sum_{j=1}^n \sum_{j'=1}^n a_j b_{j'} \hat{\sigma}_{jj'} = 0$$

em que

$\hat{\sigma}_{jj'}$  = covariância residual entre as características j e j'.

c) Entre todas as variáveis,  $Y_{i1}$  apresenta a maior variância,  $Y_{i2}$  a segunda maior, e assim por diante.

RAO (1952) cita que as variâncias de cada variável canônica e os coeficientes de ponderação dos caracteres podem ser estimados pela solução do sistema:

$$(E^{-1}T - \lambda_j I) \alpha_{\sim j} = \phi$$

em que a  $j$ -ésima variância é dada pelo autovalor de ordem correspondente, obtido pela solução de:

$$\det(E^{-1}T - \lambda_j I) = 0$$

em que

$\alpha_{\sim j}$  = autovetor associado ao  $j$ -ésimo autovalor de  $E^{-1}T$ , cujos

elementos são os coeficientes de ponderação dos caracteres para o estabelecimento das variáveis canônicas;

$\lambda_j$  = autovalor da matriz  $E^{-1}T$ ;

$T$  = matriz de covariâncias entre as médias dos genótipos avaliados; e

$E$  = matriz de covariâncias residuais.

Para simplificação dos cálculos, trabalha-se com os dados transformados por condensação pivotal, cuja técnica foi descrita no subitem 3.5.1. Esse processo tem a vantagem de proporcionar novas variáveis cujas variâncias residuais são iguais a um e cujas covariâncias são nulas.

Sendo  $X_1, X_2, \dots, X_n$  um conjunto de variáveis originais com matrizes de covariâncias residuais e fenotípicas dadas, respectivamente, por  $E$  e  $T$ , o processo de condensação pivotal possibilita a obtenção de um novo conjunto de variáveis  $Z_1, Z_2, \dots, Z_n$ , com matrizes de covariâncias residuais e fenotípicas dadas por  $I$  (matriz identidade) e  $T^*$ , respectivamente. Neste caso, as variáveis canônicas são estimadas a partir dos autovetores de  $T^*$ , e suas variâncias correspondem aos respectivos autovalores.

A importância relativa de cada variável canônica é dada pela razão entre a variância por ela quantificada,  $I_j$ , e o total de variância disponível.

### 3.6. Estudo das capacidades geral e específica de combinação e dos efeitos recíprocos

As análises dialélicas foram realizadas com base num dialelo 9x9, considerando os recíprocos. De posse das análises de variância de cada característica, as somas de quadrados de tratamentos foram decompostas em somas de quadrados das capacidade geral e específica de combinação e de efeitos recíprocos. Para a decomposição, utilizou-se o método 1 de GRIFFING (1956), em que o sistema dialélico consta de progenitores, híbridos  $F_1$  e híbridos  $F_1$  recíprocos.

Os genótipos utilizados nos cruzamentos foram escolhidos, não sendo, conseqüentemente, amostra ao acaso de genótipos de trigo, o que torna o modelo fixo.

O modelo estatístico utilizado foi o expresso por

$$X_{ij} = \mu + G_i + G_j + S_{ij} + R_{ij} + \bar{\epsilon}_{ij}.$$

em que

$i$  e  $j = 1, 2, \dots, p$ , sendo 9 o número de genitores;

$X_{ij}$  = valor médio do híbrido resultante do cruzamento dos genitores  $i$  e  $j$ , quando  $i \neq j$ , ou do genitor  $i$ , quando  $i = j$ ;

$\mu$  = média geral do experimento;

$G_i$  e  $G_j$  = efeitos de capacidade geral de combinação dos genitores  $i$  e  $j$ :

$$E(G_i) = G_i \text{ e } \sum_i G_i = 0;$$

$S_{ij}$  = efeito de capacidade específica de combinação dos genitores  $i$  e  $j$ :

$$S_{ij} = S_{ij}, E(S_{ij}) = S_{ij} \text{ e } \sum_j S_{ij} = 0, \text{ para cada } i;$$

$R_{ij}$  = efeito recíproco do cruzamento  $ij$ :  $R_{ij} = -R_{ji}$ ,  $E(R_{ij}) = R_{ij}$ ; e

$$\bar{\epsilon}_{ij} = \text{erro experimental médio NID } (0, \hat{\sigma}_e^2).$$

No Quadro 3 é apresentado o esquema da análise de variância, com o desdobramento da soma de quadrado de tratamentos em somas de quadrados de capacidades geral e específica de combinação e de efeitos recíprocos.

Quadro 3 - Esquema da análise dialélica segundo o método 1 de GRIFFING (1956)

FV	GL	QM	F
Capacidade Geral de Combinação	p-1	Q1	Q1/QM
Capacidade Específica de Combinação	p(p-1)/2	Q2	Q2/QM
Efeito Recíproco	p(p-1)/2	Q3	Q3/QM
Erro	f	QM	

f = graus de liberdade do resíduo da análise de variância simples.

QM = quadrado médio do resíduo da análise de variância dividido pelo número de repetições.

Para obter as estimativas das somas de quadrados de capacidade geral de combinação (CGC), de capacidade específica de combinação (CEC) e dos efeitos recíprocos (ER) e as estimativas dos efeitos CGC ( $\hat{G}_i$ ), da CEC ( $\hat{S}_{ij}$ ) e dos efeitos recíprocos ( $R_{ij}$ ), além das variâncias destes efeitos, foram utilizadas as fórmulas propostas por GRIFFING (1956):

$$SQ(CGC) = \frac{1}{2p} \sum_i (X_{i.} + X_{.i})^2 - \frac{2}{p^2} X^2 ..$$

$$SQ(CEC) = \frac{1}{2} \sum_i \sum_j X_{ij}(X_{ij} + X_{ji}) - \frac{1}{2p} \sum_i (X_{i.} + X_{.i})^2 + \frac{1}{p^2} X^2 ..$$

$$SQ(E.R) = \frac{1}{2} \sum_i \sum_{< j} (X_{ij} - X_{ji})^2$$

$$\hat{\mu} = \frac{X..}{p^2}$$

$$\hat{G}_i = \frac{(X_{i.} + X_{.i})^2}{2p} - \frac{X..}{p^2}$$

$$\hat{S}_{ij} = \frac{X_{ij} + X_{ji}}{2} - \frac{X_i + X_i + X_j + X_j}{2p} + \frac{X_{..}}{p^2}$$

$$\hat{R}_{ij} = \frac{X_{ij} - X_{ji}}{2}$$

$$\widehat{\text{Var}}(\hat{G}_i - \hat{G}_j) = \frac{\hat{\sigma}_e^2}{p}$$

$$\widehat{\text{Var}}(\hat{S}_{ij} - \hat{S}_{jj}) = \frac{2(p-2)}{p} \hat{\sigma}_e^2$$

$$\widehat{\text{Var}}(\hat{S}_{ij} - \hat{S}_{jk}) = \frac{(p-1)}{p} \hat{\sigma}_e^2$$

$$\widehat{\text{Var}}(\hat{S}_{ij} - \hat{S}_{kc}) = \frac{(p-2)}{p} \hat{\sigma}_e^2$$

$$\widehat{\text{Var}}(\hat{R}_{ij}) = \frac{\hat{\sigma}_e^2}{2}$$

sendo

$$X_{i.} = \sum_j X_{ij}; X_{.j} = \sum_i X_{ij}$$

$$X_{..} = \sum_i \sum_j X_{ij}$$

### 3.7. Estudo genético dos caracteres avaliados a partir da análise dialélica pelo modelo de Hayman

Para todos os caracteres agronômicos, foi realizada a análise dialélica, segundo HAYMAN (1954a, 1954b). Este método impõe as seguintes pressuposições:

- a - progenitores homozigóticos;
- b - segregação diplóide;
- c - ausência de efeito materno;
- d - ausência de alelismo múltiplo;
- e - genes independentemente distribuídos entre os pais; e
- f - ausência de epistasia.

### 3.7.1. Estimaco dos componentes genticos

Inicialmente, considera-se uma tabela diallica, envolvendo  $p$  progenitores homozigticos. Pressupondo que eles difiram em um loco T/t e que ainda exista uma proporo  $u_t$  de progenitores com alelos favorveis e outra  $v_t$  com alelos desfavorveis, pode-se construir o Quadro 4.

Quadro 4 - Nmero e freqncia de gentipos entre progenitores de uma tabela diallica

Pais	Nmero	Freqncia	$\theta_t^*$
TT	$p_1$	$u_t$	1
tt	$p_2$	$v_t$	-1
Total	$p$	1	

\* $\theta_t = 1$ , se o gentipo  favorvel, e  $-1$ , se desfavorvel.

A partir do Quadro 4, observam-se os seguintes fatos:

1 - A mdia de  $\theta_t$  nos  $p$  progenitores, em relao ao loco T/t,  dada por

$$\bar{\theta}_t = \frac{1}{p} \sum_i \theta_{ti} = u_t - v_t = w_t$$

em que

$\theta_{ti}$   o valor de  $\theta_t$  no  $i$ -simo progenitor.

2 - A varincia de  $\theta_t$   dada por

$$\text{Var}(\theta_t) = \frac{1}{p} \sum_i \theta_{ti}^2 - \frac{1}{p^2} (\sum_i \theta_{ti})^2 = 1 - w_t^2 = 4u_t v_t$$

3 - Considerando-se que os genes esto distribudos independentemente entre os pais,  $\text{COV}(\theta_{ti}, \theta_{tj}) = 0$

Levando em considerao que os valores gentipicos associados aos gentipos TT, Tt e tt so, respectivamente,  $d_t$ ,  $h_t$  e  $-d_t$ , pode-se definir:

a - valor gentipico do  $i$ -simo progenitor

$$Y_{ii} = \sum_t d_t \theta_{ti}$$

b - valor genotípico das médias dos progenitores

$$\bar{Y}_p = \frac{1}{p} \sum_i Y_{ii} = \sum_t d_t w_t$$

c - valor genotípico da progênie ij

$$Y_{ij} = \frac{1}{2} \sum_t [(d_t - h_t \theta_{ti}) \theta_{tj} + d_t \theta_{ti} + h_t]$$

d - valor genotípico da média da i-ésima linha

$$\bar{Y}_{i\cdot} = \frac{1}{p} \sum_j Y_{ij} = \frac{1}{2} \sum_t [(d_t - h_t w_t) \theta_{ti} + d_t w_t + h_t]$$

e - valor genotípico da média da j-ésima coluna

$$\bar{Y}_{\cdot j} = \frac{1}{p} \sum_i Y_{ij} = \frac{1}{2} \sum_t [(d_t - h_t w_t) \theta_{tj} + d_t w_t + h_t]$$

f - valor genotípico da média geral

$$\bar{Y}_{\cdot\cdot} = \frac{1}{p^2} \sum_i \sum_j Y_{ij} = \sum_t d_t w_t + \frac{1}{2} \sum_t h_t (1 - w_t^2)$$

Tem-se ainda  $E(Y_{ii}^2) = E$  e  $E(Y_{ij}^2) = \frac{1}{2} E$ , em que  $E$  são as variâncias residuais associadas aos progenitores e híbridos.

### 3.7.2. Componentes genéticos e ambientais associados às variâncias da tabela dialélica

a - Variância entre os progenitores ( $V_p$ )

$$\hat{V}_p = \frac{1}{p-1} \left[ \sum Y_{ii}^2 - \frac{1}{p} (\sum Y_{ii})^2 \right]$$

$$\text{Logo, } V_p = V_p(g) + V_p(e) = D + E$$

b - Variância dentro da linha ou coluna ( $V_i$ )

$$\hat{V}_i = \frac{1}{(p-1)} \left[ \sum_j Y_{ij}^2 - \frac{1}{p} Y_{i\cdot}^2 \right]$$

Os componentes genéticos  $V_i(g)$  e ambientais  $V_i(e)$  associados à variância  $V_i$  são dados por

$$\hat{V}_i = V_i(g) + V_i(e) = \frac{1}{4}D - \frac{1}{4}F_i + \frac{1}{4}H_i + \frac{p+1}{2p}E$$

c - Média das variâncias obtidas dentro da linha ( $\bar{V}_i$ )

$$\bar{V} = \frac{1}{p} \sum \hat{V}_i$$

Pela decomposição do valor paramétrico de  $\bar{V}_i$  em suas frações de ambiente e genética, obtém-se

$$\bar{V} = \frac{1}{4}D - \frac{1}{4}F + \frac{1}{4}H_1 + \frac{p+1}{2p}E$$

d - Variância entre as médias da linhas ( $V_M$ )

$$\hat{V}_M = \frac{1}{p-1} \left[ \sum \bar{Y}_i^2 - \frac{1}{p} (\sum \bar{Y}_i)^2 \right]$$

Assim, o valor paramétrico de  $V_M$ , estabelecido pelas suas frações genética e ambiental, é

$$V_M = \frac{1}{4}D - \frac{1}{4}F + \frac{1}{4}(H_1 - H_2) + \frac{E}{2p}$$

e - Covariância entre as médias das colunas e a i-ésima linha ( $W_{ci}$ )

$$\hat{W}_{ci} = \frac{1}{p-1} \left[ \sum_j Y_{ij} \bar{Y}_{.j} - \frac{1}{p} \sum_j Y_{ij} \sum_j \bar{Y}_{.j} \right]$$

O componente genético associado ao valor paramétrico de  $W_{ci}$  é:

$$W_{ci} = \frac{1}{4}D - \frac{1}{8}F - \frac{1}{4}F_i + \frac{1}{4}(H_1 - H_{i2}) + \frac{1}{2p}E$$

f - Covariância entre os progenitores e a i-ésima linha ( $W_i$ )

$$\hat{W}_i = \frac{1}{p-1} \left[ \sum_j Y_{ji} Y_{ij} - \frac{1}{p} \sum_j Y_{ji} \sum_j Y_{ij} \right]$$

As frações genéticas e ambientais de  $W_i$  são

$$W_i = \frac{1}{2}D - \frac{1}{4}F_i + \frac{1}{p}E$$

g - Média das covariâncias entre os progenitores e a  $i$ -ésima linha  $\bar{W}_i$

$$\bar{W}_i = \frac{1}{p} \sum W_i$$

Logo,

$$\bar{W}_i = \frac{1}{p}D - \frac{1}{4}F + \frac{1}{p}E$$

h - Quadrado da diferença entre a média geral ( $\bar{Y}_{..}$ ) e a média dos progenitores ( $\bar{Y}_p$ )

Seja  $\hat{M}^2 = (\bar{Y}_{..} - \bar{Y}_p)^2$

Assim, as frações genéticas e ambientais de  $M^2$  são:

$$M^2 = \frac{1}{4}h^2 + \frac{(p-1)}{p^2}E$$

O Quadro 5 contém os componentes de variação genética pela metodologia de HAYMAN (1954a) e seus significados.

Quadro 5 - Componentes de variação genética em um dialelo, pela metodologia de Hayman (1954a) e seus significados

Componentes	Significado
$D = \sum_t d_t^2 (1 - w_t^2)$	Varição causada pelos efeitos gênicos aditivos
$F_i = 2 \sum_t d_t h_t \theta_{ti} (1 - w_t^2)$	Covariância entre efeitos aditivos e dominantes nos híbridos do $i$ -ésimo progenitor
$H_1 = \sum_t h_t^2 (1 - w_t^2)$	Varição causada pelos desvios da dominância

$H_2 = \sum_t h_t^2 (1 - w_t^2)^2$	Varição causada pelos desvios da dominância
$H_1 - H_2 = \sum_t h_t^2 w_t^2 (1 - w_t^2)$	Teoricamente $H_1 - H_2 > 0$ . Se $H_1 = H_2$ , os genes de efeitos positivos e negativos estão presentes com iguais frequências
$h^2 = \sum_t h_t (1 - w_t^2)$	Componente genético relativo à dominância e refere-se ao quadrado da diferença entre a média dos $p^2$ elementos da tabela dialélica e a média dos pais

---

### 3.7.3. Acurácia dos componentes

Pelas deduções anteriores, podem ser obtidas as seguintes equações:

$$E(V_p) = D + E$$

$$E(V_i) = \frac{1}{4}D - \frac{1}{4}F_i + \frac{1}{4}H_1 + \frac{p+1}{2p}E$$

$$E(V) = \frac{1}{4}D - \frac{1}{4}F + \frac{1}{4}H_1 + \frac{p+1}{2p}E$$

$$E(V_M) = \frac{1}{4}D - \frac{1}{4}F + \frac{1}{4}H_1 - \frac{1}{4}H_2 + \frac{1}{2p}E$$

$$E(V_i) = \frac{1}{2}D - \frac{1}{4}F_i + \frac{1}{p}E$$

$$E(M^2) = \frac{1}{4}h^2 + \frac{p-1}{p^2}E$$

$$E(QMR) = E$$

Dispõe-se, então, de  $2p+4$  equações independentes e  $p+5$  parâmetros a serem estimados ( $D$ ,  $H_1$ ,  $H_2$ ,  $h^2$ ,  $E$  e  $F_i$  para  $i = 1, 2, \dots, p$ ). Estes parâmetros são estimados pelo método dos quadrados mínimos, ponderando as equações de  $\hat{V}_M$ ,  $\hat{M}$  e  $\hat{E}$  por  $\sqrt{p}$ , já que elas, ao contrário das demais equações, dependem de todas as  $p^2$  observações da tabela dialélica.

Considerando-se o modelo linear  $Y = X\beta + \delta$ , em que

$$Y = \begin{bmatrix} \hat{V}_p \\ [\hat{W}_i]_{p \times 1} \\ [\hat{V}_i]_{p \times 1} \\ \hat{V}_M \times \sqrt{p} \\ \hat{M}^2 \times \sqrt{p} \\ QMR \times \sqrt{p} \end{bmatrix} \quad \beta = \begin{bmatrix} D \\ H_1 \\ H_2 \\ [F_i]_{p \times 1} \\ h^2 \\ E \end{bmatrix} \quad \delta = \begin{bmatrix} \delta_{vp} \\ [\delta_{wi}] \\ [\delta_{vi}] \\ \delta_{vm} \\ \delta_{m^2} \\ \delta_{qmr} \end{bmatrix}$$

e

$$X = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 1 \\ 1/2 & 0 & 0 & -1/4 & 0 & \dots & 0 & 0 & 1/p \\ 1/2 & 0 & 0 & 0 & -1/4 & \dots & 0 & 0 & 1/p \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 1/2 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & -1/4 & 0 & 1/p \\ 1/4 & 1/4 & 0 & -1/4 & 0 & \dots & 0 & 0 & (p+1)/2p \\ 1/4 & 1/4 & 0 & 0 & -1/4 & \dots & 0 & 0 & (p+1)/2p \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 1/4 & 1/4 & 0 & 0 & 0 & \dots & -1/4 & 0 & (p+1)/2p \\ \sqrt{p}/4 & \sqrt{p}/4 & -\sqrt{p}/4 & -\sqrt{p}/4p & -\sqrt{p}/4p & \dots & -\sqrt{p}/4p & 0 & \sqrt{p}/2p \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & \sqrt{p}/4 & [(p-1)\sqrt{p}]/p^2 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & \sqrt{p} \end{pmatrix}$$

A solução do sistema  $X'X \tilde{\beta} = X'Y$  fornece os seguintes estimadores:

$$\tilde{E} = QMR$$

$$\tilde{D} = \hat{V}_p - \tilde{E}$$

$$\tilde{F} = 2\hat{V}_p - 4\bar{W}_i - \frac{2(p-2)}{p} \tilde{E}$$

$$\tilde{H}_1 = \hat{V}_p - 4\bar{W}_i + 4\bar{V}_i - \frac{3p-2}{p} \tilde{E}$$

$$\tilde{H}_2 = 4\bar{V}_i - 4\bar{V}_M - 2\tilde{E}$$

$$\tilde{h}^2 = 4\hat{M}^2 - \frac{4(p-1)}{p^2} \tilde{E}$$

$$\tilde{F}_i = 2(\hat{V}_p - \hat{W}_i + \hat{V}_i - \hat{W}_i - \hat{V}_i) - \frac{2(p-2)}{p} \tilde{E}$$

Dentre as estimativas, somente  $F_i$  não tem solução única. Logo, a falta de ajustamento do modelo é dada pela diferença de  $Y$  e  $\tilde{Y}$ , em que  $\tilde{Y} = X\tilde{\beta}$ , com relação a  $\tilde{W}_i$  e  $\tilde{V}_i$ . Segue-se que a soma de quadrados para a falta de ajustamento, com  $p-1$  graus de liberdade, é dada por

$$\tilde{\delta}'\tilde{\delta} = (Y - \tilde{Y})(Y - \tilde{Y}) = \sum \left[ (\hat{W}_i - \tilde{W}_i)^2 + (\hat{V}_i - \tilde{V}_i)^2 \right]$$

Substituindo  $\tilde{W}_i$  e  $\tilde{V}_i$  por seus valores, tem-se que

$$\hat{\sigma}_d^2 = \frac{\tilde{\delta}'\tilde{\delta}}{p-1} = \frac{1}{2} \hat{V}(\hat{W}_i - \hat{V}_i)$$

Obtém-se a matriz de covariância dos efeitos estimados por meio de  $(X'X)^{-1} \hat{\sigma}_d^2$ .

#### 3.7.4. Teste de suficiência do modelo aditivo dominante

As pressuposições impostas para uso deste modelo foram discutidas anteriormente no subitem 3.7. Uma consequência das pressuposições é que  $\hat{W}_i - \hat{V}_i$  seja constante, ou seja, independentes de  $i$  e iguais a  $(1/4)$  (D-H<sub>1</sub>). Assim, no presente trabalho, foram usados dois testes:

a) A variação de  $\hat{W}_i - \hat{V}_i$  foi avaliada, por meio de análise de variância, considerando-se como fonte de variação as repetições da tabela dialélica e as linhas. A análise foi feita de acordo com o Quadro 6. Se o teste F detectar diferenças significativas dos valores de  $(\hat{W}_i - \hat{V}_i)$ , entre as linhas, isto indicará que nem todas as restrições foram satisfeitas e que o modelo genético não foi adequado. Se não houver diferença significativa entre as linhas, rejeitar-se-á a hipótese de heterogeneidade dos valores de  $(\hat{W}_i - \hat{V}_i)$ , e, assim, as hipóteses serão válidas e o modelo aditivo dominante será adequado, podendo-se efetuar a análise.

Quadro 6 - Análise de variância de  $\hat{W}_i - \hat{V}_i$

FV	GL	QM	F
Repetições	r-1	Q1	
Linhas	p-1	Q2	Q2/Q3
Resíduo	(p-1)(r-1)	Q3	

b) Outro teste realizado foi o de  $t^2$ , com base na estatística t, em que se ponderam  $\hat{W}_i$  e  $\hat{V}_i$ , por meio de uma rotação de 45° nos eixos representados por  $\hat{W}_i$  e  $\hat{V}_i$ . Com os novos valores de  $\hat{W}_i$  e  $\hat{V}_i$ , testa-se a hipótese:

$H_0: \beta'_1 = 0$ , pelo teste t ou F associado a 1 e p-2 graus de liberdade. A expressão para  $t^2$ , ou F, é a seguinte:

$$t^2 = F(1, p-2) = \frac{p-2}{4} \left[ \frac{[\hat{v}(\hat{V}_i) - \hat{v}(\hat{W}_i)]^2}{\hat{v}(\hat{W}_i) \hat{v}(\hat{V}_i) - \text{CÔV}^2(\hat{V}_i, \hat{W}_i)} \right]$$

Se este teste acusar significância, verifica-se a insuficiência do modelo, e é recomendada a eliminação de genótipos ou a mudança de escalas das variáveis. Feito isto, deve-se realizar um novo teste para verificar se a suficiência do modelo foi estabelecida. O teste  $t^2$  foi realizado com dados das três repetições.

Após os testes de homogeneidade, com base em  $t^2$  e no teste F da ANOVA dos valores de  $\hat{W}_i - \hat{V}_i$ , procedeu-se à regressão de  $W_i$ , em função de  $V_i$ , plotando-se também a parábola limitante  $\hat{W}_i^2 = \hat{V}_p \hat{V}_i$ , segundo HAYMAN (1954b). Esta análise gráfica é importante (HAYMAN, 1954b; MATHER e JINKS, 1984; CRUZ e REGAZZI, 1994), pois fornece três pontos básicos:

1. Teste de suficiência do modelo. Na ausência da interação não-alélica e com distribuição independente dos genes entre os progenitores,  $W_i$  relaciona-se

com  $V_i$ , por meio de uma equação de uma reta com inclinação unitária, pois se:

$$W_i(g) = \frac{1}{2}D - \frac{1}{4}F_i$$

$$V_i(g) = \frac{1}{4}D - \frac{1}{4}F_i + \frac{1}{4}H_1$$

$$W_i(g) = \frac{1}{4}(D - H_1) + V_i(g)$$

Quando não há falhas nas pressuposições, uma consequência é que os  $p$  valores de  $W_i(g) - V_i(g)$  são constantes e iguais a  $(D-H_1)/4$ . O teste do coeficiente linear da regressão foi feito, considerando-se a equação

$$\hat{W}_i = \hat{\beta}_0 + \hat{\beta}_1 \hat{V}_i$$

Para testar a hipótese:  $\beta_1 = 1$ , utilizou-se a estatística

$$t = \frac{\hat{\beta}_1 - 1}{\sqrt{\hat{V}(\hat{\beta}_1)}} \text{ com } \alpha \text{ e } p-2 \text{ graus de liberdade}$$

Nesta expressão, tem-se

$$\hat{V}(\hat{\beta}_1) = \frac{S^2}{\sum (\hat{V}_i - V_i)^2}$$

em que

$S^2 =$  quadrado médio do desvio da regressão.

Neste caso,  $\hat{W}_i$  e  $\hat{V}_i$  referem-se, respectivamente, às covariâncias e variâncias obtidas com os dados de cada uma das três repetições da tabela dialélica.

2. Uma média do grau de dominância, por meio do ponto onde a linha de regressão corta a ordenada  $W_i$ .

É estabelecido arbitrariamente que

$$B = \frac{1}{4}\hat{D} \text{ e, por construção, tem-se que } A = \frac{1}{4}(\hat{D} - \hat{H}_1), \text{ logo}$$

$$\overline{AB} = \frac{1}{4}\hat{H}_1 \quad \text{e} \quad \overline{OB} = \frac{1}{4}\hat{D}$$

Assim, o segmento  $\overline{AB}$  mede a variação causada pela dominância, e a relação  $AB/OB$  quantifica o grau médio de dominância e  $\overline{AB}-\overline{OB}$  a natureza de dominância, ou seja:

- a. Se  $\overline{AB} = 0$ , não há dominância entre os alelos,  $F_i$  e  $H_i$  são nulos e, neste caso,  $W_i = (1/2) D$  e  $V_i = (1/4) D$ , não havendo, portanto, regressão.
- b. Se  $\overline{AB}-\overline{OB} > 0$ , então ocorre sobredominância e a reta cortará o eixo  $W_i$  abaixo da origem.
- c. Se  $\overline{AB}-\overline{OB} = 0$ , então há dominância completa e a reta passará pela origem.
- d. Se  $\overline{AB}-\overline{OB} < 0$ , há dominância parcial e a reta corta o eixo  $W_i$  acima da origem.

3. Uma estimativa da distribuição de genes dominantes e recessivos entre os genitores. O princípio básico desta afirmativa é que os progenitores com maior número de genes dominantes produzirão progênie com mínima variância entre si ( $\tilde{V}_i$  mínimo) e mínima covariância entre progenitor-progênie ( $\tilde{W}_i$  mínimo), sendo o contrário para progenitores com maior número de genes recessivos. Assim, a soma  $\tilde{W}_i + \tilde{V}_i$  é utilizada como indicador da concentração relativa de alelos dominantes e recessivos nas progênie.

Sendo 
$$V_i(g) = \frac{1}{4} \sum_t (d_t - h_t \theta_{ti})^2 (1 - w_t^2)$$

$$W_i(g) = \frac{1}{2} \sum_t d_t (d_t - h_t \theta_{ti}) (1 - w_t^2)$$

Os genitores em total homozigose dominante e homozigose recessiva terão  $\theta_{ti} = 1$  e  $-1$ , respectivamente, e  $V_R$ ,  $V_D$ ,  $W_R$  e  $W_D$  seriam dados por

$$V_D = \frac{1}{4} \sum_t (d_t - h_t)^2 (1 - w_t^2) \quad \text{e} \quad W_D = \frac{1}{2} \sum_t d_t (d_t - h_t) (1 - w_t^2)$$

$$V_R = \frac{1}{4} \sum_t (d_t + h_t)^2 (1 - w_t^2) \quad \text{e} \quad W_R = \frac{1}{2} \sum_t d_t (d_t + h_t) (1 - w_t^2)$$

Assim, podem ser estimados os pontos ( $V_D$ ,  $W_D$ ) e ( $V_R$ ,  $W_R$ ), do seguinte modo:

$$\text{Se } D = \sum_t d_t^2(1-w_t^2) \quad \text{e} \quad H_1 = \sum_t h_t^2(1-w_t^2), \text{ e se}$$

$$\sqrt{DH_1} = \sum_t d_t h_t(1-w_t^2), \text{ logo}$$

$$\tilde{V}_D = \frac{1}{4}(\tilde{D} + \tilde{H}_1) - \frac{1}{2}\sqrt{\tilde{D}\tilde{H}_1} \quad \text{e} \quad \tilde{W}_D = \frac{1}{2}\tilde{D} - \frac{1}{2}\sqrt{\tilde{D}\tilde{H}_1}$$

$$\tilde{V}_R = \frac{1}{4}(\tilde{D} + \tilde{H}_1) + \frac{1}{2}\sqrt{\tilde{D}\tilde{H}_1} \quad \text{e} \quad \tilde{W}_R = \frac{1}{2}\tilde{D} + \frac{1}{2}\sqrt{\tilde{D}\tilde{H}_1}$$

Os genitores recessivos situar-se-ão na extremidade superior da reta, ao passo que aqueles com maior concentração de genes dominantes ficarão na extremidade inferior da reta. Genótipos com frequência igual de genes dominantes e recessivos situar-se-ão na região mediana.

De posse das estimativas de  $\tilde{D}$ ,  $\tilde{F}$ ,  $\tilde{H}_1$ ,  $\tilde{H}_2$  e  $\tilde{h}^2$ , foram estimados os seguintes parâmetros genéticos (HAYMAN, 1954b):

a. Grau médio de dominância (gmd)

$$\text{gmd} = \sqrt{\tilde{H}_1 / \tilde{D}} = \sqrt{\frac{\sum_t h_t^2(1-w_t^2)}{\sum_t d_t^2(1-w_t^2)}}$$

Se o valor for igual a um, a dominância será completa; se menor que um, a dominância será parcial; se maior que um, haverá sobredominância; e se for zero, haverá ausência de dominância.

b. Distribuição dos alelos entre os genitores (Simetria)

Procura-se, neste caso, determinar a proporção de genitores em homozigose dominante ou recessiva. Se  $w_t$  é a média de  $\theta_t$  nos  $p$  genitores para o loco T/t, então:

$w_t = 1$ , se todos os genitores apresentarem alelos favoráveis ( $u_t = 100\%$ );

$w_t = -1$ , se todos os genitores apresentarem alelos desfavoráveis ( $v_t = 100\%$ ); e

$w_t = 0$ , se metade dos genitores apresentar alelos favoráveis e a outra metade, desfavoráveis ( $u_t = v_t = 50\%$ ).

Uma medida do produto  $u_t v_t$  é dada por

$$u_t v_t = \tilde{H}_2 / 4\tilde{H}_1$$

Este quociente terá um valor máximo teórico de 0,25, quando  $u_t = v_t = 0,5$ . Valores superiores a 0,25 indicam falhas nas estimativas de  $H_1$  e  $H_2$ .

Vê-se, então, que os alelos terão distribuição simétrica entre os genitores quando  $\tilde{H}_2 / 4\tilde{H}_1$  for próximo de 0,25. Valores inferiores a 0,25 indicam que os alelos favoráveis e desfavoráveis não estão igualmente distribuídos entre os pais.

#### c. Limites teóricos de seleção

Refere-se ao valor médio esperado para o genitor completamente dominante ou recessivo, para os genes segregantes no dialelo. O limite de seleção é estimado por meio de uma equação de predição dada pela regressão de  $\hat{Y}_{ii}$  em função de  $\tilde{W}_i + \tilde{V}_i$ , como expresso a seguir:

$$\hat{Y}_{ii} = \hat{\alpha}_0 + \hat{\alpha}_1 (\tilde{W}_i + \tilde{V}_i)$$

Substituindo na equação de predição os valores de  $(\hat{W}_R + \hat{V}_R)$  e  $(\hat{W}_D + \hat{V}_D)$ , obtêm-se  $(\hat{y}_D$  e  $\hat{y}_R)$ , que representam os valores preditos para alelos dominantes e recessivos, respectivamente.

#### d. Relação entre alelos favoráveis e dominância

O alelo que proporciona aumento na média genotípica do caráter pode ser dominante ou recessivo, e essa associação é dada pela correlação entre o valor médio do genitor  $Y_{ii}$  e a medida  $\tilde{W}_i + \tilde{V}_i$ , que pode expressar a concentração de genes dominantes ou recessivos, como visto anteriormente, ou seja:

$$r = \frac{\text{CÔV}(\hat{W}_i + \hat{V}_i \hat{Y}_{ii})}{\sqrt{\hat{V}(\hat{W}_i + \hat{V}_i) \hat{V}_p}}$$

Logo, tem-se:

$r = 1$  implica que os alelos recessivos têm como efeito o acréscimo na média do caráter;

$r = -1$  implica que os alelos dominantes proporcionam aumento na média do caráter; e

$r = 0$  implica ausência de dominância direcional.

e. Número de genes que exibem dominância

Considera-se que entre os  $K$  genes que controlam o caráter há  $K +$  genes com dominância positiva e  $K -$  genes com dominância negativa, independentemente distribuídos entre os pais.

Se os efeitos  $h_t$  não são nulos e diferentes em magnitude e  $w_t = 0$ , o que ocorre quando  $H_1 - H_2$  é estatisticamente nulo; uma medida do número de genes dominantes pode ser dada pela expressão

$$h^2 / H_2 = \left[ \sum_t h_t (1 - w_t^2) \right]^2 / \sum_t h_t^2 (1 - w_t^2)^2$$

Se  $K +$  ou  $K -$  é zero, ou seja, se todos os dominantes têm o mesmo efeito, esta razão estima o número  $K$  de genes que controlam o caráter. Logo, um estimador de  $K$  é dado por

$$\hat{K} = \frac{\tilde{h}^2}{\tilde{H}_2}$$

Este estimador subestima o número de genes e não dá informações a respeito do número de genes que exibem pouca ou nenhuma dominância.

f. Proporção entre genes dominantes e recessivos

Supondo que o progenitor  $Y_i$  contenha  $K_{iD}$  genes dominantes e  $K_{iR}$  recessivos e que os efeitos gênicos sejam iguais, a relação média do número de genes dominantes pelo número de genes recessivos, considerando todos os  $p$  genitores, é

$$\frac{K_D}{K_R} = \frac{\tilde{V}_R - \bar{V}_1}{\bar{V}_1 - \tilde{V}_D} = \frac{\sqrt{(4\tilde{D}\tilde{H}_1) + \tilde{F}}}{\sqrt{(4\tilde{D}\tilde{H}_1) - \tilde{F}}}$$

g. Coeficiente de determinação genotípico

Significa a proporção da variação fenotípica entre populações de genitores e híbridos, que é de natureza genotípica. Considerando que os componentes aditivos e de dominância são dados por

$$\phi_A = 2\sum_t u_t v_t [d_t + (v_t - u_t)h_t]^2$$

$$\phi_D = 4\sum_t (u_t v_t h_t)^2$$

Se  $4u_t v_t = (1 - w_t^2)$  e  $w_t = u_t - v_t$ , então

$$\phi_A = \frac{1}{2}\sum_t (d_t - w_t h_t)^2 (1 - w_t^2) = \frac{1}{2}D - \frac{1}{2}F + \frac{1}{2}(H_1 - H_2)$$

$$\phi_D = \frac{1}{4}\sum_t h_t^2 (1 - w_t^2)^2 = \frac{1}{4}H_2$$

Logo,

$$\tilde{h}_R^2 = \frac{\tilde{D} - \tilde{F} + \tilde{H}_1 - \tilde{H}_2}{\tilde{D} - \tilde{F} + \tilde{H}_1 - \frac{1}{2}\tilde{H}_2 + 2\tilde{E}}$$

$$\tilde{h}_A^2 = \frac{\tilde{D} - \tilde{F} + \tilde{H}_1 - \frac{1}{2}\tilde{H}_2}{\tilde{D} - \tilde{F} + \tilde{H}_1 - \frac{1}{2}(\tilde{H}_2) + 2\tilde{E}}$$

em que

$\tilde{h}_A^2$  = coeficiente de determinação genotípico no sentido amplo; e

$\tilde{h}_R^2$  = coeficiente de determinação genotípico no sentido restrito.

## **4. RESULTADOS E DISCUSSÃO**

### **4.1. Análise de genitores**

Com o objetivo de determinar a divergência genética de nove genótipos de trigo, utilizando 13 caracteres agronômicos: ciclo; altura da planta; número de espigas por planta; número de espiguetas estéreis na base das espigas por planta e por espiga; número de espiguetas férteis por planta e por espiga; número de grãos por planta, por espiga e por espigueta; peso de grãos por planta; peso de mil grãos; e produtividade de grãos/ha, realizaram-se a análise de variância, o teste de média e o estudo de diversidade genética dos progenitores através da distância generalizada de Mahalanobis, do agrupamento de Tocher, do agrupamento do vizinho mais próximo, das variáveis canônicas e da dispersão gráfica.

#### **4.1.1. Análise de variância**

No Quadro 7, encontram-se os resumos das análises de variância dos 13 caracteres agronômicos, avaliados nos nove genótipos de trigo que fazem parte do experimento de análise dialélica. Observa-se que em todos os caracteres estudados, com exceção do número de espiguetas estéreis na base por espiga, houve variabilidade genética entre os genótipos, evidenciada pela significância dos quadrados médios.

Quadro 7 - Resumo das análises de variância dos caracteres avaliados em nove genótipos de trigo

Caracteres <sup>1</sup>	Fontes de Variação (GL)	Quadrados Médios				
		Blocos (2)	Tratamentos (8)	Erro (16)	Média Geral	Cv <sub>e</sub> (%)
CL		0,0390	23,6743**	0,0367	80,81	0,24
AP		0,0993	16646251**	0,0205	108,51	0,13
NEP		0,0077	5,0833**	0,0190	10,19	1,35
NEEP		176,1401	698,2864*	181,4091	30,19	44,61
NEEE		1,6381	4,3137**	1,6673	2,86	45,10
NEFP		5,6508	1.883,0118**	1,1761	215,62	0,50
NEFE		0,0461	6,1656**	0,1179	21,24	1,62
NGP		53,9894	14.976,0079**	10,8379	484,26	0,68
NGE		0,4544	357,6733**	0,9465	48,50	2,01
NGEP		0,0000	0,4516**	0,0008	2,26	1,28
PGP		0,8544	17,0733**	0,2577	21,87	2,32
PMG		1,5275	82,8141**	0,7619	45,59	1,91
PR		25.479,9394	856.426,9762**	12.073,3250	4.835,26	2,26

\*, \*\* F significativo a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

<sup>1</sup> CL = ciclo; AP = altura da planta; NEP = número de espigas/planta; NEEP = número de espiguetas estéreis na base da espiga/planta; NEEE = número de espiguetas estéreis na base/espiga; NEFP = número de espiguetas férteis/planta; NEFE = número de espiguetas férteis/ espiga; NGP = número de grãos/planta; NGE = número de grãos/espiga; NGEP = número de grãos/espiguetas; PGP = peso de grãos/planta; PMG = peso de mil grãos; e PR = produtividade em kg/ha.

As estimativas dos parâmetros genéticos, da variância fenotípica ( $\sigma_F^2$ ), da variância atribuída ao meio ( $\sigma_e^2$ ), do componente da variabilidade genotípica ( $\phi_g$ ), do coeficiente de determinação genotípico ( $h^2$ ), do coeficiente de variação genético (CVg) e da relação CVg/CVe (coeficiente de variação experimental), dos diversos caracteres em estudo, são apresentadas no Quadro 8. O coeficiente de determinação genotípico que avalia a proporção da variância fenotípica atribuída à causa genética foi superior a 95% para vários caracteres. As exceções foram, números de espiguetas estéreis na base por planta e por espiga, para as quais o coeficiente de variação experimental foi extremamente alto (acima de 30%). Além disso, este último caráter, como foi relatado anteriormente, não apresentou significância para o quadrado médio, devido ao alto coeficiente de variação, não exibindo, portanto, variabilidade genética.

Quadro 8 - Variância fenotípica ( $\hat{\sigma}_F^2$ ), variância atribuída ao meio ( $\hat{\sigma}_e^2$ ), componente de variabilidade genotípica ( $\hat{\phi}_g$ ), coeficiente de determinação genotípico ( $H^2$ ), coeficiente de variação genético (CVg), razão entre coeficiente de variação genético e coeficiente de variação experimental (CVg/CVe) de 13 caracteres avaliados em nove genótipos de trigo

Caracteres <sup>1</sup>	$\hat{\sigma}_F^2$	$\hat{\sigma}_e^2$	$\hat{\phi}_g$	$H^2$	CVg	CVg/CVe
CL	9,8921	0,0122	9,8798	99,8760	3,8894	16,3888
AP	554,8750	0,0068	554,8682	99,9987	21,7073	164,5057
NEP	1,6944	0,0063	1,6880	99,8852	12,7518	9,41829
NEEP	232,7621	60,4697	172,2924	74,0208	43,4743	0,9745
NEEE	1,4379	0,5557	0,8821	61,3484	32,8057	0,7273
NEFP	627,6706	0,3920	627,2786	99,9375	11,6156	23,0940
NEFE	2,0552	0,0392	2,0159	98,0864	6,6844	4,1335
NGP	4.492,0024	3,6126	4.988,3896	99,9276	14,5849	21,4538
NGE	119,2244	0,3155	118,9089	99,7353	22,4835	11,2083
NGEP	0,1505	0,0002	0,1502	99,8153	17,1867	13,4320
PGP	5,6911	0,0859	5,6051	98,4901	10,8271	4,6630
PMG	27,6047	0,2539	27,3507	99,0798	11,4707	5,9912
PR	285.475,6565	4.024,4416	281.451,2187	98,5902	10,9718	4,8282

<sup>1</sup> CL = ciclo; AP = altura da planta; NEP = número de espigas/planta; NEEP = número de espiguetas estéreis na base da espiga/planta; NEEE = número de espiguetas estéreis na base/espiga; NEFP = número de espiguetas férteis/planta; NEFE = número de espiguetas férteis/ espiga; NGP = número de grãos/planta; NGE = número de grãos/espiga; NGEP = número de grãos/espiguetas; PGP = peso de grãos/planta; PMG = peso de mil grãos; e PR = produtividade em kg/ha.

#### 4.1.2. Teste de média

No Quadro 9, encontram-se os resultados dos testes de médias, considerando o teste de Tukey a 5% de probabilidade, para os 13 caracteres dos progenitores. Observa-se que os trigos de sequeiro, BH 1146 e EMBRAPA 21, e os cultivares de trigo CEP 24 - Industrial, EMBRAPA 15 e EMBRAPA 16, recomendados para o cultivo na região Sul do Brasil, são significativamente mais altos que os trigos recomendados para o cultivo no sistema irrigado. Além disso, a altura de um cultivar é, na maioria das vezes, influenciada pela temperatura. Por exemplo, CEP 24 - Industrial dificilmente ultrapassa 120 cm no Rio Grande do Sul (SOUSA, 1994); no presente experimento atingiu 137,66 cm.

Quadro 9 - Médias dos progenitores e respectivas comparações pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade, para 13 caracteres em trigo

Tratamentos	Caracteres <sup>1</sup>												
	CL (dias)	AP (cm)	NEP	NEEP	NEEE	NEFP	NEFE	NGP	NGE	NGEP	PGP (g)	PMG (g)	PR (kg/ha)
Anahuac	78,00 f <sup>2</sup>	86,20 g	8,83 ef	15,00 a	1,70 a	194,80 g	22,06 b	496,83 cd	56,26 c	2,53 c	24,16 a	48,66 bc	5369,23 a
BH 1146	77,00 g	140,66 a	9,76ef	16,00 a	1,60 a	203,90 e	20,86 c	414,60 g	42,46 d	2,00 e	20,26 c	48,66 bc	4471,10 c
BR 10 - Formosa	81,00 d	84,23 h	9,10 e	19,33 a	2,13 a	200,83 ef	22,10 d	505,33 c	55,53 c	2,50 c	24,13ab	47,73 c	5374,16 a
BR 26 - São Gotardo	80,00 c	78,80 i	8,46 f	16,06 a	1,93 a	199,03 f	23,53 a	563,60 a	66,66 a	2,80 a	24,33 a	43,16 d	5374,83 a
CEP 24 - Industrial	82,00 c	137,66b	10,13 cd	23,63 a	2,30 a	187,86 h	18,53 e	404,46 h	39,93 d	2,16 d	20,70 c	51,20 ab	4554,66 c
EMBRAPA 15	83,00 b	118,66 d	11,80 a	35,96 a	3,03 a	250,13 b	21,20 bc	429,10 f	36,33 e	1,70 g	18,53 d	43,20 d	4088,89 d
EMBRAPA 16	86,33 a	114,13 e	12,20 a	52,23 a	4,3 a	258,90 a	21,23 bc	492,00 d	40,33 d	1,90 f	18,35 d	37,70 e	4112,20 d
EMBRAPA 21	83,00 b	123,13 c	11,03 b	45,76 a	4,13 a	218,93 d	19,83 d	439,00 e	39,80 d	2,00 e	22,66 b	51,60 a	5014,83 b
EMBRAPA 22	77,00 g	93,13 f	10,36 c	47,73 a	4,63 a	226,16 c	21,80 bc	613,36 a	59,16 b	2,7 b	23,43ab	38,20 e	5187,03 ab
DMS	0,5570	0,4157	0,4002	39,1144	3,1494	3,1494	0,9975	9,5605	2,8253	0,0821	1,4775	2,5350	319,0956

1 - CL = ciclo; AP = altura da planta; NEP = número de espigas/planta; NEEP = número de espiguetas estéreis na base da espiga/planta; NEEE = número de espiguetas estéreis na base/espiga; NEFP = número de espiguetas férteis/planta; NEFE = número de espiguetas férteis/ espiga; NGP = número de grãos/planta; NGE = número de grãos/espiga; NGEP = número de grãos/espiguetas; PGP = peso de grãos/planta; PMG = peso de mil grãos; e PR = produtividade em kg/ha.

2 - Médias seguidas por letras distintas diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Apesar de os cultivares EMBRAPA 15 e EMBRAPA 16 apresentarem os maiores valores para número de espigas por planta, eles não foram os mais produtivos; pelo contrário, foram os menos produtivos. Os genótipos mais produtivos no experimento, Trigo BR 26 - São Gotardo, Anahuac, Trigo BR 10 - Formosa e EMBRAPA 22, não diferiram entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Estes genótipos são recomendados para o cultivo no sistema irrigado, em Minas Gerais. Eles não apresentaram os maiores valores para número de espigas por planta e número de espiguetas férteis por planta, e nenhum deles apresentou o maior valor para peso de mil grãos; contudo, apresentaram os maiores valores para número de grãos por planta, por espiga e por espigueta, ou seja, se eles não tinham os maiores valores para número de espigas por planta, espiguetas férteis por planta e peso de mil grãos, possuíam o maior número de grãos por espigueta e, por isso, apresentaram maiores números de grãos por espiga e por planta, resultando, no final, em maior produtividade. Os resultados obtidos concordam com os do experimento de BRUM et al. (1988), que obteve, no seu estudo, correlação altamente significativa entre número de grãos por espiga e número de grãos por espigueta. Anahuac, Trigo BR 10 - Formosa e Trigo BR 26 - São Gotardo, provavelmente, possuem os genes de semnanismo Rht1 e Rht2. Talvez esse efeito na fertilidade da espigueta seja devido aos efeitos pleiotrópicos ou de ligação gênica dos genes de semi-nanismo (GALE e LAW, 1976; GALE, 1979; GALE et al., 1981; GALE e YOUSSEFIAN, 1985).

#### **4.1.3. Estudo da diversidade genética**

A influência simultânea de um conjunto de variáveis sobre a diversidade genética dos genótipos estudados pode ser eficientemente avaliada por metodologias multivariadas; dentre elas, cita-se a análise por variáveis canônicas, componentes principais e metodologias aglomerativas.

#### **4.1.3.1. Distância generalizada de Mahalanobis ( $D^2$ )**

No Quadro 10 são apresentados os valores da distância generalizada de Mahalanobis entre cada um dos pares de genitores. Os cultivares que apresentaram a maior distância ( $D^2$ ) foram BH 1146 e Trigo BR 26 - São Gotardo, e os que apresentaram a menor distância foram Anahuac 75 e Trigo BR 10 - Formosa. Trigo BR 26 - São Gotardo, além de ser mais dissimilar com BH 1446, apresentou maior dissimilaridade com CEP 24 - Industrial, EMBRAPA 15, EMBRAPA 21 e EMBRAPA 16. Todos os cultivares de trigo recomendados para o sistema de cultivo irrigado tiveram maior dissimilaridade com o cultivar BH 1146. Se o objetivo é a exploração da divergência genética e conseguir maior probabilidade de obter resistência às principais doenças causadas por fungos biotróficos (ferrugem da folha, ferrugem do colmo e oídio) e, além disso, enfatizar a criação de genótipos de trigo tanto para o sistema irrigado como para sequeiro, poder-se-ia investir nos seguintes cruzamentos Trigo BR 26 - São Gotardo  $\times$  EMBRAPA 21; Trigo BR 26 - São Gotardo  $\times$  CEP 24 - Industrial; e Trigo BR 26 - São Gotardo  $\times$  EMBRAPA 16.

A identificação de genitores com alta divergência tem sido objetivo de diversos autores, a fim de cruzá-los, visando maximizar a heterose manifestada nos híbridos e aumentar a probabilidade de ocorrência de segregantes superiores em gerações avançadas. Sugere-se, como recomendação complementar, evitar cruzamentos entre genótipos pouco divergentes, para que a variabilidade, indispensável em qualquer programa de melhoramento, não seja restrita, de modo a inviabilizar os ganhos a serem obtidos por seleção.

Apesar das considerações anteriores, tem-se ressaltado o fato de a heterose ser definida como medida relativa da geração  $F_1$  em relação a seus genitores, e assim a escolha dos genitores apenas com base em suas divergências, sem levar em consideração seus desempenhos individuais, pode não ser boa estratégia para o melhoramento (CRUZ, 1990; CRUZ e REGAZZI, 1994).



#### 4.1.3.2. Agrupamento de Tocher

Os nove genótipos de trigo podem ser reunidos em grupos com padrão de comportamento similar, por meio da técnica multivariada de análise de agrupamento, utilizando-se o algoritmo de Tocher e a distância generalizada de Mahalanobis. Esta técnica tem por finalidade reunir genótipos em vários grupos, de forma que exista homogeneidade dentro dos grupos e heterogeneidade entre eles.

Agrupando-se os genótipos de trigo, pelo método de Tocher, com base na distância generalizada de Mahalanobis, formaram-se quatro grupos (Quadro 11). Os cultivares de trigo irrigado Anahuac, Trigo BR 10 - Formosa e Trigo BR 26 - São Gotardo formaram um grupo, enquanto o outro cultivar EMBRAPA 22 formou um grupo isoladamente. Os cultivares mais altos, BH 1146 e CEP 24 - Industrial, formaram um grupo, e os cultivares EMBRAPA 15, EMBRAPA 16 e EMBRAPA 21 formaram um outro grupo. Neste caso, considerando o interesse em realizar cruzamentos entre genótipos de trigo irrigado, os cruzamentos de EMBRAPA 22 com qualquer um dos outros três são os recomendados com base no agrupamento pelo método de Tocher, a partir da distância generalizada de Mahalanobis. A maior distância entre estes três pares de progenitores é entre Trigo BR 26 - São Gotardo e EMBRAPA 22 ( $D^2 = 18703,20$ ).

Quadro 11 - Agrupamento de genótipos de trigo, pelo método de Tocher, com base na distância generalizada de Mahalanobis

Grupos	Genótipos
1	Anahuac, Trigo BR 10 - Formosa e Trigo BR 26 - São Gotardo
2	BH 1146 e CEP 24 - Industrial
3	EMBRAPA 15, EMBRAPA 16 e EMBRAPA 21
4	EMBRAPA 22

#### 4.1.3.3. Agrupamento do vizinho mais próximo

A partir da matriz de dissimilaridade, identificaram-se os genitores Anahuac e Trigo BR 10 - Formosa como os genitores mais similares, os quais foram reunidos, formando o grupo inicial. Foram calculadas então as distâncias daquele grupo em relação aos demais genitores e, nos estádios mais avançados, em relação a outros grupos já formados.

Foi estabelecido, então, o dendograma apresentado na Figura 1. Nesta figura as distâncias entre os indivíduos foram convertidas em porcentagens, tomando, para esse fim, o valor obtido na formação do grupo final (43.145,461) igual a 100%.

A formação do grupo final pelos genitores EMBRAPA 21 e EMBRAPA 22 foi o que mais contribuiu para o valor das distâncias (66,09%). Isto se deve ao fato de que, no agrupamento de Tocher, EMBRAPA 21 ficou num grupo e EMBRAPA 22 formou um outro grupo isoladamente. Além disso, apesar de EMBRAPA 22 possuir um progenitor (VEERY SIB) em comum com EMBRAPA 21, ele possui caracteres agrônômicos bem diferentes deste último, diferindo, nos caracteres avaliados, para ciclo, altura, número de espigas por planta, número de espiguetas férteis por planta e por espiga, número de grão por planta, por espiga e por espiguetas e peso de mil grãos.

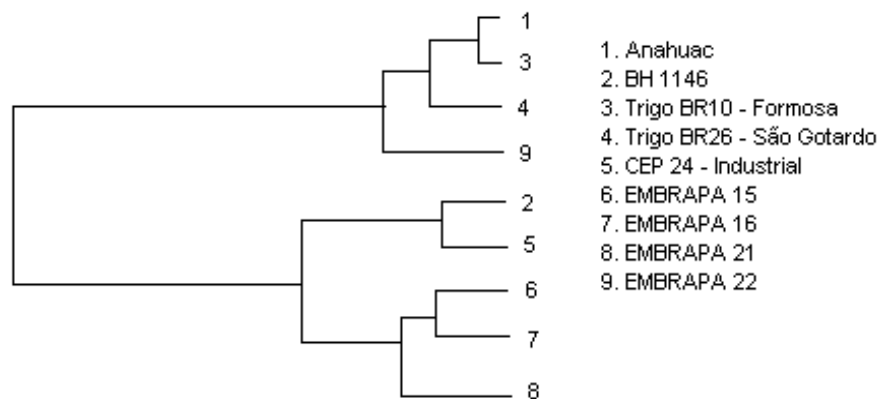


Figura 1 - Cluster de nove genótipos de trigo.

#### **4.1.3.4. Variáveis canônicas**

A análise multivariada, com base em variáveis canônicas, tem por finalidade resumir as informações do conjunto inicial de caracteres em alguns componentes, representados por combinações lineares daqueles caracteres, simplificando a análise dos dados. Portanto, a divergência, influenciada a princípio por um conjunto n-dimensional ( $n =$  número de variáveis), passa a ser avaliada por um complexo bidimensional de fácil interpretação espacial. Em geral, avalia-se a dissimilaridade dos genótipos por intermédio de uma dispersão gráfica, utilizando-se as duas primeiras variáveis canônicas como eixo de referência, quando eles envolvem pelos menos 80% da variância acumulada, o que foi obtido no presente estudo, viabilizando, dessa maneira, a utilização desta técnica (Quadro 12).

#### **4.1.3.5. Dispersão gráfica**

A Figura 2 mostra a dispersão de nove genótipos de trigo, em relação às duas primeiras variáveis canônicas. Constata-se que os cultivares Anahuac, Trigo BR 10 - Formosa, Trigo BR 26 - São Gotardo e EMBRAPA 22, todos pertencentes ao sistema de cultivo de trigo irrigado, distanciaram-se dos demais, o que já era esperado, porém com distâncias maiores, com os genótipos mais altos (CEP 24 - Industrial e BH 1146). Os genótipos de estatura intermediária ficaram localizados graficamente muito próximos e intermediariamente em relação os genótipos de trigo irrigado (mais baixos) e aos genótipos mais altos.

#### **4.1.3.6. Importância relativa dos caracteres**

A identificação de caracteres que mais contribuíram para a diversidade genética dos genótipos pode ser realizada pela metodologia de Singh, que é uma técnica multivariada que se baseia na distância generalizada de Mahalanobis. Constata-se que o caráter altura de planta foi o que teve maior participação na

Quadro 12 - Estimativa dos autovalores ( $\lambda_i$ ), de suas contribuições percentuais ( $\% \lambda_i$ ) e dos respectivos autovetores associados, obtidas a partir da análise dos caracteres ciclo (CL), altura da planta (AP), número de espigas por planta (NEP), número de espiguetas estéreis por planta (NEEP), número de espiguetas férteis por planta (NEFP), número de grãos por planta (NGP), peso de mil grãos (PMG) e produtividade por parcela (PP), avaliados em noventa genótipos de trigo

Variância Canônica	Variância (Autovalor $\lambda_i$ )	Variância Acumulada (%)	Coeficiente de ponderação associado a:							
			CL	AP	NEP	NEEP	NEFP	NGP	PMG	PP
VC1	36.534,7227	92,52	-3,16493	7,62629	0,57464	-0,02773	0,69336	-0,18522	0,06830	-0,00017
VC2	2.380,1609	98,54	-0,78393	2,22199	-1,98939	0,06681	-1,95295	0,92240	1,44547	-0,21519
VC3	416,0629	99,60	-0,17163	0,83947	-1,62257	0,01357	0,27045	0,41747	0,01604	-0,11885
VC4	150,8922	99,98	-5,69746	0,35261	-0,47974	0,02410	-0,48253	0,19038	-0,03147	-0,02243
VC5	6,3041	99,99	-0,57792	-0,13071	6,17838	0,02094	-0,15038	0,00442	0,35243	0,02127
VC6	2,0311	100,00	-0,45661	0,20198	-4,86224	0,02075	0,25396	0,00125	0,06543	0,07460
VC7	0,2911	100,00	-0,13960	0,10567	2,76495	-0,01180	-0,15170	-0,27686	-3,57670	0,36607
VC8	0,0053	100,00	-0,04120	-0,02709	-1,13254	0,07058	0,00825	0,00687	0,20079	-0,03515

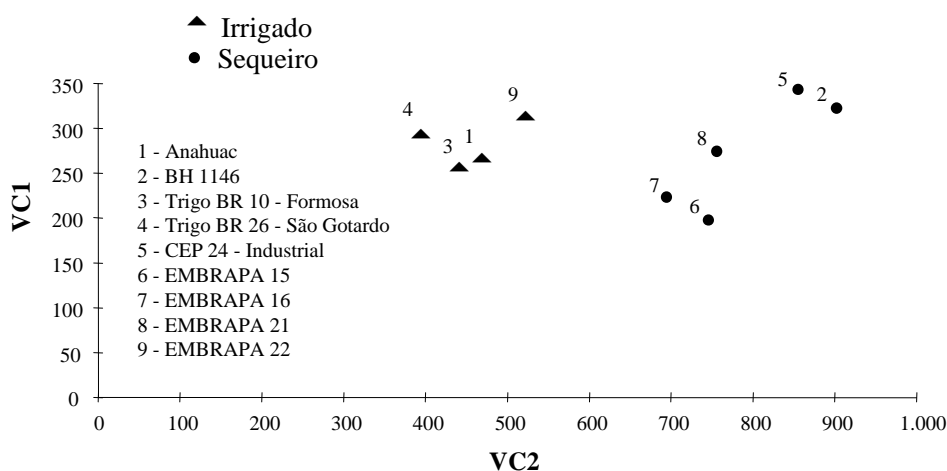


Figura 2 - Dispersão de nove genótipos de trigo em relação às duas primeiras variáveis canônicas (VC1 e VC2).

contribuição relativa para a diversidade genética entre os diversos genótipos de trigo estudados. Os caracteres número de espiguetas estéreis por planta, número de espigas por planta, peso de mil grãos, produtividade por parcela e ciclo foram os que menos contribuíram para a diversidade genética. Portanto, é dispensável a sua avaliação em futuros estudos (Quadro 13). Segundo CRUZ e REGAZZI (1994), caracteres dispensáveis em estudos de diversidade genética são aqueles invariantes entre os materiais estudados e, ou, redundantes, por estarem correlacionados com outros caracteres.

#### 4.2. Estudo da capacidade combinatória

Objetivando realizar um estudo genético sobre a capacidade combinatória entre os cultivares de trigo Anahuac, BH 1146, Trigo BR 10 - Formosa, Trigo BR 26 - São Gotardo, CEP 24 - Industrial, EMBRAPA 15, EMBRAPA 16, EMBRAPA 21 e EMBRAPA 22, realizaram-se cruzamentos dialélicos entre eles, considerando os recíprocos. As características avaliadas foram: ciclo; altura da planta; número de espigas por planta; número de espiguetas estéreis por planta; número de espiguetas férteis por planta e por espiga; número de grãos por planta, por espiga e por espiguetas; peso de grãos por planta; peso de mil grãos; e produtividade por parcela e por hectare.

Quadro 13 - Contribuição relativa ( $S_j$ ) dos caracteres ciclo (CL), altura da planta (AP), número de espigas por planta (NEP), número de espiguetas estéreis por planta (NEEP), número de espiguetas férteis por planta (NEFP), número de grãos por planta (NGP), peso de mil grãos (PMG) e produtividade por parcela (PP), avaliados em nove genótipos de trigo, utilizando-se a metodologia de Singh

Caracteres	$S_j$	%
CL	27.744,06	0,95
AP	2.476.359,50	84,46
NEP	10.195,55	0,35
NEEP	1.833,83	0,06
NEFP	179.711,03	6,13
NGP	211.177,87	7,20
PMG	10.134,67	0,35
PP	14.731,57	0,50

No Quadro 14 encontra-se o resumo da análise de variância dos caracteres citados anteriormente. Observa-se que em todos os caracteres estudados, com exceção de número de espigas por planta, houve variabilidade genética entre os tratamentos, evidenciada pela significância dos quadrados médios.

As somas de quadrados de tratamento foram desdobradas em somas de quadrados associadas aos efeitos das capacidades geral (CGC) e específica (CEC) de combinação e aos efeitos recíprocos (Quadro 15). Verifica-se que todos os caracteres, com exceção de número de espigas por planta, tiveram significância dos quadrados médios das capacidades geral e específica de combinação e do efeito recíproco. Todos os quadrados médios da capacidade geral de combinação foram maiores que os da capacidade específica. Excetuando peso de mil grãos, os quadrados médios do efeito recíproco foram maiores do que os da capacidade específica de combinação. Porém, excetuando número de espiguetas férteis por

espiga, os quadrados médios do efeito recíproco foram menores do que os da capacidade geral de combinação.

Quadro 14 - Resumo da análise de variância dos caracteres ciclo (CL), altura da planta (AP), número de espigas por planta (NEP), número de espiguetas estéreis por planta (NEEP), número de espiguetas estéreis por espiga (NEEE), número de espiguetas férteis por planta (NEFP), número de espiguetas férteis por espiga (NEFE), número de grãos por planta (NGP), número de grãos por espiguetas (NGEP), número de grãos por espiga (NGE), peso de mil grãos (PMG) e produtividade por hectare (PR), do dialelo balanceado de tabela completa

FV	GL	Quadrados Médios												
		CL	AP	NEP	NEEP	NEEE	NEFP	NEFE	NGP	NGE	NGEP	PGP	PMG	PR
Tratamentos	80	12,1012**	948,7757**	41,4267	341,6924**	1,8474**	2.892,5728**	5,5932**	28.216,6934**	349,7167**	0,6901**	47,3376**	70,5653**	2.143.479,2500
Resíduo	160	0,2926	21,8506	34,1118	27,1208	0,2708	50,7342	1,7028	15,1172	6,3965	0,0337	0,3488	0,8647	272.828,3438
Média		80,21	113,76	11,47	28,13	2,50	230,78	20,93	542,62	49,78	2,38	26,71	49,61	5.854,09
CV (%)		0,43	0,26	3,26	1,19	1,34	0,19	0,40	0,46	0,32	0,50	0,14	0,12	5,74

\*\* F significativo a 1% de probabilidade.

Quadro 15 - Quadrados médios das capacidades geral de combinação (CGC) e específica (CEC) de combinação e de efeitos recíprocos em relação aos caracteres ciclo (CL), altura da planta (AP), número de espigas por planta (NEP), número de espiguetas estéreis por planta (NEEP), número de espiguetas estéreis por espiga (NEEE), número de espiguetas férteis por planta (NEFP), número de espiguetas férteis por espiga (NEFE), número de grãos por planta (NGP), número de grãos por espiguetas (NGEP), número de grãos por espiga (NGE), peso de grãos por planta (PGP), peso de mil grãos (PMG) e produtividade por hectare (PR), segundo metodologia de Griffing (1956)

FV	GL	Quadrados Médios												
		CL	AP	NEP	NEEP	NEEE	NEFP	NEFE	NGP	NGE	NGEP	PGP	PMG	PR
Tratamento	80	12,101**	948,775**	41,426	341,692**	1,847**	2.892,572**	5,593**	28.216,693**	349,716**	0,6901**	47,337**	70,563**	2.143.479,250**
CGC	8	61,257**	3.965,139**	61,281	1.508,723**	6,313**	9.552,162	6,220**	11.135,906**	1.788,642**	3,8632**	142,306**	256,596**	6.158.009,500**
CEC	36	60,250**	476,345**	29,966	174,447**	1,213**	1.833,990**	3,885**	16.839,388**	137,1606**	0,2627**	23,043**	50,944**	1.224.234,750**
E. Rec.	36	7,027**	750,903**	48,475	249,597**	1,489**	2471,245**	7,161**	21.118,173**	242,511**	0,4125**	50,529**	48,846**	2.170.605,750**
Resíduo	160	0,292	21,850	34,111	27,120	0,270	50,734	1,702	15,117	6,396	0,0337	0,348	0,864	272.828,343

\*\* Significativo a 1% de probabilidade pelo teste F.

Embora a magnitude dos quadrados médios não indique a importância relativa dos componentes de variação genética, os valores de F, significativos para capacidades geral e específica de combinação, mostram a existência de variabilidade devida à ação aditiva e não-aditiva dos genes, respectivamente. Além disso, o efeito materno mostrou ser o mais importante, com exceção do caráter peso de mil grãos, do que os efeitos não-aditivos dos genes.

#### **4.2.1. Estimativas dos efeitos da capacidade geral de combinação**

No Quadro 16 encontram-se as estimativas dos efeitos da capacidade geral de combinação  $\hat{g}_i$  de cada genitor, bem como o desvio-padrão dessas estimativas. Baixa estimativa de  $\hat{g}_i$  é um indicador de que o valor da capacidade de combinação do genótipo, quando cruzado com os demais, não difere muito da média geral de todos os cruzamentos. SPRAGUE e TATUM (1942) relatam que altas estimativas de  $\hat{g}_i$ , em valores absolutos, são indicadores de que o genitor em questão é muito melhor, ou muito pior, em relação ao comportamento médio dos cruzamentos.

A capacidade geral de combinação relaciona-se com os efeitos aditivos dos genes. Assim, os genitores com as mais altas estimativas de capacidade geral de combinação deverão ser preferidos para os programas de melhoramento, constituindo novas populações, que proporcionarão maiores ganhos nos ciclos de seleção. Quanto a ciclo, é interessante que o trigo cultivado no sistema irrigado seja precoce, porque vai utilizar menos água na irrigação. Observa-se que os genitores com maior efeito negativo (encurtam o ciclo) para capacidade geral de combinação foram, pela ordem, BH 1146, EMBRAPA 22, Trigo BR 10 - Formosa, Trigo Br 26 - São Gotardo e Anahuac. Já para altura da planta, em que maior altura está associada com maiores problemas de acamamento no cultivo do trigo no sistema irrigado, eles apresentaram maior efeito negativo na capacidade geral de combinação, pela ordem decrescente: Trigo BR 26 - São Gotardo, Anahuac, EMBRAPA 22 e Trigo BR 10-Formosa. EMBRAPA 15, EMBRAPA

16, Trigo BR 26 - São Gotardo e EMBRAPA 21 apresentaram os maiores efeitos da

Quadro 16 - Estimativas dos efeitos da capacidade geral de combinação  $\hat{g}_i$  de nove cultivares de trigo, do desvio-padrão do efeito  $[DP(\hat{g}_i)]$  e do desvio-padrão da diferença dos efeitos de dois progenitores  $[DP(\hat{g}_i - \hat{g}_j)]$  dos caracteres ciclo (CL), altura da planta (AP), número de espigas por planta (NEP), número de espiguetas estéreis por planta (NEEP), número de espiguetas estéreis por espiga (NEEE), número de espiguetas férteis por planta (NEFP), número de espiguetas férteis por espiga (NEFE), número de grãos por planta (NGP), número de grãos por espiguetas (NGEP), número de grãos por espiga (NGE), peso de grãos por planta (PGP), peso de mil grãos (PMG) e produtividade por hectare (PR), segundo metodologia de Griffing (1956)

Progenitores	Efeitos												
	CL	AP	NEP	NEEP	NEEE	NEFP	NEFE	NGP	NGE	NGEP	PGP	PMG	PR
Anahuac	-0,2284	-10,2379	-1,0576	-2,0683	-0,0399	-11,3516	0,2309	-3,8628	2,4358	0,0689	-1,2652	-2,1241	-239,6166
BH 1146	-1,3765	4,7899	-0,4891	-3,5109	-0,2566	-0,3072	0,3586	-1,0017	-0,4099	-0,0033	0,5718	1,3648	65,7501
BR 10	-0,7654	-2,3270	-0,4835	-1,4128	-0,0640	1,2002	0,5364	-2,4869	-0,3420	-0,0551	-0,0986	0,1870	25,8627
BR 26	-0,5988	-12,8675	0,2479	-6,7572	-0,4214	-19,0702	0,2179	18,9150	7,3765	0,3337	1,7625	0,7555	329,9962
CEP 24	0,0309	9,7732	-0,7835	-4,7572	-0,3380	-8,6905	-0,1210	-13,8585	0,1265	0,0134	0,4477	1,8019	44,8297
EMBRAPA 15	1,3272	6,7603	2,4387	4,3854	0,1249	20,0355	-0,2914	5,7725	-3,7013	-0,1583	-0,8282	-1,8333	-138,5852
EMBRAPA 16	1,6235	2,8455	0,6072	7,3743	0,4193	17,7465	-0,3136	25,0069	-2,3735	-0,0866	0,2088	-2,0037	-3,8331
EMBRAPA 21	0,9383	9,0603	0,1961	8,0076	0,6156	8,2502	-0,3932	-100,4628	-11,3809	-0,5144	-3,1189	3,9883	-640,6425
EMBRAPA 22	-0,9506	-7,7971	-0,6761	-1,5183	-0,0399	-7,8127	-0,2247	71,9132	7,4488	0,3967	2,3200	-2,1315	556,5205
$DP(\hat{g}_i)$	0,0694	0,5997	0,7493	0,6682	0,0668	0,9139	0,1674	0,4988	0,3245	0,0236	0,0758	0,1193	67,0149
$DP(\hat{g}_i - \hat{g}_j)$	0,1041	0,8996	1,1240	1,0022	0,1001	1,3708	0,2511	0,7483	0,4867	0,0353	0,1137	0,1790	100,5224

capacidade geral de combinação, em ordem decrescente, para número de espigas por planta. Porém, EMBRAPA 21, EMBRAPA 15 e EMBRAPA 16 apresentaram os maiores valores negativos da CGC para número de grãos por espiga. Além disso, EMBRAPA 21 apresentou o maior efeito negativo da CGC para produtividade. EMBRAPA 22, Trigo BR 26 - São Gotardo, BR 1146, CEP 24 - Industrial e Trigo BR 10 - Formosa foram os progenitores que apresentaram os maiores efeitos positivos, em ordem decrescente, da CGC para produtividade.

#### **4.2.2. Estimativas dos efeitos de capacidade específica de combinação**

Com relação à capacidade específica de combinação  $S_{ij}$ , sua significância reflete a ação não-aditiva dos genes e indica que há interações intra-alélica e inter-alélica, ou seja, alguns híbridos desviam de maneira significativa dos valores esperados, com base no comportamento médio dos pais. Baixos valores de  $S_{ij}$  de um determinado híbrido indicam que ele se comporta como esperado, com base na capacidade geral de combinação de seus genitores. Altos valores, positivos ou negativos, de  $S_{ij}$  indicam que o comportamento de um determinado híbrido é relativamente melhor ou pior do que o esperado com base na capacidade geral de combinação. As estimativas da capacidade específica de combinação estão, portanto, relacionadas com os genes que exibem efeitos de dominância ou epistasia (GRIFFING, 1956).

A manifestação dos efeitos gênicos de um indivíduo é o resultado da contribuição trazida pelos genitores e de um efeito oriundo da interação dos dois gametas específicos que originaram aquele indivíduo. A contribuição gamética constituída dos efeitos aditivos dos alelos e da parte da interação aditivo x aditivo é independente do genótipo.

Em relação ao caráter ciclo, o cruzamento entre Anahuac x Embrapa 22 é o que mais desvia da média dos genitores, sendo o  $F_1$  mais precoce que a média dos pais. Isto se deve ao fato de os genes que continham as exigências fotoperiódicas ( $P_{pd1}$ ,  $P_{pd2}$  e  $P_{pd3}$ ) e os genes reponsáveis pela vernalização ( $V_{m1}$ ,  $V_{m2}$  e  $V_{m3}$ ) serem todos recessivos (SCARTH e LAW, 1983; WORLAND, 1996).

Quadro 17 - Estimativas dos efeitos da capacidade específica de combinação ( $\hat{S}_{ij}$ ), do desvio-padrão (D.P) do efeito das diferenças, de efeitos para ciclo (CL), altura da planta (AP), número de espigas por planta (NEP), número de espiguetas estéreis por planta (NEEP), número de espiguetas estéreis por espiga (NEEE), número de espiguetas férteis por espiga (NEFE), número de grãos por planta (NGP), número de grãos por espiguetas (NGEP), número de grãos por espiga (NEP), peso de grãos por planta (PGP), peso de mil grãos (PMG) e produtividade por hectare (PR), segundo a metodologia de Griffing (1956)

Tratamentos	Efeitos												
	CL	AP	NEP	NEEP	NEEE	NEFP	NEFE	NGP	NGE	NGEP	PGP	PMG	PR
Anahuac (1)	-1,753	-7,081	-5,234	-8,991	-0,716	-13,280	0,677	-38,057	1,620	0,014	-0,014	3,304	-5,628
BH 1146 (2)	0,876	0,597	-1,461	4,861	0,884	-33,169	0,154	-37,880	5,038	0,192	-0,922	1,226	-42,295
BR 10 - Formosa (3)	-0,679	12,597	-1,372	-3,469	0,033	-35,050	-0,305	-56,904	3,609	0,129	-1,548	1,848	-372,119
BR 26-São Gotardo 4)	1,321	-0,759	-2,468	-1,595	0,253	20,957	1,102	48,320	1,738	0,115	2,663	1,111	748,146
CEP 24 - Industrial (5)	-0,605	-3,703	-1,020	-0,080	0,181	-15,669	0,547	36,590	9,305	0,392	-1,507	-5,882	-201,920
EMBRAPA 15 (6)	0,802	9,757	-2,755	-5,032	-0,412	11,246	0,388	59,939	2,760	0,126	0,978	-3,544	169,376
EMBRAPA 16 (7)	-0,457	6,886	-0,780	15,057	0,999	-1,976	-0,701	-52,584	-4,923	-0,175	-1,829	1,296	-248,287
EMBRAPA 21 (8)	-0,086	-3,477	-0,732	-10,876	-0,097	-2,284	1,858	110,109	13,586	0,187	3,660	-4,178	761,624
EMBRAPA 22 (9)	1,691	21,871	0,680	4,942	0,384	7,476	0,121	-168,576	-17,606	-0,874	-1,918	10,952	-518,075
1 x 2	-1,605	23,808	-0,492	-1,565	0,034	-18,775	-0,285	80,985	-3,971	-0,180	-2,435	2,665	-495,794
1 x 3	1,784	-16,858	1,235	0,787	-0,125	13,035	-0,562	52,433	1,298	0,105	1,436	-1,291	262,809
1 x 4	-0,383	-8,651	-1,596	-4,343	-0,318	5,622	1,423	13,565	3,696	0,034	0,708	0,557	204,060
1 x 5	0,488	14,125	0,252	-4,152	-0,417	-9,758	-0,655	-1,050	1,012	0,120	0,739	1,611	199,942
1 x 6	-0,809	0,288	-1,587	1,872	0,286	-7,550	-0,318	-71,543	-6,227	-0,247	-3,801	-1,704	-886,242
1 x 7	1,562	1,803	0,928	5,05	0,325	9,489	-0,212	24,696	-0,404	0,037	-0,938	-4,117	-153,990
1 x 8	2,747	6,238	0,372	2,283	0,229	-4,848	-0,483	10,909	0,086	0,081	1,923	2,446	372,465
1 x 9	-2,031	-13,621	1,411	9,059	0,701	26,065	0,415	90,033	2,940	0,103	2,384	-2,872	490,032
2 x 3	1,099	-12,820	-0,166	10,246	1,075	0,379	2,160	35,255	2,457	0,144	-0,301	-3,780	13,743
2 x 4	-0,735	-1,629	-1,364	-0,467	-0,034	0,644	0,012	12,937	0,522	-0,012	0,421	-0,365	266,626
2 x 5	0,302	-0,553	-0,383	-7,376	-0,602	-10,085	0,400	-0,511	3,288	0,059	1,302	3,439	-465,423

Continua...

Quadro 17, Cont.

Tratamentos	Efeitos												
	CL	AP	NEP	NEEP	NEEE	NEFP	NEFE	NGP	NGE	NGEP	PGP	PMG	PR
2 x 6	0,173	0,727	-0,205	-6,535	-0,780	15,505	-0,512	-33,904	-4,867	-0,224	-1,138	0,707	-189,592
2 x 7	0,043	-6,042	0,326	-2,324	-0,175	-6,339	-0,690	28,602	2,288	0,159	0,308	-2,072	230,460
2 x 8	0,728	-4,207	1,887	-0,402	-0,355	30,074	-0,277	6,715	-3,404	-0,163	1,169	1,591	304,864
2 x 9	-0,883	0,118	1,859	3,202	-0,049	21,770	-0,962	69,772	-1,351	0,026	1,597	-3,411	417,415
3 x 4	0,154	6,471	-1,437	-2,865	-0,260	-0,480	0,017	49,089	4,490	0,174	2,224	0,413	555,980
3 x 5	-0,975	8,864	-0,122	-3,341	-0,243	-12,326	-0,411	-63,809	-10,227	-0,456	-0,027	7,150	45,779
3 x 6	-0,105	-1,456	-0,078	-0,900	-0,223	38,148	1,410	20,215	0,485	-0,173	1,982	1,485	377,694
3 x 7	-0,401	-1,008	-0,396	-3,722	-0,151	-14,713	-0,118	-41,480	0,173	-0,006	-1,955	-0,278	-385,320
3 x 8	-0,383	1,160	1,989	3,511	0,003	17,783	-1,338	40,050	-0,936	0,088	0,073	-3,948	-31,164
3 x 9	-0,494	3,051	0,437	-0,246	0,0108	-6,771	-0,857	-26,310	-1,299	-0,006	-1,883	-1,000	-473,757
4 x 5	-0,975	15,188	-1,020	9,663	0,331	-3,772	-0,959	-62,845	-3,045	-0,012	-1,355	-0,485	-118,553
4 x 6	0,062	-7,266	11,074	2,587	0,151	-24,715	-0,322	14,626	4,299	0,272	-0,296	-1,333	-9,605
4 x 7	-0,401	-2,001	-0,194	-2,869	-0,193	17,724	0,434	20,518	-2,545	-0,162	0,950	0,320	-562,570
4 x 8	0,177	4,101	-0,583	8,631	0,710	3,254	-1,036	-33,652	-7,938	-0,250	-1,572	1,300	-279,731
4 x 9	0,840	-5,458	-1,911	-2,743	-0,134	-19,233	-0,672	-54,628	-1,217	0,138	-3,744	-1,519	-764,248
5 x 6	0,765	-10,757	-0,605	3,615	0,401	7,900	0,317	47,981	3,033	0,125	1,002	-1,480	284,478
5 x 7	0,802	-6,275	1,737	-2,845	-0,427	29,328	0,156	75,854	0,772	0,042	3,782	-0,076	1013,597
5 x 8	-0,512	-9,757	0,715	6,072	0,444	11,057	0,436	-28,034	-4,104	-0,230	-2,624	-2,030	-523,831
5 x 9	0,710	-7,132	0,537	4,448	0,333	3,333	0,167	-4,176	0,016	-0,041	-1,313	-2,248	-234,065
6 x 7	0,006	7,171	-1,302	4,013	0,277	-2,998	-0,257	-14,522	-1,484	-0,041	0,508	1,776	177,745
6 x 8	-1,142	-0,094	-2,424	1,413	0,331	-29,669	-0,510	-79,393	-3,060	-0,113	-2,548	3,072	-620,616
6 x 9	0,247	1,930	-1,618	-1,028	-0,030	-8,489	-0,196	56,531	5,111	0,276	-1,829	1,020	656,767
7 x 8	-1,272	3,105	-0,559	-2,909	-0,097	-1,871	0,378	-52,271	-0,304	0,047	-1,235	2,909	-222,581
7 x 9	0,117	-3,638	-0,820	-9,450	-0,558	-14,384	1,010	11,787	6,433	0,192	,410	0,247	151,652
8 x 9	-0,198	2,930	-0,576	-8,084	-0,538	-9,476	1,858	25,566	6,073	0,187	-1,918	-1,163	233,974
D.P. ( $\hat{S}_{ii} - \hat{S}_{jj}$ )	0,390	3,366	4,206	3,750	0,375	5,129	0,940	2,800	1,821	0,132	0,425	0,633	376,120
D.P. ( $\hat{S}_{ij} - \hat{S}_{kj}$ )	0,294	2,544	3,179	2,835	0,283	3,877	0,710	2,485	1,377	0,100	0,321	0,506	284,320
D.P. ( $\hat{S}_{ij} - \hat{S}_{k\ell}$ )	0,275	2,380	2,274	2,652	0,265	3,127	0,664	2,116	1,288	0,093	0,301	0,473	265,957
D.P. ( $\hat{S}_{ii}$ )	0,278	2,399	2,297	2,673	0,267	3,655	0,670	1,995	1,297	0,094	0,303	0,477	268,660

Para a característica produtividade, que, sob o ponto de vista econômico, é mais interessante, a maior heterose manifestada é entre o cruzamento de CEP 24 – Industrial x EMBRAPA 16 devido ao fato de que ambos divergem nos componentes primários da produção (capacidade de afilamento e peso de mil grãos), ocorrendo dominância para estas outras características.

#### **4.2.3. Estimativas dos efeitos recíprocos ( $\hat{R}_{ij}$ 's)**

As estimativas dos efeitos recíprocos ( $R_{ij}$ ) e os seus respectivos desvios-padrão encontram-se no Quadro 18 .

O efeito  $R_{ij}$  refere-se à diferença entre o híbrido  $X_{ij}$ , em que i entra como genitor feminino e j como genitor masculino, e o híbrido  $X_{ji}$ , em que j entra como genitor feminino e i como genitor masculino.

Para todas as características avaliadas, com exceção de número de espiguetas férteis por planta, houve  $R_{ij}$  positivo ou negativo em várias combinações híbridas.

Resultados significativos para  $R_{ij}$  foram observados para altura da planta entre: BH 1146 x CEP 24 – Industrial, BH 1146 x Trigo BR 10 – Formosa, BH 1146 x Trigo BR 26 – São Gotardo, BH 1146 x CEP 24 – Industrial, BH 1146 x EMBRAPA 15, BH 1146 x EMBRAPA 16, BH 1146 x EMBRAPA 21 e BH 1146 x EMBRAPA 22, ou seja, possivelmente o genitor BH 1146 possui gene(s) não-nuclear(es) que alonga o ciclo.

O genitor Anahuac apresentou efeito recíproco positivo para número de grãos por espiga em todas as combinações híbridas e, também, com exceção do cruzamento com EMBRAPA 22, efeito  $R_{ij}$  positivo para peso de grãos por planta, talvez estando estes dois caracteres correlacionados.

Apesar de haver evidência de efeitos recíprocos para todos os caracteres com exceção de HEFP, a importância deles é muito discutida, porque o desvio padrão das características é muito baixo. Além disso, na literatura da cultura do

trigo não é relatado efeito recíproco para nenhuma dessas características avaliadas.

Quadro 18 - Estimativas dos efeitos recíprocos e de seus desvio-padrão (D.P) para 13 caracteres em trigo: ciclo (CL), altura da planta (AP), número de espiguetas estéreis por planta (NEEP), número de espiguetas estéreis por espiga (NEEE), número de espiguetas férteis por planta (NEFP), número de espiguetas férteis por espiga (NEFE), número de grãos por planta (NGP), número de grãos por espiguetas (NGEP), número de grãos por espiga (NEP), peso de grãos por planta (PGP), peso de mil grãos (PMG) e produtividade por hectare (PR), segundo a metodologia de Griffing (1956)

Híbrido <sup>1/</sup>	Efeitos												
	CL	AP	NEP	NEEP	NEEE	NEFP	NEFE	NGP	NGE	NGEP	PGP	PMG	PR
1 x 2	0,00	-8,550**	-0,333	4,983	0,6333	-3,550	0,367	42,167**	6,183**	0,267**	3,317**	2,417**	713,333**
1 x 3	0,000	0,100	2,067	6,100**	0,133	32,8333	-0,967	83,367**	-2,367	0,000	2,650**	-1,983	564,983**
1 x 4	-1,000**	3,200	0,600	-0,850	-0,217	6,950	-0,733	7,633**	-3,383**	-0,050	3,583**	5,633**	773,700**
1 x 5	-1,500**	-10,350**	-0,250	-6,483**	-0,600	13,117	1,850**	119,383**	19,117**	1,417**	5,933**	-0,300	1305,183**
1 x 6	-2,500**	-8,100**	0,533	-3,650	-0,167	-18,217	-0,650	43,883**	5,900**	0,350**	2,283**	0,750	500,750
1 x 7	-3,167**	-5,967**	-0,250	-13,750**	-1,100**	-12,233	-0,600	96,517**	9,100**	0,500**	6,150**	3,667**	1344,500**
1 x 8	0,667**	-4,917	-0,050	-9,417**	-0,833**	3,900	0,500	10,200**	1,17	0,167	1,583**	2,317**	336,467
1 x 9	0,000	-10,983**	0,783	-14,133**	-1,517**	11,517	-0,500	87,333**	3,433**	0,250**	6,717**	4,283**	1474,067**
2 x 3	-1,167**	18,687**	-2,567	-11,417**	-0,817	-34,250	3,317**	-94,383**	0,467	-0,067	-2,417**	3,583**	-538,317
2 x 4	-0,500	18,917**	0,200	3,317	0,317	-0,817	-0,517	-5,567**	-1,817	0,000	-1,967**	-2,933**	-448,333
2 x 5	-0,167	10,433**	-0,117	1,783	0,200	-3,800	-0,133	-122,517**	-11,833**	-0,550**	-4,233**	5,050**	-9,617
2 x 6	1,667**	8,567**	3,350	11,533**	0,483	49,983	-1,417	-4,283	-10,883**	-0,400**	1,783**	3,383**	386,100
2 x 7	0,500	12,250**	0,183	4,933	0,383	6,617	0,250	-91,983**	-8,500**	-0,450**	-3,500**	1,367	-769,067**
2 x 8	-1,500	8,933**	2,066	5,517	0,033	40,900	-0,117	-17,400**	-6,933**	-0,300**	0,967**	0,050	-201,833
2 x 9	0,000	16,333**	0,167	6,767**	0,550	-8,733	-1,000	-96,733**	-8,717**	-0,300**	-5,467**	-1,600	-1217,967**
3 x 4	1,1667	-17,807**	-0,333	-3,817	-0,350	0,800	0,833	29,800**	5,133**	0,133	2,633**	1,833	579,633**
3 x 5	-0,500	-8,100**	0,283	4,283	0,350	2,767	-0,300	54,333**	-2,383	-0,117	1,967**	-2,650**	425,366
3 x 6	0,333	-17,867**	-3,283	-3,533	0,300	-28,667	4,417**	55,417**	15,517**	0,400**	0,333	-4,283**	83,900
3 x 7	-0,333	-15,267**	-0,967	-4,100	-0,133	-15,150	0,433	16,217**	5,533**	0,233**	0,533	0,450	110,933
3 x 8	1,000**	-11,183**	-2,683	-0,133	0,617	-52,150	0,033	-70,650**	2,217	0,100	-0,500	6,533**	-125,183
3 x 9	1,000**	-20,417**	-1,517	-7,850**	-0,417	-18,800	1,117	-0,567	7,783**	0,217**	1,183**	1,600	249,433

Continua...

Quadro 18, Cont.

Efeitos													
Híbrido <sup>1/</sup>	CL	AP	NEP	NEEP	NEEE	NEFP	NEFE	NGP	NGE	NGEP	PGP	PMG	PR
4 x 5	0,667**	3,617	-0,583	-2,000	0,067	-15,350	-0,367	67,300**	4,933**	0,317**	-1,467**	-4,417**	-345,200
4 x 6	0,000	2,500	15,200**	2,267	-0,250	5,900	0,500	-36,033**	-3,883**	-0,267**	0,217	3,267**	51,500
4 x 7	0,500	3,533	1,367	-0,400	-0,300	26,483	-0,200	66,983**	-0,367	0,033	4,000**	1,217**	-47,950
4 x 8	-0,333	3,050	0,900	-0,133	-0,300	14,950	-0,250	15,817**	-1,600	-0,050	0,617	-0,617	140,383
4 x 9	0,500	1,567	-0,100	0,133	0,333	12,833	1,617**	-6,317**	0,017	-0,350	-1,050**	-1,283**	-243,517
5 x 6	2,000	17,800**	1,850	0,333	-0,383	36,517	-0,167	33,383**	-4,800**	-0,233	-0,400	-4,400**	-107,417
5 x 7	1,667**	14,700**	-0,067	2,033	0,150	-4,333	-0,217	-47,717**	-3,433**	-0,150	-3,350**	-1,567	-747,583**
5 x 8	0,333	5,233	-0,567	-0,983	0,083	1,367	1,117	-42,600**	-1,917	-0,150	-2,450**	-1,067**	-582,217**
5 x 9	0,000	19,333**	1,417	8,233**	0,450	20,583	0,850	18,000**	-6,000**	-0,150	1,800**	1,733	379,267
6 x 7	0,167	-4,033	0,217	14,000**	1,017**	-1,100	-0,333	-24,967**	-2,450	-0,100	-1,333**	-0,283	-303,150
6 x 8	0,333	-0,750	0,750	5,467	0,267	7,100	-0,633	8,400**	-1,300	0,000	0,917**	1,233**	215,383
6 x 9	0,833**	-13,500**	-0,517	-4,300	-0,250	-1,783	0,717	64,367**	8,133**	0,300**	2,183**	-1,200**	478,150
7 x 8	-0,500	-0,267	-0,683	-7,933**	-0,500	2,217	1,400	35,850**	5,150**	0,133	1,333**	-1,467	296,300
7 x 9	-1,000**	4,033	-0,483	-1,333	-0,017	-6,200	0,400	-87,067**	-5,417**	-0,283**	-3,017**	1,450	-679,617**
8 x 9	0,000	2,050	0,283	2,933	0,233	1,417	-0,450	-26,433**	-3,950**	0,150	0,367	3,133**	80,000
D. P.	0,221	1,908	2,384	2,126	0,922	2,908	0,533	1,587	1,033	0,075	0,241	0,380	213,240

\*\* Significativo, a 1% de probabilidade, pelo teste t.

<sup>1/</sup> 1=Anahuac; 2=BH 1146; 3=BR 10 - formosa; 4=BR 26 - São Gotardo; 5=CEP 24 - Industrial; 6=EMBRAPA 15; 7=EMBRAPA 16; 8=EMBRAPA 21; 9=EMBRAPA 22.

Esses resultados obtidos podem ser também explicados pelo pequeno número de indivíduos avaliados para cada repetição.

#### **4.3. Estudo genético segundo a metodologia proposta por Hayman**

A suficiência do modelo ativo dominante foi avaliada, segundo a metodologia de HAYMAN (1954b), para os caracteres ciclo; altura da planta; número de espigas por planta; número de espiguetas estéreis na base das espigas por planta e por espiga; número de espiguetas férteis por planta e por espiga; número de grãos por planta, por espiga e por espiqueta; peso de grãos por planta; peso de mil grãos; e produtividade de grãos/ha (Quadro 19). Este método impõe as seguintes restrições:

- a - progenitores homozigóticos;
- b - segregação diplóide;
- c - ausência de efeito materno;
- d - ausência de alelismo múltiplo;
- e - genes independentemente distribuídos entre os pais; e
- f - ausência de epistasia.

As três primeiras restrições são plenamente satisfeitas em trigo, o qual, apesar de ser um alohexaploide, comporta-se como um diplóide e onde a homozigose é alcançada naturalmente e não há registros de efeitos maternos. Porém, pode haver problemas com a presença de alelismo múltiplo, porque as três espécies ancestrais do trigo cultivado, atualmente, embora distintas, são geneticamente relacionadas, fazendo com que muitos genes presentes em mais de um genoma se apresentem duplicados ou triplicados, modificando os padrões de segregação mendeliana (FERNANDES, 1985; FERNANDES e ANTONIOLLI, 1988). A pressuposição de distribuição independente entre os progenitores constitui, na maioria das vezes, a principal causa de falhas na análise dialélica; no entanto, HAYMAN (1954a,b) considera que, quando se trabalha com pequeno

número de progenitores e o modelo genético é fixo, as estimativas dos parâmetros genéticos são pouco comprometidas. Assim, quando ocorre significância do teste

Quadro 19 - Teste de suficiência do modelo genético em relação aos caracteres ciclo (CL), altura da planta (AP), número de espigas por planta (NEP), número de espiguetas estéreis por planta (NEEP), número de espiguetas estéreis por espiga (NEEE), número de espiguetas férteis por planta (NEFP), número de espiguetas férteis por espiga (NEFE), número de grãos por planta (NGP), número de grãos por espiga (NGE), número de grãos por espiguetas (NGEP), peso de grãos por planta (PGP), peso de mil grãos (PMG) e produtividade por hectare (PR), segundo a metodologia de Hayman (1954b)

Caracteres	QM (regressão)	Regressão $W_i=1/4 (D-H1) + bV_i$			
		QM Desvio	$\hat{b}$	t(Ho=b=1)	t(Ho:: b'=0)
CL	2,8865	0,5920	0,4029	-3,2227 <sup>ns</sup>	1,6570 <sup>ns</sup>
AP	32776,9121	4975,9858	0,5730	-2,0620 <sup>ns</sup>	0,8065 <sup>ns</sup>
NEP	10,6785	4,4592	0,1207	-11,2740 <sup>**</sup>	6,0443 <sup>**</sup>
NEEP	10418,3926	151,4055	1,1799	1,2650 <sup>ns</sup>	-1,8766
NEEE	0,1886	0,0079	1,1958	0,8009 <sup>ns</sup>	-1,7350 <sup>ns</sup>
NEFP	423123,3125	54230,1445	0,9798	-0,0575 <sup>ns</sup>	-1,1708 <sup>ns</sup>
NEFE	0,1352	0,0404	0,2606	-5,1936 <sup>**</sup>	2,7753 <sup>ns</sup>
NGP	5951126,5000	1221122,6250	0,4747	-2,2948 <sup>ns</sup>	0,8909 <sup>ns</sup>
NGE	1551,2272	107,3552	0,8573	-0,6399 <sup>ns</sup>	-0,2026 <sup>ns</sup>
NGEP	0,0037	0,0003	0,6270	-2,1216 <sup>ns</sup>	1,1105 <sup>ns</sup>
PGP	17,0711	3,0914	0,5324	-2,0638 <sup>ns</sup>	0,7883 <sup>ns</sup>
PMG	18,4189	24,8824	0,3463	-1,6242 <sup>**</sup>	-0,3154 <sup>ns</sup>
PR	2,9964×10 <sup>10</sup>	8242165248,0000	0,4564	-2,2713 <sup>ns</sup>	0,8162 <sup>ns</sup>

\*\* Significativo a 1% de probabilidade pelo teste F.

<sup>ns</sup> Não-significativo.

do modelo aditivo dominante em trigo, uma consequência imediata é a ocorrência de epistasia no caráter em estudo.

Para os caracteres número de espigas por planta, número de espiguetas férteis por espiga e peso de mil grãos, houve significância do teste de suficiência do modelo aditivo dominante, evidenciando a presença de epistasia (Quadro 19). Para estas características, portanto, o modelo não se aplica.

MATHER e JINKS (1984) recomendam a mudança de escala quando há insucesso no ajuste do modelo aditivo dominante aos dados. A justificativa para o uso de uma escala transformada não é teórica, mas empírica, removendo ou reduzindo a interdependência dos efeitos dos genes, permitindo, assim, o uso do modelo aditivo dominante com análise mais simples e levando a previsões mais seguras, com a natureza do caráter, sugerindo, muitas vezes, a transformação apropriada.

A estimativa de  $D - H_1$  foi negativa para os caracteres ciclo (Quadro 20), altura da planta (Quadro 21), número de espiguetas estéreis por planta (Quadro 23), número de espiguetas estéreis por espiga (Quadro 24), número de espiguetas férteis por planta (Quadro 25), número de espiguetas férteis por espiga (Quadro 26), número de grãos por planta (Quadro 27), número de grãos por espiga (Quadro 28), número de grãos por espiguetas (Quadro 29), peso de grãos por planta (Quadro 30), peso de mil grãos (Quadro 31), produtividade por parcela (Quadro 32) e produtividade por hectare (Quadro 33), evidenciando a predominância dos efeitos gênicos não-aditivos no controle gênico destes caracteres. Somente o caráter número de espigas por planta (Quadro 22) apresentou a estimativa de  $D - H_1$  positiva. A predominância de efeitos gênicos aditivos é um indicativo da facilidade de se encontrarem genótipos geneticamente superiores durante o processo de seleção (MATHER e JINKS, 1984).

As estimativas do grau médio de dominância foram superiores a 1,00 para todos os caracteres estudados, com exceção do caráter número de espiguetas

estéreis por planta, que foi de 0,9482 (Quadro 22), evidenciando, assim, que, entre os alelos que atuam no controle gênico dos caracteres estudados, ocorre dominância completa e sobredominância. De fato, as retas de todas as regressões dos caracteres interceptam a ordenada acima da origem, concordando com estes resultados (Figuras 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10,11,12,13,14 e 15).

A estimativa de simetria próxima de 0,25 indica que os alelos estão distribuídos de maneira simétrica entre os progenitores. Das características analisadas, o caráter número de espigas por planta apresentou estimativa de simetria mais afastada de 0,25 (Quadro 23). Este dado indica que os alelos não estão distribuídos de maneira simétrica entre os progenitores para número de espigas por planta. Quando há simetria, as frequências alélicas são iguais, podendo este fato ser de interesse, uma vez que, normalmente, não se sabe, a princípio, qual alelo é favorável.

As herdabilidades no sentido amplo foram altas para todos os caracteres estudados, com exceção do caráter número de espiguetas férteis por espiga (Quadro 26); da mesma forma aconteceu para a herdabilidade no sentido restrito, para esta característica. Herdabilidades no sentido restrito superiores a 40%, porém inferiores a 50%, ocorreram para os caracteres número de espiguetas estéreis por espiga (Quadro 24), número de espiguetas férteis por espiga (Quadro 26), produtividade por parcela (Quadro 33) e produtividade por hectare (Quadro 33), evidenciando, para a maioria dos caracteres estudados, que os efeitos gênicos aditivos preponderam sobre os efeitos devidos à dominância.

A estimativa do número de genes que exibem dominâncias mostrou que os caracteres são governados por poucos genes; porém, este estimador subestima o número de genes que exibe pouca ou nenhuma dominância (CRUZ e REGAZZI, 1994).

Quadro 20 - Estimativas dos componentes e parâmetros genéticos do dialelo em relação ao caráter ciclo, avaliadas em cultivares e híbridos de trigo

Componente	Estimativa	Parâmetro	Estimativa
E	0,0976	Grau Médio de Dominância	1,0750
D	4,4581	Simetria	0,1930
H <sub>1</sub>	5,1518	Relação Dominante / Recessivo	1,2638
H <sub>2</sub>	3,9776	Número de Genes com Dominância	≅ 1,0
h <sup>2</sup>	0,0224	Herdabilidade restrita	0,6740
F	1,1165	Herdabilidade ampla	0,9709
D-H1	-0,6937	Correlação ( $\bar{Y}_{ii}, \hat{W}_i + V_i$ )	-0,5114

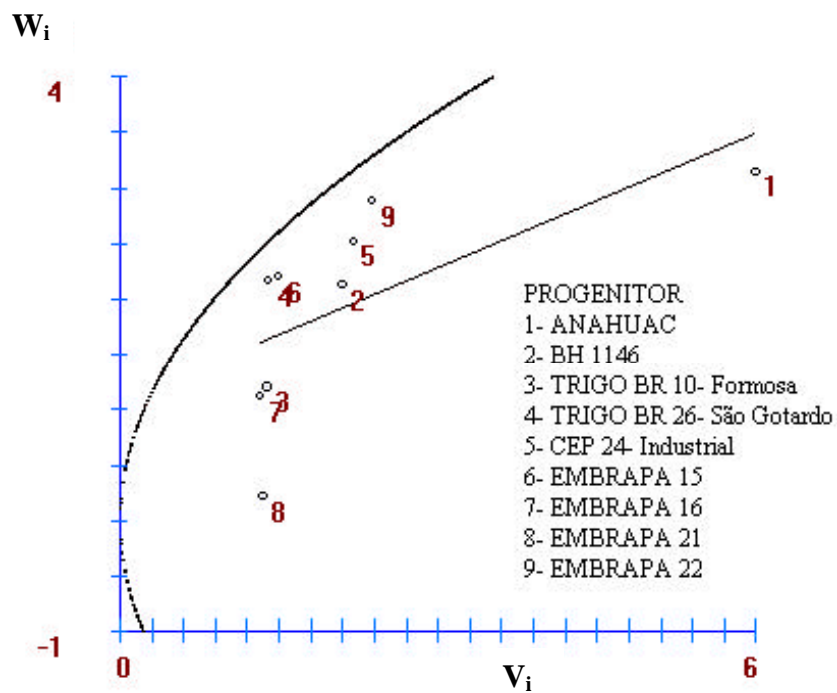


Figura 3 - Regressão de  $W_i$  sobre  $V_i$  para ciclo, avaliada em cultivares e híbridos de trigo.

Quadro 21 - Estimativas dos componentes e parâmetros genéticos do dialelo em relação ao caráter altura da planta, avaliadas em cultivares e híbridos de trigo

Componente	Estimativa	Parâmetro	Estimativa
E	7,2835	Grau Médio de Dominância	1,0868
D	326,1925	Simetria	0,1966
H <sub>1</sub>	385,2749	Relação Dominante/Recessivo	1,3927
H <sub>2</sub>	303,0005	Número de Genes com Dominância	≅ 1,0
h <sup>2</sup>	62,5254	Herdabilidade restrita	0,6375
F	116,3687	Herdabilidade ampla	0,9682
D - H <sub>1</sub>	-59,0824	Correlação ( $\bar{Y}_{ii}, \hat{W}_i + V_i$ )	-0,7051

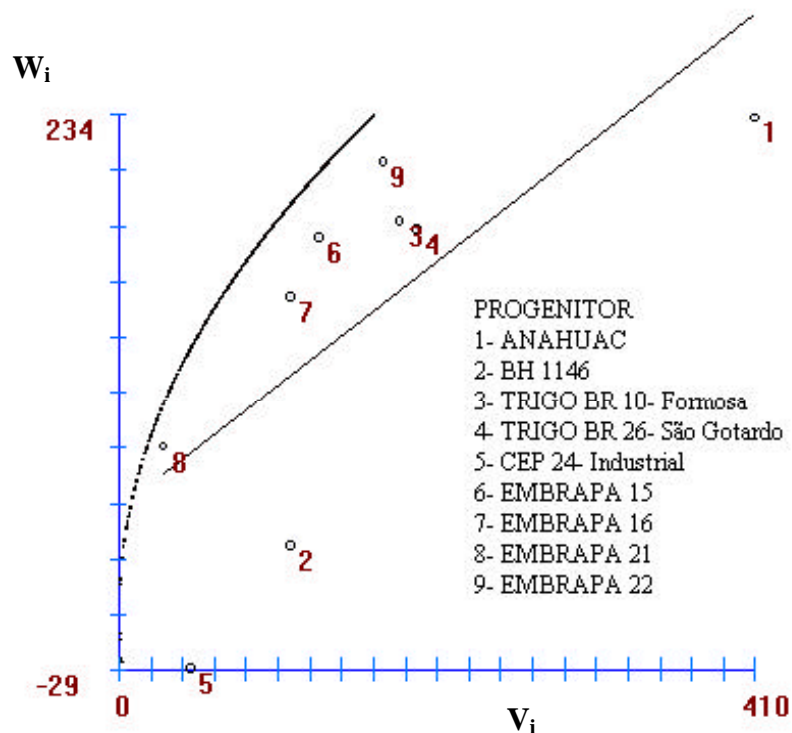


Figura 4 - Regressão de  $W_i$  sobre  $V_i$  para altura da planta, avaliada em cultivares e híbridos de trigo.

Quadro 22 - Estimativas dos componentes e parâmetros genéticos do dialelo com relação ao caráter número de espigas por planta, avaliadas em cultivares e híbridos de trigo

Componente	Estimativa	Parâmetro	Estimativa
E	11,3706	Grau Médio de Dominância	1,1345
D	-7,8544	Simetria	0,0680
H <sub>1</sub>	-10,1098	Relação Dominante/Recessivo	0,0174
H <sub>2</sub>	-2,7634	Número de Genes com Dominância	≅ 1,0
h <sup>2</sup>	-0,9644	Herdabilidade restrita	0,1861
F	-17,2132	Herdabilidade ampla	0,2270
D - H <sub>1</sub>	2,2553	Correlação ( $\bar{Y}_{ii}, \hat{W}_i + V_i$ )	0,0228

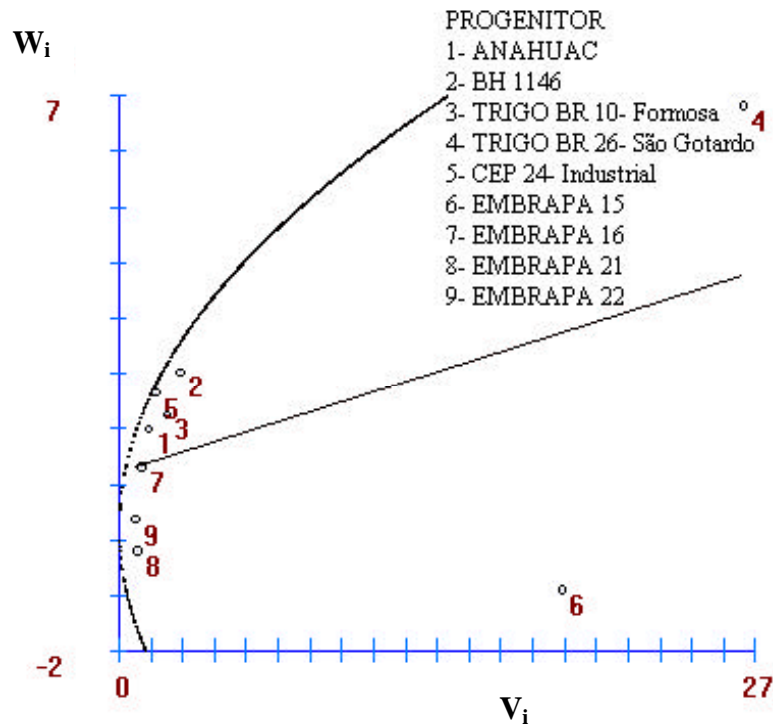


Figura 5 - Regressão de  $W_i$  sobre  $V_i$  para número de espigas por planta, avaliada em cultivares e híbridos de trigo.

Quadro 23 - Estimativas dos componentes e parâmetros genéticos do dialelo com relação ao caráter número de espiguetas estéreis por planta, avaliadas em cultivares e híbridos de trigo

Componente	Estimativa	Parâmetro	Estimativa
E	9,0403	Grau Médio de Dominância	0,9482
D	172,2844	Simetria	0,1585
H <sub>1</sub>	154,9002	Relação Dominante/Recessivo	2,1491
H <sub>2</sub>	98,2169	Número de Genes com Dominância	-
h <sup>2</sup>	-2,1539	Herdabilidade restrita	0,6203
F	115,2195	Herdabilidade ampla	0,8978
D - H <sub>1</sub>	17,3842	Correlação ( $\bar{Y}_{ii}, \hat{W}_i + V_i$ )	0,2364

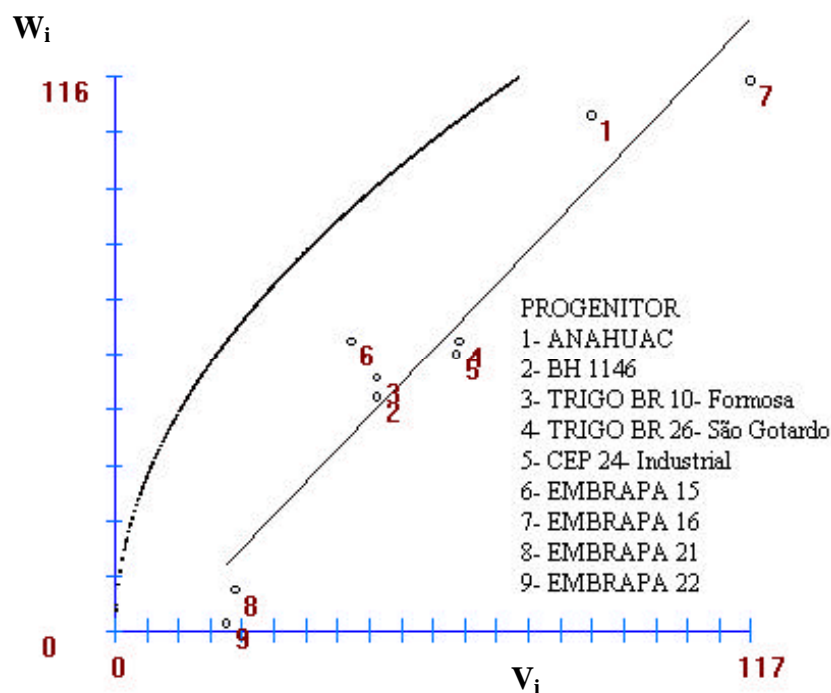


Figura 6 - Regressão de  $W_i$  sobre  $V_i$  para número de espiguetas estéreis por planta, avaliada em cultivares e híbridos de trigo.

Quadro 24 - Estimativas dos componentes e parâmetros genéticos do dialelo em relação ao caráter número de espiguetas estéreis por espiga, avaliadas em cultivares e híbridos de trigo

Componente	Estimativa	Parâmetro	Estimativa
E	0,0903	Grau Médio de Dominância	1,2110
D	0,6548	Simetria	0,1635
H <sub>1</sub>	0,9604	Relação Dominante/Recessivo	2,0309
H <sub>2</sub>	0,6281	Número de Genes com Dominância	-
h <sup>2</sup>	-0,0287	Herdabilidade restrita	0,4751
F	0,5395	Herdabilidade ampla	0,8084
D - H <sub>1</sub>	-0,3055	Correlação ( $\bar{Y}_{ii}, \hat{W}_i + V_i$ )	5,0427

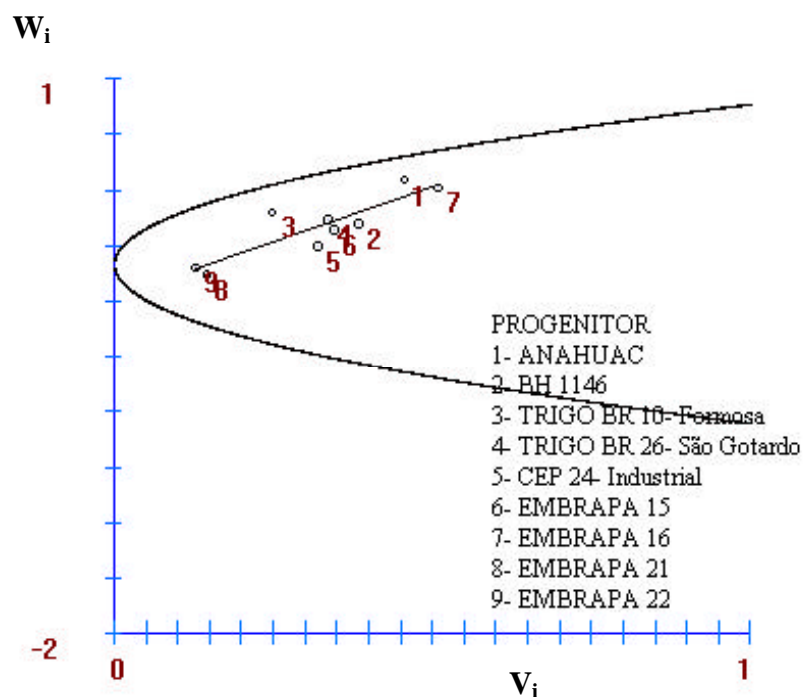


Figura 7 - Regressão de  $W_i$  sobre  $V_i$  para número de espiguetas estéreis por espiga, avaliada em cultivares e híbrido de trigo.

Quadro 25 - Estimativas dos componentes e parâmetros genéticos do dialelo com relação ao caráter número de espiguetas férteis por planta, avaliadas em cultivares e híbridos de trigo

Componente	Estimativa	Parâmetro	Estimativa
E	16,9114	Grau Médio de Dominância	1,2158
D	1045,5172	Simetria	0,1923
H <sub>1</sub>	1545,4766	Relação Dominante/Recessivo	1,7575
H <sub>2</sub>	1188,7932	Número de Genes com Dominância	≅ 1,0
h <sup>2</sup>	180,9976	Herdabilidade restrita	0,5284
F	698,4210	Herdabilidade ampla	0,9746
D - H <sub>1</sub>	-499,9594	Correlação ( $\bar{Y}_{ii}, \hat{W}_i + V_i$ )	-1,5662

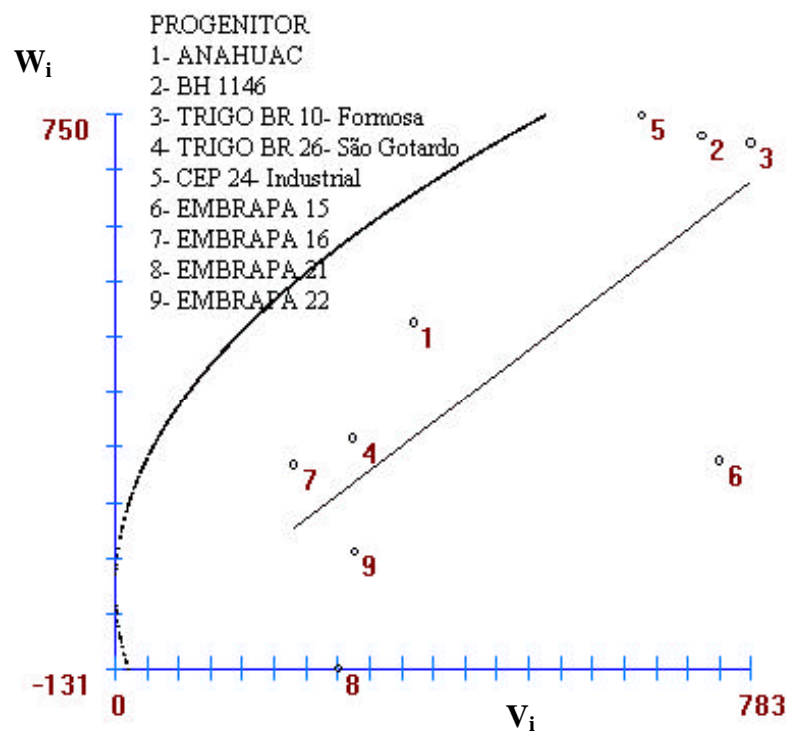


Figura 8 - Regressão de  $W_i$  sobre  $V_i$  para número de espiguetas férteis por planta, avaliada em cultivares e híbridos de trigo.

Quadro 26 - Estimativas dos componentes e parâmetros genéticos do dialelo com relação ao caráter número de espiguetas férteis por espiga, avaliadas em cultivares e híbridos de trigo

Componente	Estimativa	Parâmetro	Estimativa
E	0,5876	Grau Médio de Dominância	2,2528
D	0,2482	Simetria	0,2299
H <sub>1</sub>	1,5833	Relação Dominante/Recessivo	1,0694
H <sub>2</sub>	1,4558	Número de Genes com Dominância	≅ 1,0
h <sup>2</sup>	0,5056	Herdabilidade restrita	0,1518
F	0,0420	Herdabilidade ampla	0,4832
D - H <sub>1</sub>	-1,3351	Correlação ( $\bar{Y}_{ii}, \hat{W}_i + \hat{V}_i$ )	0,5411

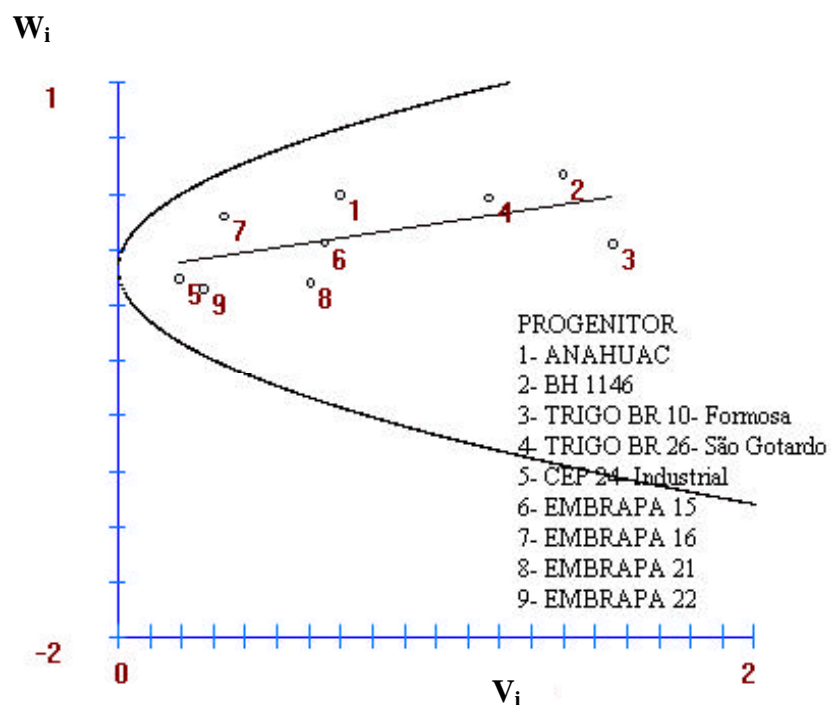


Figura 9 - Regressão de  $W_i$  para  $V_i$  para número de espiguetas férteis por espiga, avaliada em cultivares e híbridos de trigo.

Quadro 27 - Estimativas dos componentes e parâmetros genéticos do dialelo em relação ao caráter número de grãos por planta, avaliadas em cultivares e híbridos de trigo

Componente	Estimativa	Parâmetro	Estimativa
E	5,0391	Grau Médio de Dominância	2,2793
D	3497,9961	Simetria	0,1543
H <sub>1</sub>	18174,2851	Relação Dominante/Recessivo	1,3215
H <sub>2</sub>	11216,0644	Número de Genes com Dominância	≅ 1,0
h <sup>2</sup>	470,1748	Herdabilidade restrita	0,5948
F	2208,4963	Herdabilidade ampla	0,9993
D - H <sub>1</sub>	-14676,2891	Correlação ( $\bar{Y}_{ii}, \hat{W}_i + V_i$ )	0,6930

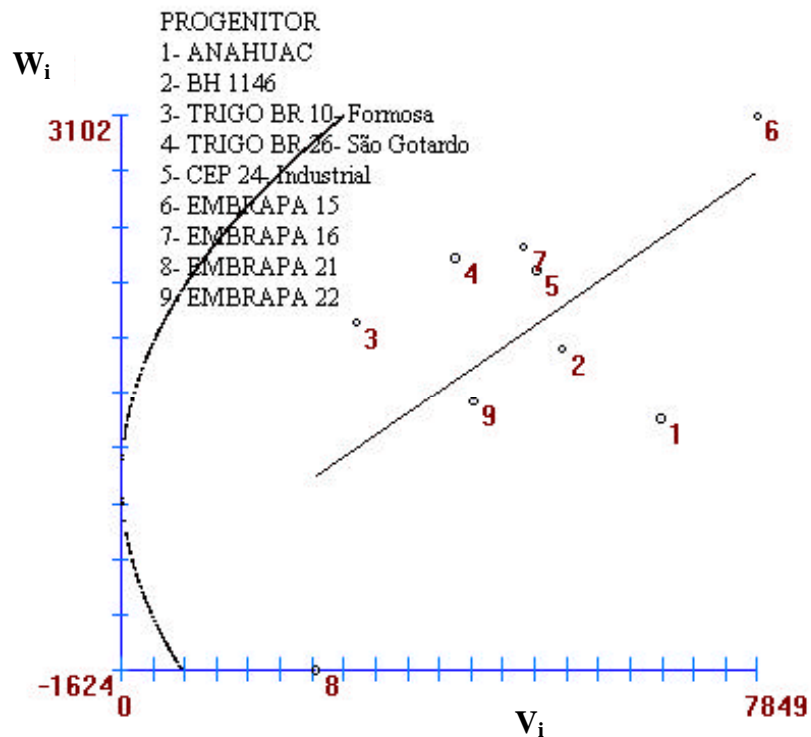


Figura 10 - Regressão de  $W_i$  sobre  $V_i$  para número de grãos por planta, avaliada em cultivares e híbridos de trigo.

Quadro 28 - Estimativas dos componentes e parâmetros genéticos do dialelo em relação ao caráter número de grãos por espiga, avaliadas em cultivares e híbridos de trigo

Componente	Estimativa	Parâmetro	Estimativa
E	2,1322	Grau Médio de Dominância	1,4551
D	75,6703	Simetria	0,1316
H <sub>1</sub>	160,2265	Relação Dominante/Recessivo	1,1641
H <sub>2</sub>	87,1705	Número de Genes com Dominância	-
h <sup>2</sup>	11,8345	Herdabilidade restrita	0,7340
F	16,7052	Herdabilidade ampla	0,9763
D - H <sub>1</sub>	-84,5562	Correlação ( $\bar{Y}_{ii}, \hat{W}_i + V_i$ )	0,6294

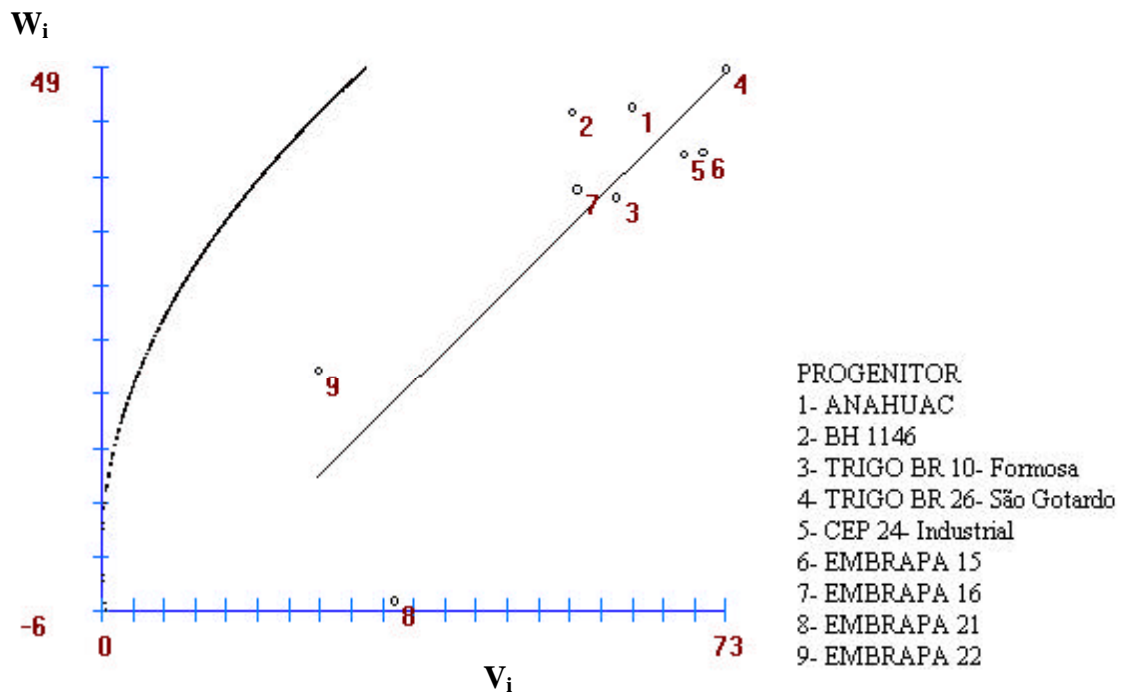


Figura 11 - Regressão de  $W_i$  sobre  $V_i$  para número de grãos por espiga, avaliada em cultivares e híbridos de trigo.

Quadro 29 - Estimativas dos componentes e parâmetros genéticos do dialelo em relação ao caráter número de grãos por espiguetas, avaliadas em cultivares e híbridos de trigo

Componente	Estimativa	Parâmetro	Estimativa
E	0,0113	Grau Médio de Dominância	1,5880
D	0,1180	Simetria	0,1282
H <sub>1</sub>	0,2975	Relação Dominante/Recessivo	0,8954
H <sub>2</sub>	0,1525	Número de Genes com Dominância	-
h <sup>2</sup>	-0,0035	Herdabilidade restrita	0,7416
F	-0,0207	Herdabilidade ampla	0,9410
D - H <sub>1</sub>	-0,1795	Correlação ( $\bar{Y}_{ii}, \hat{W}_i + V_i$ )	0,5790

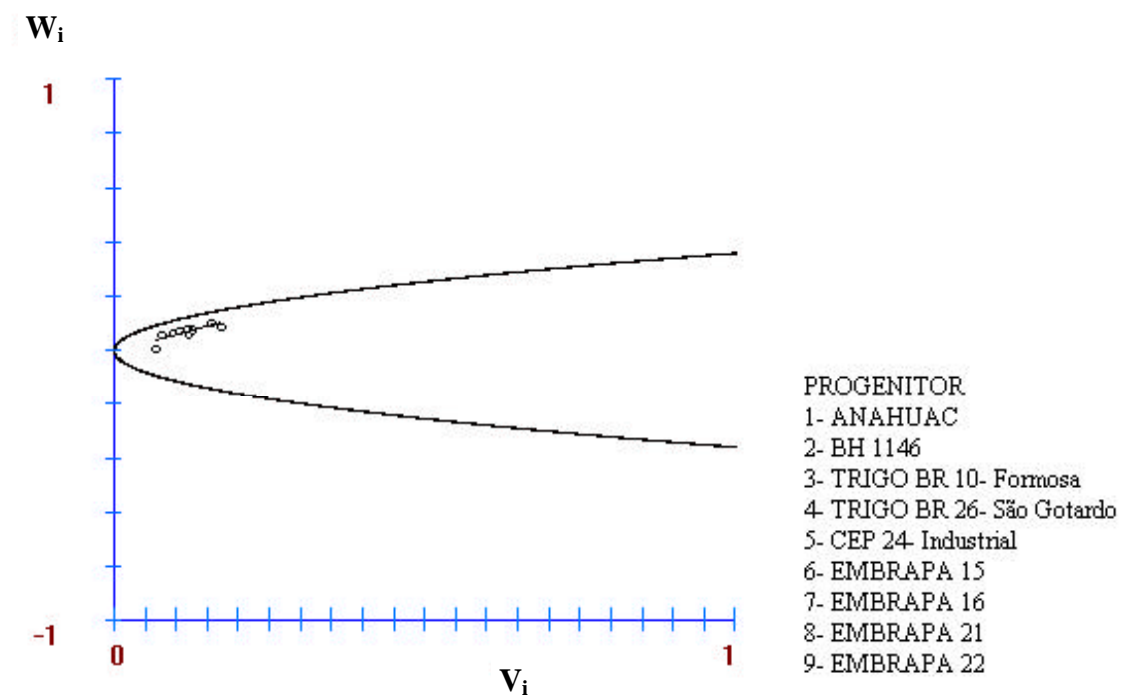


Figura 12 - Regressão de  $W_i$  sobre  $V_i$  para número de grãos por espiguetas, avaliada em cultivares e híbridos de trigo.

Quadro 30 - Estimativas dos componentes e parâmetros genéticos do dialelo com relação ao peso de grãos por planta, avaliadas em cultivares e híbridos de trigo

Componente	Estimativa	Parâmetro	Estimativa
E	0,1163	Grau Médio de Dominância	1,5550
D	7,9747	Simetria	0,1961
H <sub>1</sub>	19,2826	Relação Dominante/Recessivo	1,1391
H <sub>2</sub>	15,1277	Número de Genes com Dominância	-
h <sup>2</sup>	-0,0365	Herdabilidade restrita	0,5743
F	1,6136	Herdabilidade ampla	0,9873
D - H <sub>1</sub>	-11,3080	Correlação ( $\bar{Y}_{ii}, \hat{W}_i + V_i$ )	-0,1749

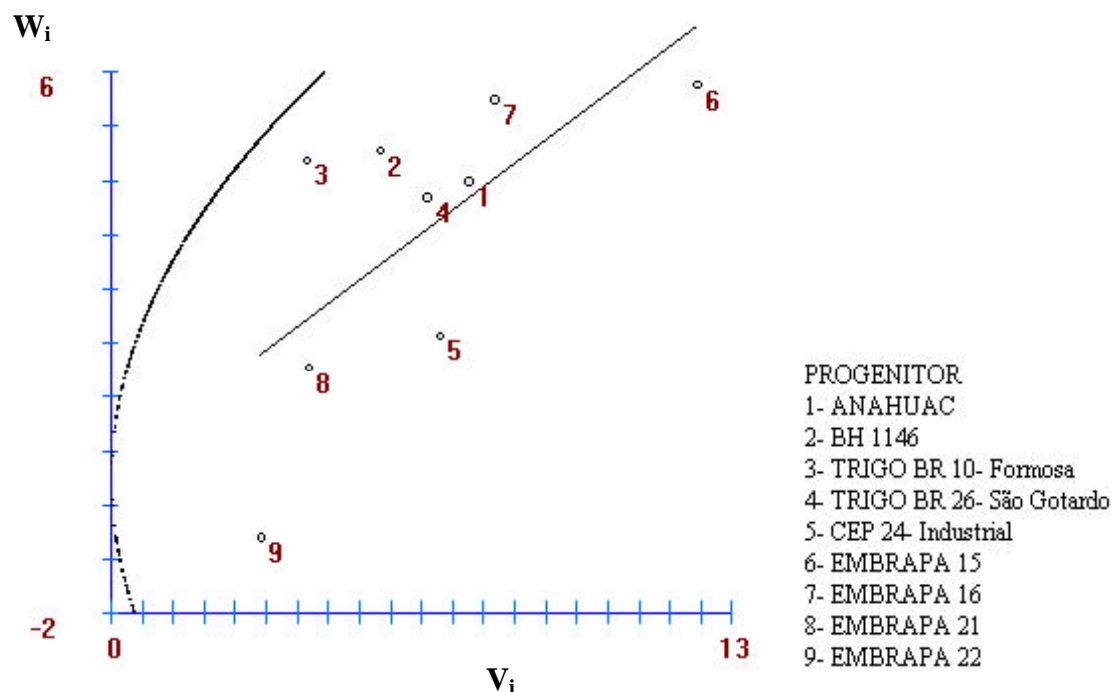


Figura 13 - Regressão de  $W_i$  sobre  $V_i$  para peso de grãos por planta, avaliada em cultivares e híbridos de trigo.

Quadro 31 - Estimativas dos componentes e parâmetros genéticos do dialelo com relação a peso de mil grãos, avaliadas em cultivares e híbridos de trigo

Componente	Estimativa	Parâmetro	Estimativa
E	0,2883	Grau Médio de Dominância	1,7866
D	18,1881	Simetria	0,1438
H <sub>1</sub>	58,0528	Relação Dominante/Recessivo	2,1642
H <sub>2</sub>	33,3889	Número de Genes com Dominância	-
h <sup>2</sup>	1,7437	Herdabilidade restrita	0,5231
F	23,9106	Herdabilidade ampla	0,9841
D - H <sub>1</sub>	-39,8147	Correlação ( $\bar{Y}_{ii}, \hat{W}_i + V_i$ )	-0,3275

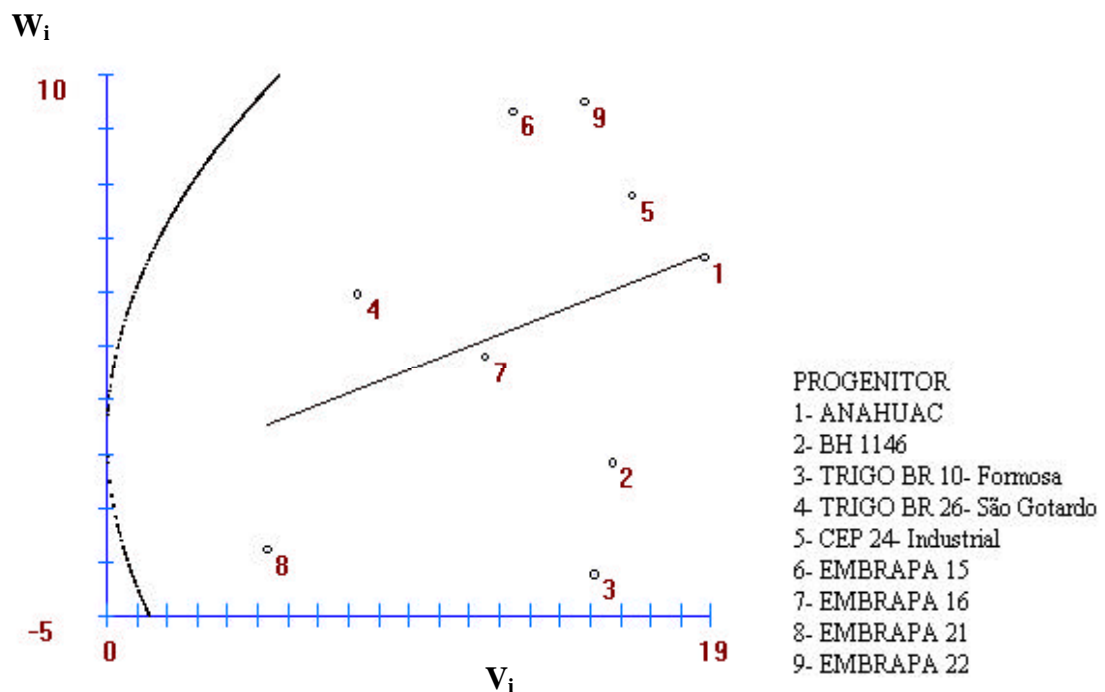


Figura 14 - Regressão de  $W_i$  sobre  $V_i$  para peso de mil grãos, avaliada em cultivares e híbridos de trigo.

Quadro 32 - Estimativas dos componentes e parâmetros genéticos do dialelo com relação a produtividade por hectare, avaliadas em cultivares e híbridos de trigo

Componente	Estimativa	Parâmetro	Estimativa
E	90942,7813	Grau Médio de Dominância	1,6372
D	288095,1250	Simetria	0,2053
H <sub>1</sub>	772257,0000	Relação Dominante/Recessivo	0,9794
H <sub>2</sub>	634246,2750	Número de Genes com Dominância	-
h <sup>2</sup>	-31751,4961	Herdabilidade restrita	0,4662
F	-9834,1738	Herdabilidade ampla	0,8055
D - H <sub>1</sub>	-484161,8750	Correlação ( $\bar{Y}_{ii}, \hat{W}_i + V_i$ )	-0,0019

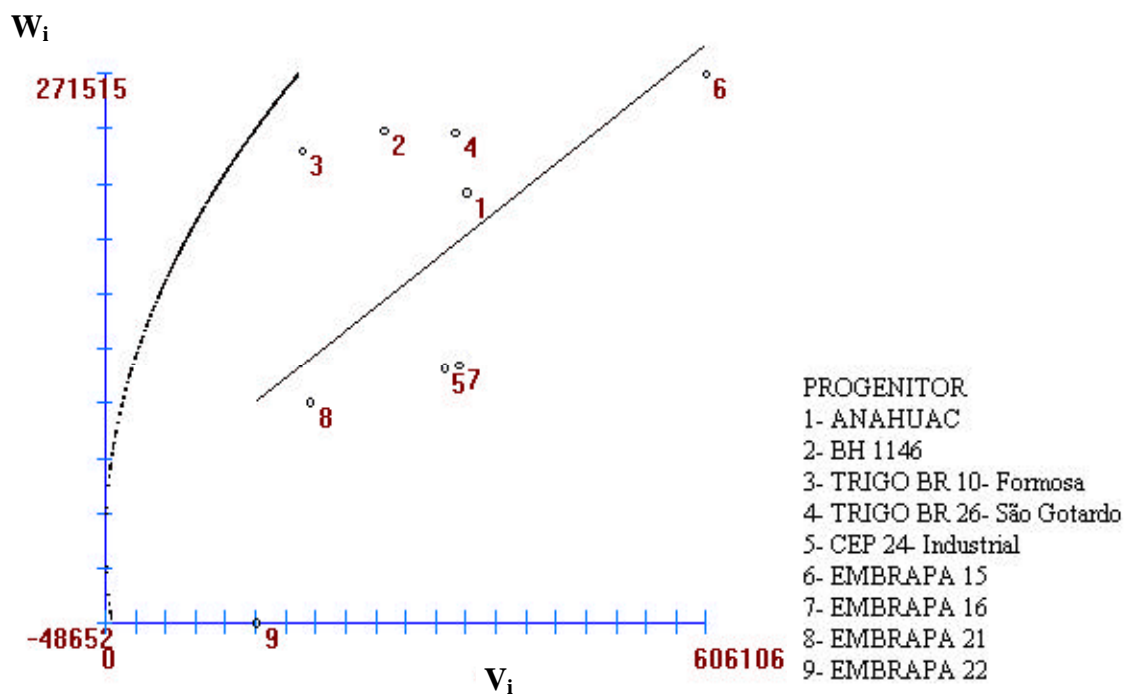


Figura 16 - Regressão de  $W_i$  sobre  $V_i$  para produtividade por hectare, avaliada em cultivares e híbridos de trigo.

## 5. RESUMOS E CONCLUSÕES

Nove genótipos de trigo, Anahuac, BH 1146, Trigo BR 10 - Formosa, Trigo Br 26 - São Gotardo, CEP 24 - Industrial, EMBRAPA 15, EMBRAPA 16, EMBRAPA 21 e EMBRAPA 22, constituíram um dialelo completo com os recíprocos. Foram analisados no ano de 1995, em Viçosa, MG, Brasil. Os genitores foram submetidos à análise de diversidade genética, usando a distância generalizada de Mahalanobis, o agrupamento de Tocher, o agrupamento do vizinho mais próximo, as variáveis canônicas e a dispersão gráfica. Os estudos de análise dialélica foram realizados pelas metodologias de GRIFFING (1956) e HAYMAN (1954b). As características avaliadas nos estudos de diversidade genética e análises dialélicas foram: ciclo; altura da planta; número de espigas por planta; número de espiguetas estéreis por planta e por espiga; número de espiguetas férteis por planta e por espiga; números de grãos por planta, por espiga e por espiguetas; peso de grãos por planta; peso de mil grãos; e produtividade por hectare.

As principais conclusões foram:

- A distância generalizada de Mahalanobis, quanto ao seu valor, caracterizou bem os genótipos pela origem e o sistema de cultivo.

- O agrupamento de Tocher agrupam os genótipos, adequadamente, pela sua origem e os sistemas de cultivo.
- A altura da planta explicou mais de 92% da variabilidade genética existente entre os genitores.
- A capacidade geral de combinação apresentou efeitos maiores que a capacidade específica e que o efeito recíproco, para os caracteres estudados.
- Os genótipos BH 1146, Trigo BR 26 - São Gotardo e EMBRAPA 22 apresentaram os maiores efeitos positivos da capacidade geral de combinação. Portanto, para o sistema de cultivo irrigado, a população obtida do cruzamento entre Trigo BR 26 – São Gotardo x EMBRAPA 22 deverá ser a escolhida.
- Para a maioria dos caracteres estudados, o efeito genético aditivo não foi o mais importante, segundo a metodologia de HAYMAN (1954b).
- A herança dos caracteres estudados mostrou ser oligogênica.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AKSEL, R. Quantitative genetic analysis of characters in wheat using chromosome substitution lines (Theoretical considerations). **Geneticis**, v.57, p.195-211, 1967.
- ALBERNOOR, R.V., BARROS, E.G., MOREIRA, M.A. Determination of genetic diversity within Brazilian soybean germoplasm using random amplified polymorphic DNA techniques and comparative analysis with pedigree data. **Rev. Brasil. Genet.**, v.18, p.265-273, 1995.
- ALLAN, R.E., VOGEL, O.A. F2 monosomic analysis of culm length in wheat crosses involving semidwarf Norin 10-Brevor 14 and the Chinese Spring series. **Crop Sci.**, v.3, p.538 - 540, 1963.
- ANAND, S.C., AULAKH, H.S., SHARMA, M.A. Associations among yield components in dwarf wheats. **Ind J. Agric. Sci.**, v.42, p.235-238, 1972.
- ARUNACHALAN, V. Genetic distance in plant breeding, **Ind. J. Genetic**, v.41, p.226-236, 1981.
- BECKMANN, J.S., SOLLER, M. Restriction fragment length polymorphic e improvement of agricultural species. **Euphytica**, v.35, p.111-124, 1986.
- BHATT, G.M. Inheritance of heading date, plant height, and kernel weight in two spring wheat crosses. **Crop Sci.**, v.12, p.95-98, 1972.

- BHATT, G.M. Significance of path coefficient analysis determining the nature of character association. **Euphytica**, v.22, p.338-343, 1973.
- BOREJEVIC, S., WILLIAMS, W.A. Genotype x environment interactions for leaf area parameters and yield components and their effects on wheat yields. **Crop Sci.**, v.22, p.1020-1025, 1982.
- BÖRNER, A., WORLAND, A.J., PLASCHKE, J., SCHUMANN, E., LAW, C.N. Pleiotropic effects of genes for reduced height (Rht) and day insensitivity (Ppd) and yield and its components for wheat grown in middle Europe. **Plant Breeding**, v.111, p.204-216, 1993.
- BRAZ, L.T. Estudos da heterose e da capacidade combinatória visando produção de frutos e sementes de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill). Jaboticabal: UNESP, 1992. 123p. Tese (Doutorado em ???) – Universidade Estadual de São Paulo, 1992.
- BRIGGLE, L.W., VOGEL, O.A. Breeding short - stature, disease - resistant wheats in the United States. **Euphytica**, v.17, p.107-130, 1968.
- BRIGGS, A.C., AYTENFISU, A. Relationships between morphological character above the flag node and grain yield in spring wheats. **Crop Sci.**, v.20, p.350-354, 1980.
- BRUM, A.C.F., ASSMANN, I.C., SOUSA, C.N.A. de, Informações sobre correlações obtidas na coleção de cultivares de trigo para cruzamento em 1987. In: REUNIÃO NACIONAL DE PESQUISA DE TRIGO, 15, 1988, Passo Fundo. **Resultados de pesquisa...**, Passo Fundo: EMBRAPA - CNPT, 1988. p.189-191.
- CAMARGO, C.E.O, OLIVEIRA, O.F. Melhoramento do trigo V. Estimativas das herdabilidades e correlações entre altura, produção de grãos e outros caracteres agrônômicos em trigo. **Bragantia**, v.42, p.131-148, 1983.
- CARVER, B.F. Yield and hard wheat quality attributes in hard x soft red winter progeny. **Crop Sci.**, v.36, p.433-438, 1996.
- CARVER, B.F., INSKEEP, W.P., WILSON, N.P., WESTERMAN, R.L. Seedling tolerance to aluminum toxicity in hard red winter wheat germplasm. **Crop Sci.**, v.28, p.463-467, 1988.

- CARVER, B.F., KRENZER JR, E.G., WHITMORE, W.E. Seasonal forage production and regrowth of hard and soft red winter wheat. **Agro. J.**, v.83, p.533-537, 1991.
- COX, J.S., MURPHY, J.P. The effect of parental divergence on F<sub>2</sub> heterosis in winter wheat crosses. **Theor. Appl. Genet.**, v.79, p.241-250, 1990.
- CRUZ, C.D. **Programa GENES**; aplicativo computacional em genética e estatística. Viçosa: UFV, 1997. 442p.
- CRUZ, C.D., REGAZZI, A.J. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. Viçosa: UFV, Impr. Univ., 1994. 390p.
- CRUZ, C.D., VENKOVSKY, R. Comparação de Alguns Métodos de Análise Dialélica, **R, Bras. Genet**, v.12, p.425-438, 1989.
- CRUZ, C.D. Aplicação de algumas técnicas multivariadas no melhoramento de plantas. Piracicaba: ESALQ/USP, 1990. 188p. Tese (Doutorado em ????????) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, 1990.
- DECKARD, E.L., LUCKEN, K.A., TOPPA, L.R., HAMMOND, J.J. Nitrate reductase activity, nitrogen distribution yield grain, grain protein of tall and semidwarf near-isogenic lines of *Triticum aestivum* and *Triticum durum*. **Crop Sci.**, v.17, p.293-296, 1977.
- DEVOS, K.M., ATKINSON, M.D., CHINOY, C.N., FRANCIS, H.A., HARCOURT, R.L., KOEBER, R.M.D., LIU, C.J., MASOJV, P., YIE, D.X., GALE, M.D. Chromosomal rearrangements in the rye genome relative to that of wheat. **Theor. Appl. Genet.**, v.85, p.673-680, 1993.
- EDWARDS, L.H., KETATA, H., SMITH, E.L. Gene action of heading date, plant height, and other characters in two winter wheat crosses. **Crop Sci.**, v.16, p.275-277, 1976.
- FALCONER, D.S. **Introdução à genética quantitativa**. Tradução de SILVA, M.A., SILVA, J.C. Viçosa: UFV, Impr. Univ., 1981. 279p.
- FEDERIZZI, L.C., CARVALHO, F.I.F., ENODARI, R. O. Análise genética do caráter período de espigamento em trigo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.17, p.1271-1277, 1982.

- FERNANDES, M.I.B.M., ANTONIOLLI, S.R. Elaboração do mapa genético do trigo "*Triticum aestivum* L. Thell" utilizando resultados publicados obtidos da análise genética através de aneuplóides. In: REUNIÃO NACIONAL DE PESQUISA DE TRIGO, 15, 1988, Passo Fundo. **Resultados de pesquisa...** Passo Fundo: EMBRAPA - CNPT, 1988. p.223.
- FERNANDES, M.I.B.M. Domesticar o grão. **Ciência Hoje**, v.17, p.36-45, 1985.
- FERNANDES, M.I.B.M., ZANETTINI, M.H.B., Desuniformidade varietal no trigo (*Triticum aestivum* (L.) Thell). In: REUNIÃO NACIONAL DE PESQUISA DE TRIGO, 15, 1988. Passo Fundo. **Resultados de pesquisa...** Passo Fundo: EMBRAPA - CNPT, 1988. p.69-93.
- FISCHER, R.A., AGUILAR, I., LAING, D.R. Post anthesis sink size in a high-yielding dwarf wheat: Yield responses to grain number. **Aust. J. Agric. Res.**, v.28, p.165-175, 1977.
- FONSECA, S., PATTERSON, F.L. Yield component heritability and interrelationships in wheat (*Triticum aestivum*, L.). **Crop Sci.**, v.18, p.614 - 617, 1968.
- FRANK, A.B., BAUER, A. Temperature, Nitrogen, and Carbon Dioxide effects on spring wheat development and spikelets numbers. **Crop Sci.**, v.36, p.659-665, 1996.
- GALE, M.D., LAW, C.N. The identification and exploitation of Norin 10 semi-dwarfing genes, **Annual Report - Plant Breeding Institute**, p.21-35, 1976.
- GALE, M.D., YOUSSEFIAN, S. Dwarfing genes in wheat. In: RUSSEL, G.E (Ed.) **Progress in plant breeding**. London: Butterworths, 1985. p.1-35.
- GALE, M.D. The effects of Norin 10 dwarfing genes on yield in wheat. In: INTERNATIONAL WHEAT GENETICS SYMPOSIUM, 5, 1978. New Delhi. **Proceedings...** New Delhi: Indian Society of Genetics, Plant Breeding, 1979. v.2, p.978-987.
- GALE, M.D., MARSHALL, G.A., GREGORI, R.S., QUICK, J.S. Norin 10 semi-dwarfism in tetraploid wheat and associated effects on yield. **Enphytica**, v.30, p.347-354, 1981.
- GALIBA, G., QUARRIE, S.A., J., MORTOUNOU, A., SHAPE, R.W. RFLP mapping of vernalization (Vrn 1) and frost resistance (Fr1) genes on chromosome 5A of wheat. **Theor. Appl. Genet.**, v.90, p.1174-1179, 1995.

- GARDNER, C.O., EBERHART, S.A. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. **Biométrics**, v.22, p.439-452, 1966.
- GEBEYEHOU, G., KNOTT, D.R., BAKER, R.J. Relationships among durations of vegetative and grain filling phases, yield components, and grain yield in durum wheat cultivars. **Crop Sci.**, v.22, p.287-290, 1982.
- GEBRE - MARIAM, H., LARTER, E.N., EVANS, L.E. Selection for yield kernel, weight and protein content in early generations of six wheat crosses. **Can. J. Plant Sci.**, v.68, p.641-649, 1988.
- GILL, K.S., LUBBERS, E.L., GILL, B.S., RAUPP, W.J., COX, T.S. A genetic linkage map of *Triticum tauschii* (DD) and its relationship to D genome of bread wheat (AABBDD) **Genome**, v.34, p.362-374, 1991.
- GOMES, E.P., SOUSA, C.H.A., DOTTO, S.R., BAIER, A.C., AMBROSI, I. Avaliação preliminar de 33 seleções da variedade de trigo IAS 54. In: REUNIÃO ANUAL CONJUNTA DE PESQUISA DE TRIGO, 6, 1974. Porto Alegre. **Pesquisa com trigo na estação Experimental de Passo Fundo**. Passo Fundo: IPEAS/EEPF, 1974. p.77-82.
- GRIFFING, B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallell crossing systems. **Aust. J. Biol. Sci.**, v.9, 436-493, 1956.
- HALLORAN, G.A., BOYDELL, C.W. Wheat chromosomes with genes for vernalisation response. **Can. J. Genet. Cytol.**, v.9, p.632-639, 1967.
- HAYMAN, B.I. The analysis of variance of diallel tables. **Biometrics**, v.10, p.235-244, 1954a.
- HAYMAN, B.I. The theory and analysis of diallel crosses. **Genetics**, v39, p.p.789-809, 1954b.
- HOOGENDOORN, C.A. recipiocal F1 analysis of the genetic control of ear emergence, number of leaves and number of spikelets in wheat. **Euphytica**, v.34, p.545- 558, 1985.
- HOOGENDOORN, J., PFEIFFER, W.H., RAJARAM, S., GALE, M.D. Adaptative aspects of dwarfing genes in CIMMYT germoplasm. In: INTERNATIONAL WHEAT GENETICS SYMPOSIUM, 7, 1988, Cambridge. **Proceeding ...** Cambridge: PSR, 1988. v.2, p.1093-1100.

- HSU, P., WALTON, P.D. Relationships between yield and its components and structures above the flag leaf node in spring wheat. **Crop Sci.**, v11, p.190-193, 1971.
- HYNE, V., KEARSEY, M.J, MARTINEZ, O., GANG, W., SHAPE, J.W. A partial genome assay for quantitative trait loci in wheat (*Triticum aestivum*) using different analytical techniques. **Theor. Appl. Genet.**, v.89, p.735-741, 1994.
- JINKS, J.L., TOWEY, P. Estimating the number of genes in a polygenic system by genotype assay. **Heredity**, **37**: 69 - 71, 1976.
- JOHNSON, V.A., BIEVER, K.J., HAUNOLD, A., SCHIMIDT, J.W. Inheritance of plant height, yield of grain and other plant and seed characteristics in a cross of hard red winter wheat *Triticum aestivum*, L. **Crop Sci.**, v.6, p.33-38, 1966.
- KETATA, H., SMITH, E.L., EDWARDS, L.H., McNEW, R.W. Detection of epistatic additive, and dominance variation in winter wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell). **Crop Sci.**, v.16, p.1-4, 1976.
- KHALIFA, M.A., QUALSET, C.O. Intergenotypic competition between tall and dwarf wheats. II. In hybrid bulks. **Crop Sci.**, v.15, p.640-644, 1975.
- KIRBY, E.J.M., APPLEYARD, M. Development and structure of the wheat plant. In: LUPTON, F.G.H. **Wheat Breeding**. London, Chapman and Hall, 1987. p.287-311.
- KNOTT, D.R., TALMUADAR, B. Increasing seed weight in wheat and its effect on yield, yield components and quality. **Crop Sci.**, v.11, p.208-203, 1971.
- KNOTT, D.R. Effect of gene for photoperiodism, semidwarfism, and awns on agronomic characters in a wheat cross. **Crop Sci.**, v.26, p.1158-1162, 1986.
- KONZAK, C.F. Semi-dwarf cereal mutants and their use in cross breeding. In: RESEARCHCO - ORDeNATION MEETING, Vienna, 1982. Austria. **Proceedings...** Vienna: IAEA - TECDOC, 1983. p.25-37.
- KONZAK, C.F., WILSON, M.R., FRANKS, P.A. Semi-dwarf cereal mutants and their use in cross-breeding. In: RESEARCH CO-ORDINATION MEETING, 2, 1983, Vienna, Austria. **Proceedings...** Vienna: IAEA-TECDOC, 1984. p.39-50.

- KULSHURESTHA, V.P., CHOWDHURY, O. A new selection criterion for yield in wheat. **Theor. Appl. Genet.**, v.74, p.275-279, 1987.
- KUSPIRA, J., UNRAU, J. Genetic analysis of certain characters in wheat using whole chromosome substitutions lines. **Can. J. Plant Sci.**, v.37, p.300-326, 1957.
- LAGOS, M.B. **História do Melhoramento do Trigo no Brasil**. Porto Alegre, IPAGRO, 1983. 79p. (Boletim Técnico do Instituto de Pesquisas Agronômicas, 10).
- LAGOS, M.B., FERNANDES, M.I.B.M., CAMARGO, C.E.O., FEDERIZZI, L.C., CARVALHO, F.I.F. Genetic and monosomic analysis of aluminum tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) **Rev. Brasil Genet.**, v.14, p.1011-1020, 1991.
- LANDER, E.S., BOTSTEIN, T. Mapping mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. **Genetics**, v.121, p.185-199, 1989.
- LARGE, E.C. Growth stages in cereals, illustration of the Feeks scale **Plant Pathology**, v.3, p.128-129, 1954.
- LAURIE, D.A., PRATCHETT, N., BEZANT, J.H., SNAPE, J.W. Genetic analysis of a photoperiod response gene on the short arm of chromosome 2 (2H) of *Hordeum vulgare* (barley). **Heredity**, v.72, p.619-627, 1994.
- LAW, C.N., WORLAND, A.J. Aneuploidy in wheat and its uses in genetic analysis. **Rep. Pl. Breeding Instituto**, n.1972, p.25-65, 1973.
- LAW, C.N. Genetic analysis using inter-varietal chromosome substitutions. In: INTERNATIONAL WHEATS GENETICS SYMPOSIUM, 3, 1968, Canberra. **Proceedings...** Canberra: IWGS, 1968. p.331-342.
- LAW, C.N. The analysis of inter-varietal chromosome substitutions in wheat and their first generation hybrids. **Heredity**, v.28, p.169-179, 1972.
- LAW, C.N. The location of genetic factors affecting a quantitative character in wheat. **Genetics**, v.53, p.487-498, 1966.
- LAW, C.N. The location of genetic factors controlling of quantitative characters in wheat. **Genetics**, **56**: 445 - 61, 1967.

- LAW, C.N., SHAPE, J.W., WORLAND, A.J. Quantitative genetic studies in wheat. In: INTERNATIONAL WHEATS GENETICS SYMPOSIUM, 6, 1978, Kyoto. **Proceedings...** Kyoto: IWGS, 1978. p.539-547.
- LEBSOCK, K.L., AMAYA, A. Variation and covariation of agronomic traits in durum wheat. **Crop Sci.**, v.9, p.372-375, 1969.
- LEDENT, J.F. Morphology and yield in winter wheat grown in high yielding conditions. **Crop Sci.**, v.22, p.115-120, 1982.
- MAHALANOBIS, P.C. On the generalized distance in statistic. **Proc. Nat. Inst. Sci.**, v.2, p.49-55, 1936.
- MALUF, W.R, FERREIRA, P.E. Análise multivariada de divergência genética em feijão-vagem (*Phaseolus vulgaris* L.) **Hort. Bras.**, v.1, p.31-34, 1983.
- MARDIA, K.V., KENT, J.T., BIBBY, J.M. **Multivariate Analysis**. Academic Press, 1979. 521p.
- MATHER, F.R.S, JINKS, F.R.S. **Introdução à genética biométrica**. Ribeirão Preto, Sociedade Brasileira de Genética, 1984. 242p.
- McNEAL, F.N., QUALSET, C.O., BALDRIGE, D.E, STEWART, V.R. Selection for yield and yield components in wheat. **Crop Sci.**, v.18, p.595-599, 1978.
- McVITTIE, ?? et al., 1978.
- MERKLE, O.G., ATKINS, I.M. Inheritance of plant height and stem joint resistance in wheat, *Triticum aestivum* L. **Crop Sci.**, v.4, p.453-454, 1964.
- MILLER, J.E. Systematics e evolution. In: LUPTON, F.G.H. **Wheat Breeding**. London, Chapman and Hall, 1987. p.1-29.
- MIRANDA, J.E.C., CRUZ, C.D., COSTA, C.D. Predição do comportamento de híbridos de pimentão (**Capsicum annum** L.) pela divergência genética dos progenitores. **Rev. Bras. Genét.**, v.11, p.929-937, 1988.
- MORRIS, ?? et al., 1972

- NANDPURI, K.S., FOOTE, W.H. Inheritance of plant height, date of heading and tillering in three wheat crosses. **Agronomy Abstracts**, v.50, p.49, 1958.
- NASS, N.G. Determination of characters for yield selection in spring wheat. **Can J. Plant Sci.**, v.53, p.755-762, 1973.
- PARODI, P.P.C. Interrelaciones entre el rendimiento y sus componentes em cruzaments dialelo de trigo primaverales (*Triticum aestivum* L.) **Ciência e Investigacion Agrária**, 2: 65 - 75, 1975.
- PETER, K.V., RAI, B. Genetic divergence in tomato. **Indian J. Genet. Plant Breed.**, v.36, p.379-383, 1976.
- POWELL, J.B., SCHLEHUBER, A.M. Components of height inheritance of the semidwarf straw character in wheat, *Triticum aestivum* L. **Crop Sci.**, v.7, p.511-516, 1967.
- QUAIL, K.J., FISCHER, R.A., WOOD, J.T. Early generation selection in wheat - I yield potencial. **Aust. J. Agric. Res.**, v.40, p.117-133, 1989.
- QUARRIE, S.A., GULLI, M., CALESTANI, C., STEED, A., MARMIROLI, A. Location of a gene regulating drought-induced abscisic acid production on the long arm of chromosome 5A of wheat. **Theor. Appl. Genet.**, v.89, p.794-800, 1994.
- RAO, R.C. **Advanced Statistical Methods in Biometric Reseavrh**. New York, John Wiley and Sons, 1952. 390p.
- REITZ, L.P., SALMON, S.C. Origin, history and use of Norin 10 wheat. **Crop Sci.**, v.8, p.686-689, 1968.
- RIEDE, C.R., ANDERSON, J.A. Linkage of RFLP markers to an Aluminum tolerance gene in wheat. **Crop Sci.**, v.36, p.905-909, 1996.
- RILEY, R. **“Origins of wheat” social nutritional and agricultural aspects of wheat bread**. New York, Specier A (org.) Aplied Science Publicher, 1975. 203p.
- RILEY, R. Cytogenetics and plant breeding. IN: INTERNATIONAL CONGRESS GENETICS, 11, 1965, New York. **Proceedings...** New York: Genetics Today, 1965. p.681-688.

- RILEY, R., CHAPMAN, V., MACER, R.C.F. The homology of an Aegilops chromosome causing stripe rust resistance. **Canad. J. Genet. Cytol.**, v.8, p.616-630, 1966.
- RODRIGUEZ, R. **Trigo híbrido:** su potencial para alimentar una creciente población mundial. México, Centro Internacional de Mejoramiento de Maiz y Trigo, 1966, 18p. (Folheto de Investigación, 3)
- ROMERO, G.E., FREY, K.J. Herencia de altura de planta en cruzamientos entre variedades "normales" y "semi-enanas" de trigo. **Turrialba**, v.22, p.189-197, 1972.
- SANFORD, D.A.V., UTOMO, H. Inheritance of tillering in a winter wheat population. **Crop Sci.**, v.35, p.1566-1569, 1995.
- SCARTH, R., LAW, C.N. The location of the photoperiod gene Ppd2 and additional genetic factor ear emergence time on chromosome 2B of wheat. **Heredity**, v.51, p.607-619, 1983.
- SEARS, E.R. Nullisomic analysis in common wheat. **Amer. Nat.**, v.87, p.245-252, 1953.
- SEARS, E.R. The aneuploids of common wheat. **Agr. Exp. Sta. Res. Bull.**, v.572, p.1-59, 1954.
- SHARMA, G.S., RACHAMA, P., SINGH, R.B. Interrelationships between coleoptile length seedling height, culm length yield and their traits in wheat. **Indian J. Genetic Plant Breeding**, v.40, p.172-175, 1982.
- SHRISVASTAVA, S.N., SARKAR, D.K., MALLIC, M.H. Association analysis in inbred wheat. **Indian J. Genetic. Plant Breeding**, v.40, p.512-514, 1980.
- SINGH, D. The relative importance of characters affecting genetic divergence. **The Indian J. Genetic Plant Breeding**, v.39, p.237-245, 1981.
- SINGH, S.P., GUTIÉRREZ, J.A., MOLINA, A., URREA, C., GEPTS, P. Genetic diversity in cultivated common bean: II. Marker - based analysis of morphological and agronomic traits. **Crop Sci.**, v.31, p.23-29, 1991a.
- SINGH, S.P., NODARI, R., GEPTS, P. Genetic diversity in cultivated common bean: I. Allozymes. **Crop Sci.**, v.31, p.1991b.

- SINGH, S.V., PIANCHI, A.A., HARSINGHANI, V.G. Character correlations and selection indices in F2 population of wheat. **Indian J. Agric.**, v.52, p.424-429, 1982.
- SNAPE, J.W., LAW, C.N. The detection of homologous chromosome variation in wheat using backcross reciprocal monosomic lines. **Heredity**, v.45, p.187-200, 1980.
- SNAPE, J.W., LAW, C.N., WORLAND, A.J. Whole chromosome analysis of height in wheat. **Heredity**, v.38, p.25-36, 1977.
- SNAPE, J.W., LAW, C.N., YOUNG, C.F., WORLAND, A.J. Genetical analysis of chromosome substitution lines of bread wheat using second generation hybrids. **Heredity**, v.42, p.247-258, 1979.
- SNAPE, J.W., QUARRIE, S.A., LAURIE, D.A. Comparative mapping and its use for the genetic analysis of agronomic characters in wheat. **Euphytica**, v.89, p.27-31, 1996.
- SNAPE, J.W., WRIGHT, A.J., SIMPSON E. Methods for estimating gene numbers for qualitative characters using doubled haploid lines. **Theor. Appl. Genet.**, v.63, p.210-217, 1983.
- SNEATH, P.H., SOKAL, R.R. **Numerical Taxonomy, the principles and practice of numerical classification**. W. H. Freeman, 1973. 573p.
- SOUSA, C.N.A., DEL DUCA, L.J.A. Informações obtidas na coleção de cultivares de trigo para cruzamento em Passo Fundo em 1980, 1981 e 1982. In: REUNIÃO NACIONAL DE PESQUISA DE TRIGO, 13, 1984, Cruz Alta. **Resultados de Pesquisa...** Passo Fundo: EMBRAPA - CNPT, 1984. p.207-208.
- SOUSA, C.N.A. **Cultivares de trigo recomendadas no Brasil - 1922 a 1992**. Passo Fundo: EMBRAPA-CNPT, 1994. 82p. (EMBRAPA - CNPT, Documentos, 16).
- SOUSA, C.N.A., DEL DUCA, L.J.A., ROSA, O.S. Incorporação de porte baixo, precocidade e melhoria da palha em algumas cultivares brasileiras de trigo. IN: REUNIÃO NACIONAL DE PESQUISA DE TRIGO, 14, 1986, Londrina. **Resultados de pesquisa...** Passo Fundo: EMBRAPA-CNPT, 1986. p.15-23.

- SPRAGUE, G.F., TATUM, L.A. General and specific combining ability in single cross of corn. **J. Am. Soc. Agron.**, v.34, p.923-932, 1942.
- SUÁREZ, E.Y., FAVRET, E.A. Aneuploidy as an explanation of high values of phenotypic variability on comercial wheat varieties. **Cereal Research Communications**, v.14, p.229-236, 1986.
- VILLAREAL, R.L., RAJARAM, S., MUJEEB-KAZI, A, DEL TORO, E. The effect of chromosom 1B/1R translocation on the yield potencial of certain spring wheats (*Triticum aestivum* L.) **Plant Breeding**, v.106, p.77-81, 1991.
- VOGEL, O.A. Registration of Gaines wheat **Crop Sci.**, v.4, p.116-117, 1964.
- WEHRHANN, C., ALLARD, R.W. The detection and measurement of the effects of individual genes involved in the inhevitance of a quantitative character in wheat. **Genetics**, v.51, p.109-119, 1965.
- WILCHES, D.M. Evaluación de 34 variedades de mani mediante técnicas multivariadas. **ICA**, v.18, p.67-76, 1987.
- WILLIANS, J.G.K., KUBELIK, A.R., LIVAK, K.J., RAFALSKI, J.A., TINGEY, S.V. DNA plymorphism ampliefied arbitrary primers are useful as genetic markers. **Nucl. Acido. Res.**, v.18, p.6531-6535, 1990.
- WORLAND, A.I., LAW, C.N. Anenploidy in semidwarf wheat varieties. **Euphytica**, v.34, p.317-327, 1985.
- WORLAND, A.J. The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheats. **Enphytica**, v.89, p.49-57, 1996.
- WORLAND, A.J., GALE, M.D., LAW, C.N. Wheat genetico In: LUPTON, F.G.H. **Wheat Breeding**. London: Chapman and Hall, 1987. p.129-166.
- YUNUS, M., PARODA, R.S. Impact of biparental mating on correlation coeficients in bread wheat. **Theor. Appl. Gen.**, v.62, p.337-343, 1982.
- ZANATTA, A.C.A, OERLECKE, D. Efeito de genes de nanismo sobre alguns caracteres agronômicos e morfológicos de *Triticum aestivum* (L.) Thell. **Pesq. Agropec. Bras.**, v.26, p.1001-116, 1991.