

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS
Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel
Programa de Pós-Graduação em Agronomia



Tese

**Caracterização de genótipos de trigo quanto a tolerância à seca e
variabilidade genética para caracteres de importância agronômica**

Rebeca Catanio Fernandes

Pelotas, 2021

Rebeca Catanio Fernandes

**Caracterização de genótipos de trigo quanto a tolerância à seca e
variabilidade genética para caracteres de importância agrônômica**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia da Universidade Federal de Pelotas, como requisito parcial à obtenção do título de Doutora em Ciências (área do conhecimento: Fitomelhoramento).

Orientador: Dra. Camila Pergoraro

Coorientador: PhD Antonio Costa de Oliveira

Coorientador: Dra. Vivian Ebeling Viana

Pelotas, 2021

FICHA CATALOGRÁFICA

Universidade Federal de Pelotas / Sistema de Bibliotecas
Catalogação na Publicação

F359c Fermamdes, Rebeca Catanio

Caracterização de genótipos de trigo quanto a tolerância à seca e variabilidade genética para caracteres de importância agrônômica / Rebeca Catanio Fermamdes ; Camila Pegoraro, orientadora ; Antonio Costa de Oliveira, Vivian Ebeling Viana, coorientadores. — Pelotas, 2021.

130 f. : il.

Tese (Doutorado) — Programa de Pós-Graduação em Agronomia, Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Universidade Federal de Pelotas, 2021.

1. Caracterização fenotípica. 2. Plântulas. 3. Compostos fenólicos. 4. *Triticum aestivum* L.. 5. Déficit hídrico. I. Pegoraro, Camila, orient. II. Oliveira, Antonio Costa de, coorient. III. Viana, Vivian Ebeling, coorient. IV. Título.

CDD : 633.11

Elaborada por Gabriela Machado Lopes CRB: 10/1842

Rebeca Catanio Fernandes

**Caracterização de genótipos de trigo quanto a tolerância à seca e
variabilidade genética para caracteres de importância agrônômica**

Data da defesa: 30 de agosto de 2021

Banca examinadora:

Profa. Dra. Camila Pegoraro (Orientador)

Doutora em Agronomia pela Universidade Federal de Pelotas.

Dr. Eduardo Venske

Doutor em Agronomia pela Universidade Federal de Pelotas.

Dra. Mariana Peil da Rosa.....

Doutora em Agronomia pela Universidade Federal de Pelotas.

Dra. Raíssa Martins da Silva

Doutora em Agronomia pela Universidade Federal de Pelotas.

Dra. Viviane Koop da Luz (Suplente)

Doutora em Agronomia pela Universidade Federal de Pelotas.

Dedico este trabalho à minha mãe, ao meu pai (*in memoriam*) e à minha irmã.

Agradecimentos

Primordialmente agradeço a Deus. Sim, pois, ele me iluminou e me conduziu até aqui. Sempre acreditei que a fé engrandece o homem e torna ele capaz de buscar seus sonhos. E é através da força que emana de todo esse vasto universo que hoje eu chego ao final de mais um ciclo na minha vida.

Em sequência, a minha base, meus pilares que me transformaram na mulher que sou, minha família, nessa trajetória encontramos tantas pedras em nosso caminho e com eles aprendi a transforma-las em paredes que vão moldado meu castelo ao longo da jornada. Minha mãe é minha fonte de inspiração, sempre foi e ainda é uma mulher dedicada a família, mas que traz a importância de escolher a profissão que se ama. Vi nela durante todos esses anos a beleza de fazer o que se gosta a cada dia. Meu pai, que hoje está em outro plano, me ensinou que para amarmos alguém não precisa ser igual a nós, que as diferenças nos tornam mais fortes e mais ligados a um laço chamado amor. A minha irmã, que veio mostrar que a simplicidade está nos pequenos detalhes e que a necessidade de ver as coisas com outro lado é necessária, que ser diferente não te torna menos capaz, pelo contrário é nas coisas fora do comum que se encontra as formas mais extraordinárias.

Como também, gostaria de deixar aqui meu agradecimento aos meus orientadores do doutorado na pós-graduação, Camila Pegoraro, Antônio Costa de Oliveira e Vivian Ebeling Viana, pelo acolhimento no Centro de Genômica e Fitomelhoramento e a oportunidade de me tornar uma profissional mais qualificada, possibilitando-me desfrutar da riqueza de conhecimento que os três doutores possuem. A todos os colegas e amigos do PPGA que estiveram comigo nesse período eu também deixo aqui todo o meu carinho e agradecimento, pois foi graças a vocês que essa caminhada foi repleta de luz e muito apoio. Aos colegas pós-graduandos e responsáveis dos Laboratórios do DCTA e do CEHERB, também deixo minha eterna gratidão, os quais possibilitaram a realização das avaliações que compuseram o terceiro capítulo dessa tese. Não somente, agradeço a instituição da Universidade Federal de Pelotas, o Programa de Pós-graduação em Agronomia e a Capes, que me possibilitaram e financiaram minha formação como Doutora em Ciências, com concentração em Fitomelhoramento.

Bem como, tenho que agradecer a todos meus amigos e familiares fora da pós-graduação que sempre estiveram ao meu lado, nunca medindo esforços quando

precisei de conselhos, uma ajuda, ou simplesmente estiveram ali ao meu lado me acompanhando nessa trajetória tão gratificante.

Assim sendo, sou eternamente grata a todos que estiveram presentes nessa etapa tão importante e à qual está acontecendo num período tão turbulento na vida da humanidade. Deixo aqui minha eterna gratidão e que esse seja o início de um novo ciclo de uma estrada repleta de muitas conquistas, alegrias e muita evolução em minha vida.

Um cientista no seu laboratório não é apenas um técnico: é, também, uma criança colocada à frente de fenômenos naturais que impressionam como se fossem um conto de fadas - Marie Curie

Resumo

FERNANDES, Rebeca Catanio. **Caracterização de genótipos de trigo quanto a tolerância à seca e variabilidade genética para caracteres de importância agrônômica**. 2021. 130 f. Tese (Doutorado em Ciências)–Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2021.

O trigo é um dos principais cereais utilizados para alimentação e está presente na dieta humana e animal há milênios. Porém, com o crescimento populacional, há uma demanda significativa na produção do cereal que encontra obstáculos, tais como, os estresses ocasionados por déficit hídrico nos principais estádios de desenvolvimento, como por exemplo, na germinação e no enchimento de grão. O Brasil não é autossuficiente na produção de trigo, e atualmente está expandido a área de cultivo em regiões com ocorrência de períodos de escassez de chuvas. Caracterizar a variabilidade genética para tolerância a seca e demais caracteres de importância agrônômica pode auxiliar o processo de melhoramento genético do trigo. Dessa forma, o objetivo geral desse estudo foi caracterizar a resposta de genótipos de trigo submetidos a condição de seca no estágio de germinação e avaliar caracteres de interesse agrônômico em condições de campo na região Sul do estado do Rio Grande do Sul. O estudo foi dividido em três trabalhos, com objetivos de: I) caracterizar morfológica e fisiologicamente uma coleção de genótipos de trigo em condições de seca induzida com PEG durante a fase de germinação e estabelecimento de plântulas; II) avaliar a variabilidade genética e herdabilidade de caracteres agrônômicos relacionados a produtividade em uma coleção de trigo cultivada na região Sul do Rio Grande do Sul; e III) elucidar o envolvimento de compostos fenólicos totais, flavonoides, prolina e capacidade antioxidante na resposta a seca em plântulas de trigo. Os resultados obtidos no estudo I mostram que existe variabilidade genética para tolerância à seca nos estádios iniciais de desenvolvimento, que pode ser utilizada em programas de melhoramento genético que buscam novas cultivares com tolerância ao estresse causado pelo déficit hídrico. Dentre os genótipos avaliados pode-se destacar o FPS Nitron, com boa resposta à seca em estágio inicial de desenvolvimento. Os resultados obtidos no estudo II mostram variabilidade genética para os caracteres agrônômicos avaliados, bem como elevada herdabilidade no sentido amplo para produtividade e outros caracteres relacionados à produtividade, indicando a possibilidade de obtenção de ganho genético nesse ambiente. O estudo III sugere que os teores de compostos

fenólicos, flavonoides, prolina e capacidade antioxidante não apresentaram relação direta com a tolerância ou sensibilidade à seca em plântulas de trigo submetidas à condição de seca induzida. Os resultados obtidos nesse estudo podem auxiliar os melhoristas na seleção de genitores com melhor tolerância à seca e com caracteres agronômicos superiores visando o desenvolvimento de cultivares de trigo com maior tolerância e mais produtivas.

Palavras-chave: caracterização fenotípica, compostos fenólicos, déficit hídrico, plântulas, *Triticum aestivum* L.

Abstract

FERNANDES, Rebeca Catanio. **Characterization of wheat genotypes for drought tolerance and genetic variability for traits of agronomic importance**. 2021. 130 f. Thesis (Ph.D.)—Eliseu Maciel College of Agronomy, Federal University of Pelotas, Pelotas, 2021.

Wheat is one of the main cereals used for food and has been present in animal and human diet for millennia. However, with population growth, there is a significant demand in the cereal production that encounters obstacles, such as the stresses caused by water deficit in the main development stages, such as the germination and grain filling. Brazil is not self-sufficient in wheat production, and the cultivation area is currently expanding in regions with period of rainfall shortage. Genetic variability characterization for drought tolerance and other traits of agronomic importance can help the wheat genetic breeding process. In this way, the general objective of this study was to characterize the wheat genotypes response subjected to drought conditions in the germination stage and evaluate the traits of agronomic interest in field conditions in South region of Rio Grande do Sul state. The study was divided into three parts, with the objectives of: I) morphologically characterizing a collection of wheat genotypes under PEG-induced drought conditions during the germination and seedling establishment phase; II) to evaluate the genetic variability and heritability of agronomic traits related to yield in a wheat collection grown in the southern region of Rio Grande do Sul; and III) to elucidate the involvement of total phenolic compounds, flavonoids and proline in the drought response in wheat seedlings. The results obtained in this study has shown genetic variability for drought tolerance in the early stages of development that can be used in breeding programs that seek new cultivars with tolerance to the stress caused by water deficit. Among the genotypes evaluated, the FPS Nitron can be highlighted, with a good response to drought at an early stage of development. The results obtained in study II show genetic variability for the agronomic traits evaluated, as well as high heritability in the broad sense for yield and other traits related to yield, indicating the possibility of obtaining genetic gain in this environment. Study III suggests that the contents of phenolic compounds, flavonoids, proline and antioxidant capacity were not directly related to drought tolerance or sensitivity in wheat seedlings subjected to induced drought conditions. The results obtained in this study can help breeders in the selection of parents with better tolerance to drought and

with superior agronomic characters, aiming at the development of wheat cultivars with greater tolerance and more productive.

Key-words: phenotypic characterization, phenolic compounds, water deficit, seedlings, *Triticum aestivum* L ..

Lista de figuras

Figura 1.	Regiões Homogêneas de Adaptação de cultivares de trigo (BRASIL, 2008).....	22
Figura 2.	Estruturas da planta de trigo. (Fonte: SCHEEREN; CASTRO; CAIERÃO, 2015).....	24
Figura 3.	Sistema radicular da planta de trigo. (A) Raízes Adventícias; (B) Raízes Permanentes; e (C) Raízes Seminais. (Fonte: SCHEEREN; CASTRO; CAIERÃO, 2015).....	25
Figura 4.	Folha de trigo em detalhes. (Fonte: SCHEEREN; CASTRO; CAIERÃO, 2015).....	26
Figura 5.	Espiga de trigo e seus componentes e as principais formas da espiga do trigo. (Fonte: SCHEEREN; CASTRO; CAIERÃO, 2015).....	27
Figura 6.	Estádios de desenvolvimento de cereais conforme a escala de Feekes (1940). (Fonte: SCHEEREN; CASTRO; CAIERÃO, 2015).....	28
Figura 7.	Representação gráfica da evolução e domesticação do trigo. Vários ancestrais diploides contribuíram para o genoma do trigo moderno. Um evento de poliploidização entre um membro do grupo Sitopsis, possivelmente <i>Aegilops speltoides</i> (BB) e <i>Triticum urartu</i> (AA), resultou em <i>Triticum dicoccoides</i> (emmer silvestre; BBAA). <i>Triticum dicoccum</i> (emmer domesticado; BBAA) e <i>Triticum durum</i> (durum; BBAA) são derivados desta linhagem. O hexaploide <i>Triticum aestivum</i> ssp. (trigo tipo pão; BBAADD) surgiu da hibridação do emmer domesticado (BBAA) com <i>Aegilops tauschii</i> (capim-cabra; DD). A origem do hexaploide <i>Triticum aestivum</i> ssp. spelta (speld; BBAADD) ainda é controverso, embora provavelmente não seja um ancestral do trigo tipo pão, mas sim o resultado da hibridação entre o trigo tipo pão e uma espécie de emmer. (Fonte: HAAS; SCHREIBER; MASCHER, 2018).....	31
Figura 8.	(A) Trigo selvagem (<i>Triticum turgidum</i> ssp. <i>dicoccoides</i>) em seu habitat natural em Israel. (B) Espiguetas de trigo selvagem, coletadas na superfície do solo. (C) Espiga com ráquis quebradiça de trigo selvagem, e espiga com ráquis não quebradiça de trigo duro domesticado. (Fonte: PELEG et al., 2011).....	32

- Figura 9. Agrupamento de médias do desempenho relativo de diferentes variáveis em 104 genótipos de trigo submetidos ao estresse por déficit hídrico (PEG-6000 -0.5MPa) utilizando o teste Scoot Knott ($P \leq 0.05$). Os valores foram convertidos em *heat map* para facilitar a visualização. Número de raízes (NR), comprimento de parte aérea (CPA), comprimento de raiz (CR), massa seca de parte aérea (MSPA) e massa seca de raiz (MSR)..... 66
- Figura 10. Correlação de Pearson dos caracteres número de raízes (NR), comprimento de parte aérea (CPA), comprimento de raiz (CR), massa seca de parte aérea (MSPA) e massa seca de raiz (MSR) em 104 genótipos de trigo submetidos ao estresse por déficit hídrico (PE - 0.5MPa). **($P \leq 0.001$) *($P \leq 0.05$)..... 69
- Figura 11. *Heat map* demonstrando a distância genética Euclidiana e o agrupamento hierárquico através do método *Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean* (UPGMA) de 104 genótipos de trigo submetidos ao estresse por déficit hídrico (PEG-6000 -0.5MPa) considerando os caracteres número de raízes (NR), comprimento de parte aérea (CPA), comprimento de raiz (CR), massa seca de parte aérea (MSPA) e massa seca de raiz (MSR). Ponto de corte = média + k (1.25)*DP..... 72
- Figura 12. Análise de componentes principais a partir dos caracteres número de raízes (NR), comprimento de parte aérea (CPA), comprimento de raízes (CR), massa seca de parte aérea (MSPA) e massa seca de raízes (MSR) em 104 genótipos de trigo submetidos ao estresse por déficit hídrico (PEG-6000 -0.5MPa). Ao lado esquerdo da figura é apresentado o número de componentes necessários para explicar uma quantidade razoável da variação. A linha verde indica a variação acumulada, enquanto que a linha vermelha indica a proporção da variação explicada por cada componente. O gráfico de K-means também foi apresentado, a qual não apresentou nenhuma queda, não possibilitando a formação de grupos..... 74

- Figura 13. Agrupamento de médias de caracteres agronômicos medidos em campo em 99 genótipos de trigo cultivados em Capão do Leão-RS, usando o teste Scoot Knott ($p \leq 0.05$). As médias foram convertidas em *heat map* para facilitar a visualização. DE – data de emergência (dias); DF – data de florescimento (dias); DM – data de maturação (dias); NAF: número de afilhos férteis ($n^{\circ} m^2$) e AP – altura de planta (cm)..... 88
- Figura 14. Agrupamento de médias de caracteres agronômicos medidos em pós-colheita em 99 genótipos de trigo cultivados em Capão do Leão-RS, usando o teste Scoot Knott ($p \leq 0.05$). As médias foram convertidas em um *heat map* para facilitar a visualização. NEE - número de espiguetas por espiga (n°); CE – comprimento de espiga (cm); MGE – massa de grãos por espiga (g); NGE – número de grãos por espiga (n°); Prod – produtividade ($kg ha^{-1}$); P1000 – peso de 1000 grãos (g) e PH – peso hectolitro ($kg hL^{-1}$). Classificação do trigo de acordo com PH (T1 – tipo 1: ≥ 78 ; T2 – tipo 2: ≥ 75 ; T3 – tipo 3: ≥ 72 e FT – fora de tipo: < 72) baseado em Brasil, 2010..... 90
- Figura 15. Agrupamento hierárquico obtido pelo método UPGMA (*Unweighted Pair Group Method Arithmetic Mean*) a partir da distância Euclidiana, em 99 genótipos de trigo cultivados em Capão do Leão-RS, considerando os caracteres, DE – data de emergência; DF – data de florescimento; DM – data de maturação; NAF: número de afilhos férteis; AP – altura de planta; NEE – número de espiguetas por espiga; CE – comprimento de espiga; MGE – massa de grãos por espiga; NGE – número de grãos por espiga; P – produtividade; P1000 – peso de 1000 grãos; e PH – peso hectolitro. Ponto de corte = média + k (1.25) * desvio padrão..... 95

Lista de tabelas

Tabela 1.	Coleção de trigo avaliada para caracteres morfológicos sob estresse ocasionado por seca nos estádios iniciais de desenvolvimento.....	62
Tabela 2.	Genótipos de trigo avaliados para caracteres agrônômicos em condições de cultivo em Capão do Leão, RS.....	81
Tabela 3.	Resumo da análise de variância.....	84
Tabela 4.	Resumo da análise de variância.....	118
Tabela 5.	Efeitos da interação tratamento (seca simulada com PEG-6000 -0,5 MPa) e genótipo no número de raízes (NR), comprimento de raiz (CR), comprimento de parte aérea (CPA), massa seca de raiz (MSR) e massa seca de parte aérea (MSPA) em plântulas de diferentes genótipos de trigo.....	121
Tabela 6.	Efeitos da interação tratamento (seca simulada com PEG-6000 -0,5 MPa) e genótipo no teor de compostos fenólicos (TFP) e no teor de prolina (Prol) em plântulas de diferentes genótipos de trigo.....	122
Tabela 7.	Efeitos do genótipo e do tratamento (seca simulada com PEG-6000 -0,5 MPa) no teor de compostos fenólicos (TCP) em plântulas de trigo.....	123
Tabela 8.	Correlação entre caracteres número de raízes (NR), comprimento de raiz (CR), comprimento de parte aérea (CPA), massa seca de raiz (MSR), massa seca de parte aérea (MSPA), teor de compostos fenólicos (TCP), teor de flavonoides (TFP), capacidade antioxidante pelo método 2,2- difenil-1-picrilhidrazilo (DPPH), capacidade antioxidante pelo método ácido 2,2'-azino-bis 3-etilbenzotiazolin 6-ácido sulfônico (ABTS) e teor de prolina (Prol) em plântulas de genótipos de trigo submetidas a condição de seca simulada com PEG-6000 (-0,5 MPa).....	125

Sumário

1. INTRODUÇÃO GERAL	17
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	18
2.1. Trigo.....	18
2.1.1. Importância econômica.....	18
2.1.2. Histórico e características do cultivo de trigo no Brasil.....	20
2.1.3. Caracterização da espécie	23
2.1.4. Origem e Evolução do Trigo	28
2.1.5. Melhoramento genético de trigo	33
2.2. Estresse ocasionado por déficit hídrico.....	34
2.2.1. Ocorrência do estresse ocasionado por déficit hídrico em trigo	34
2.2.2. Efeitos do estresse ocasionado por déficit hídrico: sinalização, resposta e morfologia.....	38
2.3. Fatores de resposta a seca.....	41
2.3.1. Ácido abscísico (ABA)	41
2.3.2. Fatores de transcrição	42
2.3.3. Acúmulo de solutos.....	45
2.3.4. Proteínas de proteção.....	46
2.4. Estudos de estresse ocasionado por déficit hídrico em plantas.....	46
CAPÍTULO I – Caracterização de genótipos de trigo quanto à resposta a seca em estádios iniciais de desenvolvimento	60
1. INTRODUÇÃO	60
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	61
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	64
4. CONCLUSÃO	75
CAPÍTULO II – Variabilidade genética e herdabilidade de caracteres agronômicos em uma coleção de trigo utilizada no sul do brasil	79
1. INTRODUÇÃO	79
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	80
2.1. Material Vegetal	80
2.2. Caracterização fenotípica	82
2.3. Análise estatística	83
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	83

3.1. Caracterização de genótipos de trigo cultivados no Sul do Brasil.....	85
3.2. Variabilidade genética em genótipos de trigo cultivados no Sul do Brasil.....	93
3.3. Herdabilidade no sentido amplo de caracteres agronômicos em trigo.....	96
4. CONCLUSÃO	99
CAPÍTULO III – Envolvimento de compostos com atividade antioxidante na tolerância a seca em plântulas de trigo.....	
110	
1. INTRODUÇÃO	110
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	113
2.1. Material vegetal.....	113
2.2. Condição experimental	113
2.3. Caracterização morfológica	114
2.4. Análises químicas	114
2.5. Teor de Fenóis Totais (TPC).....	114
2.6. Teor Flavonoides (TFC)	115
2.7. Determinação da atividade antioxidante	115
2.8. Prolina.....	116
2.9. Análise estatística	116
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	117
4. CONCLUSÃO	125

1. INTRODUÇÃO GERAL

A triticultura é uma das culturas mais antigas, utilizada em diversas civilizações ancestrais, e atualmente continua sendo um dos principais cereais produzidos em toda extensão terrestre. O trigo faz parte de uma ampla gama de alimentos, que estão presentes diariamente na dieta humana e animal, sendo uma fonte de carboidratos.

Com as estimativas de aumento da população mundial a maior demanda por alimentos se torna uma preocupação importante. Com isso, a cultura vem sofrendo uma forte pressão devido à necessidade de ter uma produtividade maior ao longo dos anos, de forma a suprir as necessidades futuras. Além da maior produtividade, o aumento de produção de trigo poderia ser obtido através da expansão da área de cultivo. No entanto, as áreas agricultáveis já são ocupadas por outras culturas e pelo próprio trigo, restando áreas com condições adversas como inundações, salinidade, déficit hídrico, dentre outros. O déficit hídrico é um dos principais fatores que afetam a produção de várias culturas, incluindo o trigo. Esta espécie tem necessidade de alta umidade e temperaturas em torno de 21°C, com isso o déficit hídrico se torna um problema para o desenvolvimento adequado dessa cultura.

A ocorrência de estresses abióticos e bióticos, que ocorrem tanto nas áreas utilizadas atualmente para cultivo do trigo, quanto nas áreas candidatas para expansão da cultura, interferem no crescimento e desenvolvimento da planta, e conseqüentemente na produtividade. Programas de melhoramento genético buscam encontrar genótipos com produtividade superior e tolerante às condições adversas. Para isso, os melhoristas necessitam de variabilidade genética, que pode ser encontrada nos diferentes genótipos cultivados ou em parentes silvestres do trigo.

No Brasil a importação de trigo ainda é necessária para suprir a demanda interna do cereal, desta forma o desenvolvimento de cultivares mais produtivas e a expansão das áreas plantadas são estratégias para reduzir a quantidade de trigo importado. A região do Cerrado, que atualmente apresenta áreas com de cultivo de trigo enfrenta períodos críticos de seca, nos quais, atinge os principais estádios de desenvolvimento da cultura.

Com base no exposto, no presente estudo foi caracterizada uma coleção com aproximadamente 100 genótipos de trigo cultivados no Brasil. Inicialmente foi feito um estudo de caracterização fenotípica de plântulas germinadas sob condição de seca induzida visando a identificação de genótipos com melhor resposta nessa condição. Posteriormente foi feita a caracterização fenotípica em condições de campo (Capão

do Leão-RS), considerando caracteres relacionados à produtividade. Este estudo buscou analisar a presença de variabilidade genética e a herdabilidade dos caracteres na região. Por fim, foi avaliado o envolvimento de fenóis totais, flavonoides, atividade antioxidante e prolina na resposta ao déficit hídrico em trigo.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. Trigo

2.1.1. Importância econômica

O trigo é uma cultura usada há milênios por diversas civilizações como principal fonte de alimento. Ele fornece cerca de 19% de calorias e 21% de proteína, e está presente em alimentos como pães, massas, biscoitos e farinhas. É um dos principais alimentos na Ásia Central e Ocidental e na África, Europa, Américas e Austrália (BRAUN, 2010; SHIFERAW et al., 2013).

Atualmente o trigo é uma das principais culturas produzidas mundialmente. De acordo com o relatório lançado pela Departamento de Agricultura dos Estados Unidos (USDA) de julho de 2021, a estimativa de produção de trigo para a safra 2021/2022 é de aproximadamente 790 milhões de ton em mais de 224 milhões de hectares produzidos, totalizando um aumento de 0,9% quando comparado à safra 2020/2021. China, União Europeia, Índia, Rússia, Estados Unidos, Canadá, Austrália, Ucrânia, Paquistão e Turquia, são os dez principais países produtores do cereal nessa safra, totalizando em torno de 650 milhões de ton. O Brasil manteve o lugar de quinquagésimo quinto no ranking de produtores, com aproximadamente 6,8 milhões de ton de trigo (revisado por CONAB,2021).

A Rússia lidera os países exportadores do cereal com aproximadamente 40 milhões de ton, seguido pela União Europeia que contabiliza um total de 34 milhões de ton exportadas, com destaque para a França. Logo em seguida no ranking, são classificados Estados Unidos e Canadá (ambos, com aproximadamente 23 milhões de ton), Austrália (± 20 milhões de ton) e Argentina (± 13 milhões de ton) (USDA, 2021).

O cultivo do trigo é geralmente realizado em regiões com clima temperado, o que limita a área de produção. O cultivo em áreas não convencionais oferece promessas para expansão da cultura, embora ainda limitada pelas condições de estresse abióticos e bióticos não favoráveis (PEREIRA; CUNHA; MORESCO, 2019). Além disso, há a possibilidade de impactos futuros na cultura, devido ao aquecimento global previsto pelo Acordo de Paris de 2015 (NAÇÕES UNIDAS, 2016).

Com o crescimento populacional, a demanda pelo trigo está aumentando a cada ano em diferentes regiões do globo, como África Oriental e Austral (5,8%), África Ocidental e Central (4,7%), sul da Ásia e Pacífico (4,3%), Ásia Central (5,6%), Austrália (2,2%) e Norte da África (2,2%). Os estudos e os avanços tecnológicos realizados dentro da cultura permitiram que no último meio século o ganho de produção chegasse a aproximadamente 1% ao ano. O manejo e o uso de práticas mais adequadas à cultura também contribuíram para esse aumento neste mesmo período. Projeções indicam a necessidade de ganho anual de 2,5% até o ano de 2025, para que seja possível acompanhar o crescimento da população mundial (LIU et al., 2019; SHIFERAW et al., 2013).

No cenário atual, os países do norte da África lideram o ranking de países com maior número de ton importadas, com aproximadamente 29 milhões de ton, seguidos pelo sudeste asiático (± 26 milhões de ton), China (± 10 milhões de ton), Turquia (± 8 milhões de ton), Brasil (± 7 milhões de ton), México (± 5 milhões de ton) e Nigéria (5,6 milhões de ton) (USDA, 2021).

A estimativa brasileira para 2021 é de 2,6 milhões de hectares plantados, com uma produtividade de 3,2 ton por hectare, e produção de 8,4 milhões de ton de trigo. Sua produção concentra-se nos estados do Paraná, Rio Grande do Sul e Santa Catarina, que contribuem com 90% da produção de trigo no Brasil, produzindo em torno de 7,7 milhões de ton em uma área de 2,3 milhões de hectares (CONAB, 2021). Na safra de 2020, o Paraná liderou a triticultura brasileira, com aproximadamente 1,02 milhões de hectares e uma produção média de 2,5 milhões de ton. Os estados Rio Grande do Sul e Santa Catarina, contribuíram com 735,9 mil hectares e produção média de 1,9 milhões de ton e 50,5 mil hectares com produção média de 140,1 mil ton, respectivamente (CONAB, 2020).

Mesmo com a vasta produção agrícola brasileira, importações de cerca de 50% da demanda de trigo tem sido registrada de países como Argentina, Estados Unidos e Rússia. Estima-se que até 2050 a população mundial chegue a 10 bilhões e o Brasil ainda será um forte importador de trigo, importando aproximadamente 60% (10 milhões de ton) do consumo doméstico brasileiro (18 milhões de ton) (NAÇÕES UNIDAS, 2015; WEIGAND, 2011). Mesmo com o crescimento de produção do trigo de 2,5% ao ano no Brasil, valor que ultrapassa o estimado para o consumo, o qual aumenta cerca de 1,1% ao ano até 2026/2027, a importação é uma importante questão de segurança alimentar no país (MAPA, 2017). Um dos principais motivos

dessa necessidade é devido as oscilações que ocorrem dentro de toda cadeia produtiva do grão e das variações climáticas dentro do país (FARIAS et al., 2016).

2.1.2. Histórico e características do cultivo de trigo no Brasil

A produção de trigo no Brasil foi introduzida na província de São Vicente, em 1534. Até o ano de 1820, com a chegada dos imigrantes vindo dos Açores, sua produção era basicamente para fins de subsistência, sofrendo alguns impasses ao longo dos anos. Em 1820 a triticultura brasileira apresentou grandes reduções, chegando ao quase total desaparecimento devido a doença da ferrugem, conflitos regionais no Sul do País e do contrabando em razão a abertura dos portos (SCHEEREN et al., 2011).

O cenário só começou a mudar nos anos seguintes com a colonização italiana na região do Sul do país, na região colonial de Caxias do Sul, em 1875. Porém, durante muito tempo a produção de trigo ficou restrita a essas pequenas propriedades, servindo apenas para alimentação da população local. Em 1919 se iniciava a criação das primeiras estações experimentais de trigo, já que as pesquisas e seleção de cultivares adaptadas vinha crescendo a cada ano no território nacional. As linhagens Polyssú e depois a PG1, contribuíram grandemente para o melhoramento genético do trigo no Brasil (BRUM et al., 2004; JACOBSEN, 1999).

Entre os anos de 1930 a 1990 houve um grande salto na produção de trigo devido a diferentes medidas governamentais. Uma dessas medidas foi a obrigatoriedade da compra nacional do grão por parte das empresas moageiras. Outras estratégias foram as iniciativas de fomento à pesquisa e desenvolvimento técnico da produção nacional de trigo, com o destaque para o lançamento da cultivar Frontana, que foi uma cultivar de extrema importância, indicada para o cultivo no estado do Rio Grande do Sul no período de 1942-1995. Essa cultivar apresenta características agrônômicas desejadas, como ciclo precoce, boa resistência ao cretamento e menor porte que as demais cultivares existentes na época. Também surgiu nesse período programas de garantia ao cultivo agrícola, dentre outras aplicações que favoreceram a triticultura nacional no período (CUNHA, 2001).

Após o ano de 1990 a produção passa a ser comandada pelas leis de mercado, caracterizado pela retirada de controles estatais, que a partir daí só possuem controle em algumas medidas isoladas. Além disso, também ocorreu a liberação do mercado, com a privatização da compra de trigo nacional, e a livre exportação ocorreu devido a

incentivos privados. Essas medidas foram de extrema importância para a visão atual da produção de trigo no Brasil (JACOBSEN, 1999; SCHEEREN et al., 2011).

Mesmo com a vasta área territorial brasileira e diversidade de condições como diferenças geográficas do território, tipos de solo, variações climáticas, além de outros fatores como a conjuntura social de cada região, vários entraves afetam produção homogênea de trigo. Embora sejam usados os mesmos insumos, as mesmas cultivares e os sistemas de manejo adotados sejam idênticos, há diferenças na produtividade. Dessa forma, é de grande importância uma análise da cultura na escala do território nacional, para reconhecer e analisar tais diferenças, para que novas políticas sejam direcionadas ao setor visando reduzir essas perdas pelas variações causadas em todo território brasileiro (FARIAS et al., 2016).

Existe uma classificação quanto à adaptação do trigo no território brasileiro, levando em consideração peculiaridades geográficas e climatológicas, como níveis de precipitação pluvial, altitude e temperaturas. Assim, o cultivo de trigo no país é dividido em quatro regiões: região um - úmida e fria, região dois - úmida e moderadamente fria, região três - quente e moderadamente seca e região quatro - quente e seca (Figura 1). Os estados do sul do Brasil (Rio Grande do Sul, Santa Catarina e Paraná) compõem as regiões um e dois, propiciando as condições adequadas para o desenvolvimento da cultura no cultivo de sequeiro. A região do Cerrado compreende as regiões três e quatro, nas quais o cultivo pode ser pelos sistemas de sequeiro ou irrigado (PEREIRA et al., 2019; SCHEEREN et al., 2008).

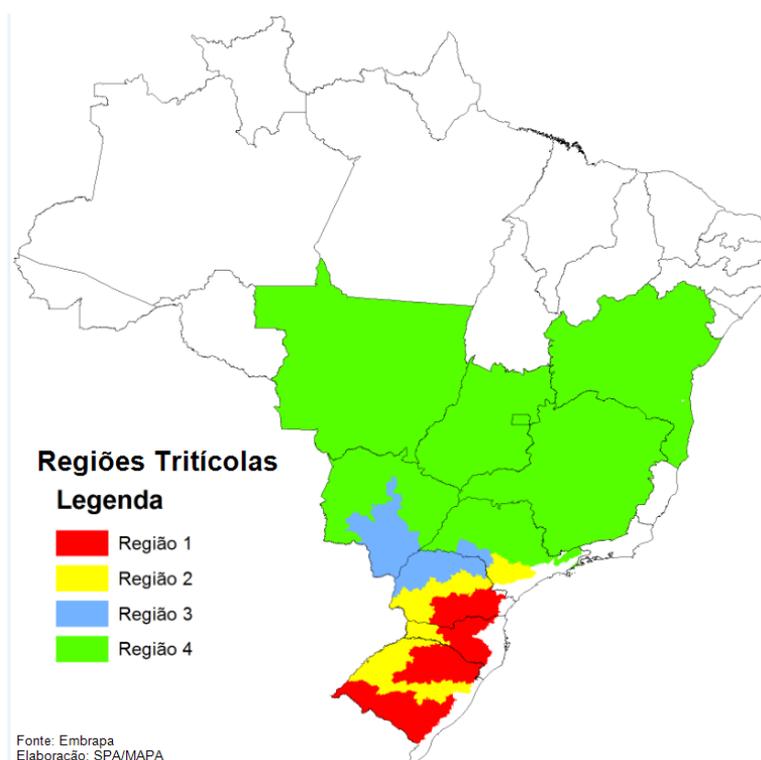


Figura 1. Regiões homogêneas de adaptação de cultivares de trigo no Brasil. (Fonte: BRASIL, 2008).

O trigo é comumente cultivado em plantio direto nos estados do Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná, Mato Grosso do Sul, São Paulo, Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso e no Distrito Federal. Existem critérios estabelecidos pelo Zoneamento Agrícola de Riscos Climáticos do Mapa, que estipula as melhores condições e épocas adequadas para evitar perdas significativas. Na região Sul o trigo é normalmente utilizado como cultura de inverno após o cultivo com culturas como soja. Esse sistema garante a ambos cultivos trocas benéficas. A cultura do trigo também pode ser utilizada com duplo propósito de produção (forragem e para colheita de grãos) (KOCH, 2015; WIETHOLER, 2004).

As condições adversas bióticas e abióticas do sul do Brasil são geralmente doenças, solos ácidos, temperaturas extremas e déficit hídrico, que ocorrem em diversos estádios da planta, causando prejuízos durante o ciclo da cultura (MANFRON et al., 1993). Conhecer e compreender a biologia e fisiologia de plantas sob condições adversas é importante para solucionar os desafios de produção agrícola. Essa estratégia colabora para incrementar a melhora de relações humanas, ambientais, políticas e econômicas (VAN RENSBURG, 1994).

2.1.3. Caracterização da espécie

O trigo está classificado botanicamente na família Poaceae, subfamília Pooideae, tribo Triticaceae Dumort., subtribo Triticianae, gênero *Triticum* (Lineu, 1753). O trigo apresenta espécies diploides, tetraploides e hexaploides. No caso do trigo para pão, *Triticum aestivum* L. é uma cultura que pode ser classificada como de inverno, de primavera ou facultativa, sendo hexaploide ($2n = 6x = 42$), com genoma AABBDD (BRAMMER, 2003; SCHEEREN; CASTRO; CAIERÃO, 2015; MORI et al., 2016).

Sua morfologia é estruturada em raízes, colmo, folhas e inflorescência, apresentando similaridades com os demais cereais de inverno que possuem a finalidade de produzir grãos (Figura 2). A planta apresenta pleno desenvolvimento em condições amenas em torno dos 15-25°C. É muito exigente quanto as condições ambientais, apresentando danos significativos em todos os estádios de desenvolvimento em condições de estresse por frio, calor e seca (SCHEEREN; CASTRO; CAIERÃO, 2015).

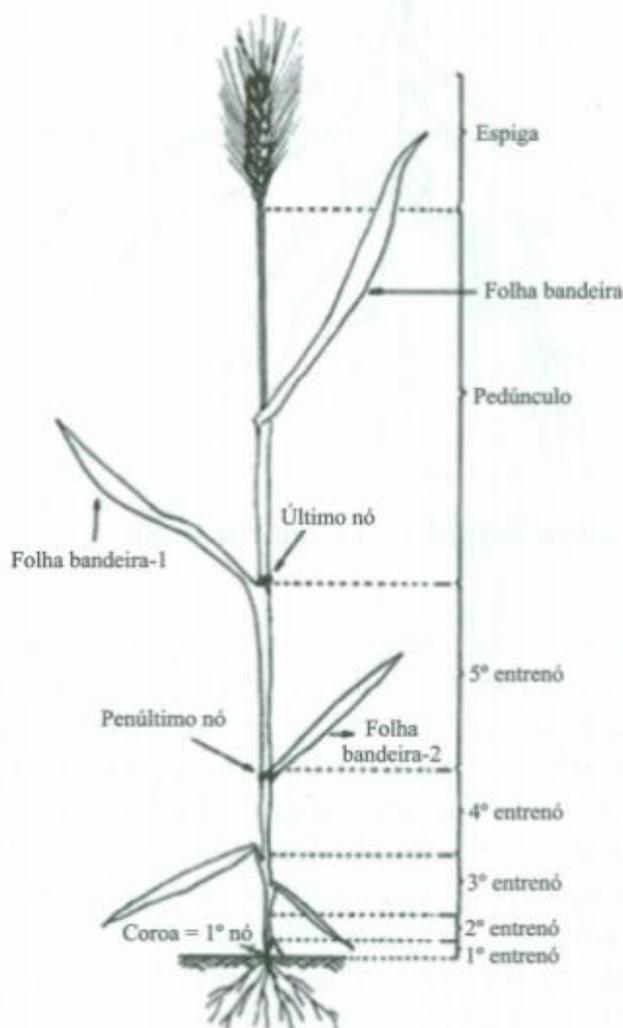


Figura 2. Estruturas da planta de trigo. (Fonte: SCHEEREN; CASTRO; CAIERÃO, 2015).

Suas raízes são divididas em três diferentes grupos, estando relacionadas com estágio fisiológico da planta. As raízes seminais são originadas diretamente da semente, e são importantes para os estádios iniciais, pois possuem como função principal o estabelecimento da plântula, e posteriormente quando se tornam funcionais são responsáveis pela obtenção das primeiras fontes de nutrientes e água do solo ao redor da nova planta. As raízes permanentes têm emissão iniciada cerca de 20 dias após a emergência, na região denominada coroa, que fica normalmente em uma profundidade de 1-2 cm abaixo do solo, com desenvolvimento lento, mas quando a planta atinge seu estágio de espigamento esse sistema radicular está totalmente formado. As raízes adventícias surgem eventualmente acima da superfície do solo, a partir do primeiro e do segundo nó da planta (Figura 3) (SCHEEREN; CASTRO; CAIERÃO, 2015).

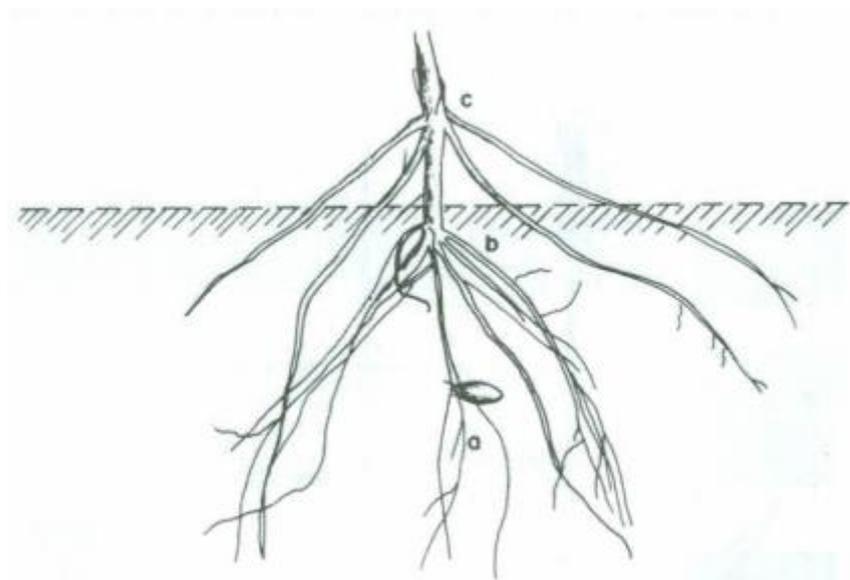


Figura 3. Sistema radicular da planta de trigo. (A) Raízes Adventícias; (B) Raízes Permanentes; e (C) Raízes Seminais. (Fonte: SCHEEREN; CASTRO; CAIERÃO, 2015).

Após a emissão do coleóptilo nos estádios iniciais, as folhas verdadeiras do trigo apresentam disposição alternada, com ângulo de 180° entre uma folha e outra, que são sustentadas por um colmo cilíndrico e oco (variando sua altura de acordo com genótipo e a resposta ambiental da planta). São emitidas normalmente de cinco a seis folhas, correspondente ao número de nós apresentado pela planta, possuindo variações não comuns de três a oito folhas. A disposição foliar é um importante indicativo de rendimento de grão, sendo umas das características discriminativas para distinção das cultivares. Cada folha é composta pela bainha, lâmina, lígula e um par de aurículas, normalmente pilosas na base da lâmina (Figura 4) (SCHEEREN; CASTRO; CAIERÃO, 2015).

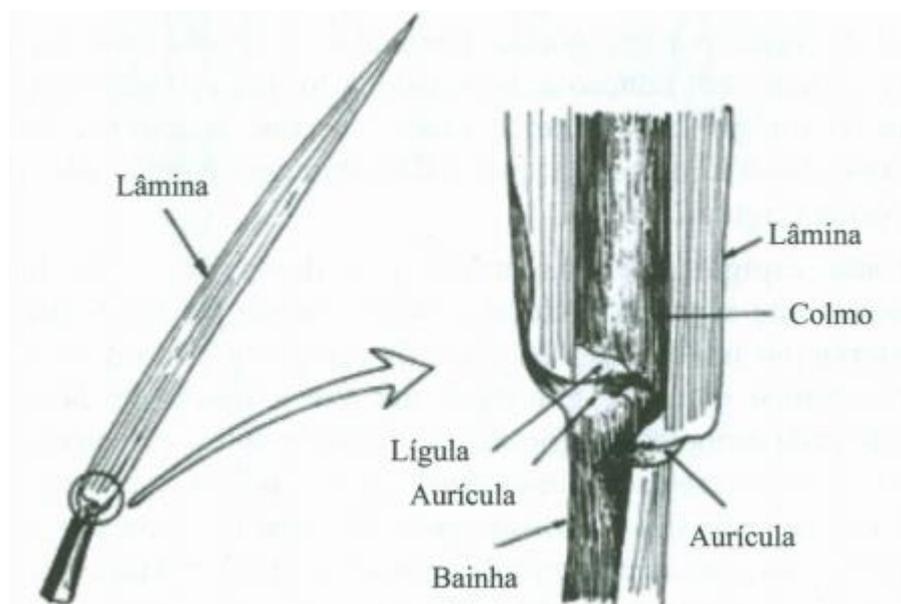


Figura 4. Folha de trigo em detalhes. (Fonte: SCHEEREN; CASTRO; CAIERÃO, 2015).

A inflorescência do trigo é do tipo espiga composta, dística, formada por espiguetas alternadas e opostas no ráquis. Existem cinco tipos básicos de espiga, variando quanto a densidade, à forma, ao comprimento e à largura, sendo elas: piramidal, oblonga, semiclavada, clavada e fusiforme (Figura 5). A constituição floral contém de duas a nove flores, dispostas alternadamente e presas a ráquila, geralmente as flores apicais são estéreis ou imperfeitas. Na base das espiguetas estão presentes as glumas, que apresentam função de proteger as inflorescências. As glumas também possuem a importante função de distinguir as cultivares com a variação de suas formas, tamanho entre outras características. A constituição floral apresenta uma lema, que pode ou não possuir aristas, e uma pálea, sendo essas estruturas responsáveis pela proteção da flor. No interior das estruturas citadas estão o gineceu e o androceu. A fecundação é dada antes que ocorra a antese, onde ocorre a liberação de pólen pelas anteras, caracterizando essa espécie como autógamas (SCHEEREN; CASTRO; CAIERÃO, 2015).

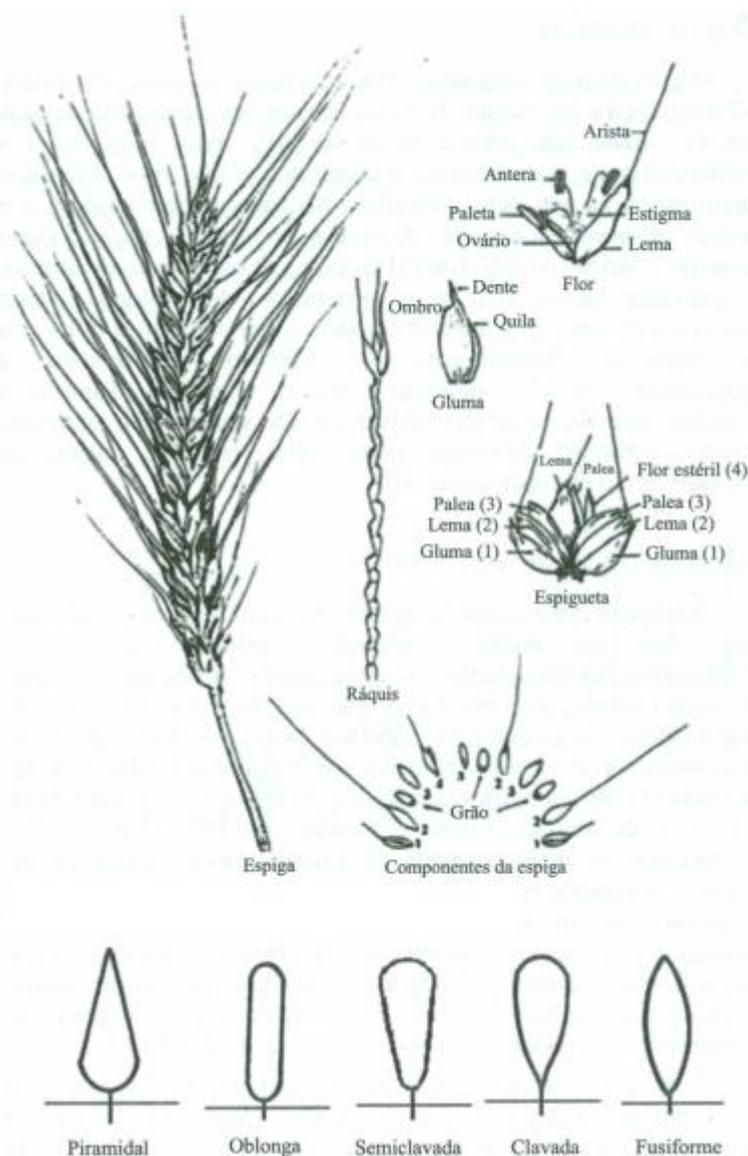


Figura 5. Espiga de trigo e seus componentes e as principais formas da espiga do trigo. (Fonte: SCHEEREN; CASTRO; CAIERÃO, 2015).

O grão, denominado cariopse, possui comprimento de aproximadamente seis a sete milímetros, é seco e indeiscente, oriundo de cada flor presente na espiga. Possuem formatos que variam entre grãos curtos e arredondados até grãos estreitos e compridos, causando variações no seu peso específico (Figura 5). Outro fator que pode ser considerado para variação do peso é a diferença dos genótipos e a resposta ambiental da planta (SCHEEREN; CASTRO; CAIERÃO, 2015).

De maneira geral, o trigo apresenta dez estádios fenológicos: plântula, afilhamento, alongamento, emborrachamento, espigamento, florescimento, grão em estado leitoso, grão em massa, grão em maturação fisiológica e grão maduro. Porém estudos criaram várias escalas de desenvolvimento, as mais utilizadas são a escala

de Feekes (1940) (Figura 6), modificada por Large (1954) e a escala de Zadoks, Chang e Konzac (1974). A primeira é muito utilizada para estudos de doenças nas plantas de trigo devido ao seu detalhamento dentro dos estádios (SCHEEREN; CASTRO; CAIERÃO, 2015).

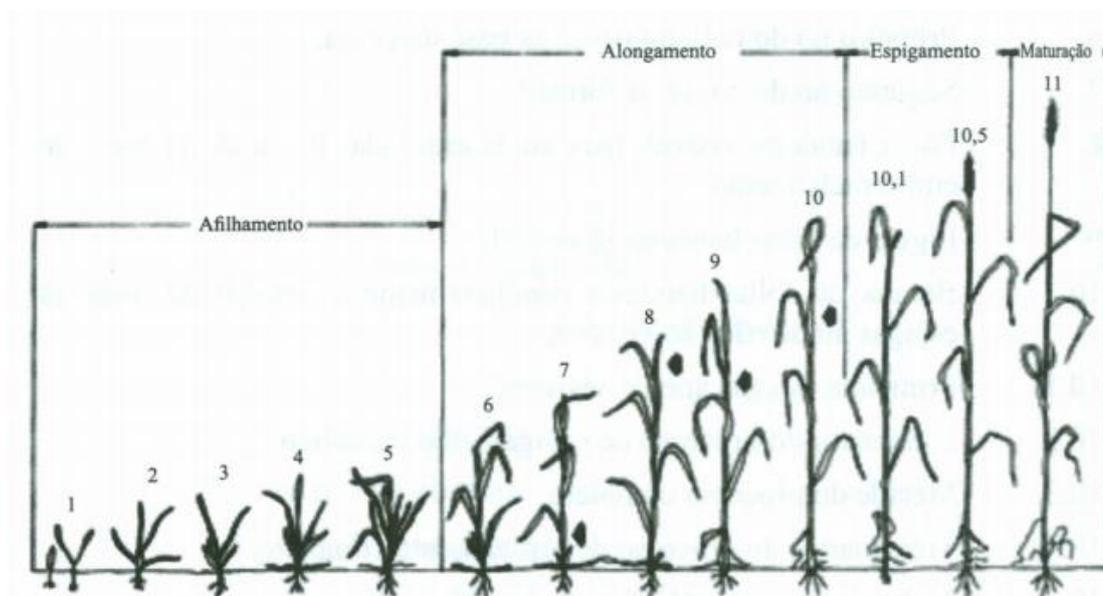


Figura 6. Estádios de desenvolvimento de cereais conforme a escala de Feekes (1940). (Fonte: SCHEEREN; CASTRO; CAIERÃO, 2015).

2.1.4. Origem e Evolução do Trigo

A teoria dos centros geográficos de diversidade de culturas foi um marco muito importante para as pesquisas do melhoramento genético vegetal. A pesquisa liderada por N. I. Vavilov, a partir de uma exploração de plantas gerou uma visão ampla da distribuição geográfica da diversidade fenotípica de culturas individuais e seus ancestrais selvagens. Foi postulado que a diversidade de culturas geralmente possui um centro geográfico no qual é mais frequente, sugerindo que esses centros de diversidade morfológica são as regiões geográficas de origem da cultura (revisado por COSTA et al., 2012).

O trigo tem sua origem no Crescente Fértil, assim como outros importantes cereais. Foi uma das culturas responsáveis pelo surgimento da agricultura, possibilitando aos povos ancestrais uma produtividade maior do que a que era obtida com a coleta realizada pelos pequenos grupos nômades há milhares de anos. Acredita-se que sua domesticação aconteceu primeiramente de forma inconsciente e posteriormente seu plantio e colheita planejados pelo homem. O trigo se tornou uma

das principais fontes de alimento, possibilitando o surgimento de grupos maiores de pessoas sem a necessidade de deslocamento a procura de alimento para sua sobrevivência. É uma espécie que vem sendo melhorada há cerca de 8.000 a 10.000 anos e ainda é uma das mais importantes culturas presentes na dieta humana e animal (revisado por VENSKE et al., 2019).

Evidências históricas da utilização do trigo auxiliam a chegar ao mais próximo de seus possíveis centros geográficos de diversidade. Existem evidências que um dos primeiros cereais a serem domesticados e utilizados na alimentação humana foi o trigo da espécie *Triticum dicocoides*, um tetraploide silvestre, datado de 28.000 anos a.C., em Israel, onde foi encontrado uma amostra dessa espécie. Em relação ao trigo cultivado, as evidências apontam para duas espécies o *Triticum dicoccum* (tetraploide) e *Triticum monococcum* (diploide), encontrados na Síria, datando de 8.000 e 7.500 anos a.C. Os trigos antigos são mantidos em lugares como Espanha, Itália, Turquia, Balcãs e na Índia pelo seu valor histórico. Ao longo dos milênios essas duas espécies de trigo estiveram presentes em povoados pré-históricos do Oriente Próximo, sendo que o trigo diploide ficou conhecido como “einkorn”, enquanto o tetraploide foi chamado de “emmer”, estes nomes foram dados devido a características morfológicas das espiguetas. O trigo einkorn apresentava apenas um grão por espiguetas, já o emmer possuía dois grãos por espiguetas (revisado por PIANA; CARVALHO, 2008).

O trigo hexaploide *Triticum aestivum*, tem suas primeiras descobertas arqueológicas na Turquia, datada de 7.000 anos a.C. Foram encontradas outras formas ancestrais dos hexaploides de debulha livre no Iraque, Turquia e Creta. Por volta de 3.000 anos a.C. foram encontradas evidências de grandes áreas de cultivo de *T. aestivum* na Europa Central e Ocidental, associadas com atividades agrícolas utilizando o einkorn e emmer (revisado por PIANA; CARVALHO, 2008)

Uma das hipóteses estudadas é que o *T. aestivum* foi originado da hibridação natural entre um trigo tetraploide (BBAA), provavelmente *Triticum turgidum* L., com uma espécie de gramínea silvestre diploide (DD) (BRAMMER, 2003; SCHEEREN; CASTRO; CAIERÃO, 2015). A espécie silvestre *Triticum urartu* (A^u A^u) foi a doadora de pólen, e contribuiu com o genoma A através de um evento ocorrido há mais de 0,5 milhões de anos atrás. Um membro do gênero *Aegilops* (*Aegilops speltoides*) foi o doador de óvulos, e contribuiu com o genoma B. Pela ordem de doação dos genomas a forma correta de representar a fórmula do genoma para o trigo tetraploide deveria ser BBAA, embora corriqueiramente se utilize a sua representação em ordem

alfabética AABB. O resultado desse evento de hibridação foi o trigo tetraploide *T. turgidum* ssp. *dicoccoides* (Körn.) Thell. Os trigos cultivados tetraploides (*T. dicoccum* e *T. turgidum* ssp. *durum*) surgiram através desse ancestral silvestre. O trigo cultivado diploide foi derivado do *T. monococcum* ssp. *boeoticum* (A^b A^b), parente próximo de *T. urartu*. Atualmente o trigo cultivado diploide é considerado uma espécie em extinção, por ter sido substituído por trigos agronomicamente superiores (revisado por HAAS; SCHREIBER; MASCHER, 2018).

Há cerca de 8.000 anos, ocorreu um segundo fenômeno importante para o trigo hexaploide, a hibridação entre o *T. turgidum* e o doador do genoma D, *Aegilops tauschii* dando origem ao trigo tipo pão conhecido nos tempos atuais (*T. aestivum*). Acredita-se que esse evento tenha ocorrido naturalmente entre as duas espécies. Outra espécie de trigo domesticado hexaploide, *T. aestivum* ssp. *spelta*, foi amplamente cultivado na Europa até o século XX, sendo substituído pelo trigo tipo pão devido sua superioridade nos caracteres agronômicos. Na Europa Central, ainda é cultivado de forma limitada, particularmente em terras marginais, servindo de forma valiosa no futuro como recurso de variabilidade genética para o trigo tipo pão (revisado por HAAS; SCHREIBER; MASCHER, 2018). A Figura 7 apresenta uma representação gráfica de etapas críticas na domesticação do trigo.

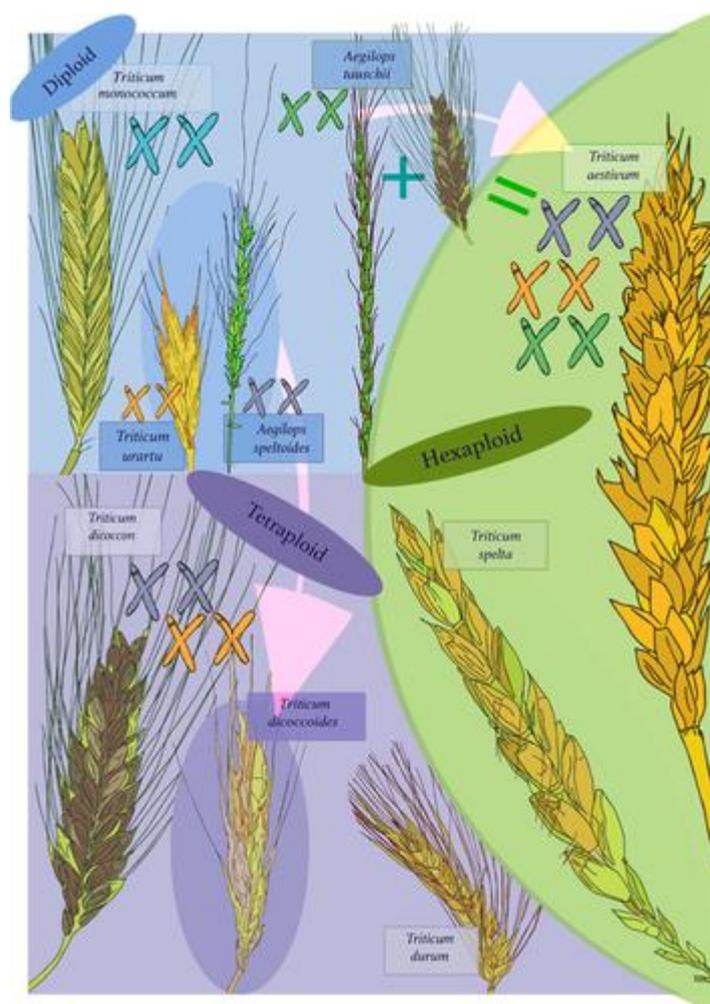


Figura 7. Representação gráfica da evolução e domesticação do trigo. Vários ancestrais diploides contribuíram para o genoma do trigo moderno. Um evento de poliploidização entre um membro do grupo Sitopsis, possivelmente *Aegilops speltoides* (BB) e *Triticum urartu* (AA), resultou em *Triticum dicoccoides* (emmer silvestre; BBAA). *Triticum dicoccon* (emmer domesticado; BBAA) e *Triticum durum* (durum; BBAA) são derivados desta linhagem. O hexaploide *Triticum aestivum* ssp. (trigo tipo pão; BBAADD) surgiu da hibridação do emmer domesticado (BBAA) com *Aegilops tauschii* (capim-cabra; DD). A origem do hexaploide *Triticum aestivum* ssp. *spelta* (speld; BBAADD) ainda é controverso, embora provavelmente não seja um ancestral do trigo tipo pão, mas sim o resultado da hibridação entre o trigo tipo pão e uma espécie de emmer. (Fonte: HAAS; SCHREIBER; MASCHER, 2018).

A domesticação de espécies vegetais é baseada numa série de alterações em algumas características fenotípicas, que são de interesse dos seres humanos para sua produção. Conhecida como síndrome da domesticação, essas características normalmente são: frutos ou partes de interesse da planta maiores, tempo de floração alterado, ausência da debulha natural, perda de mecanismos de defesa e dormência das sementes, aumento no tamanho e no número de sementes, entre outras características (revisado por CHINTHIYA; BHAVYASREE, 2019). Para a cultura do trigo, uma das principais características de domesticação observada é a modificação

do modo de dispersão das sementes, que era feita por meio da quebra das espiguetas na maturidade (Figura 8). Para seus ancestrais selvagens essa característica era de extrema importância, pois permitia que as sementes conseguissem se desprender da planta mãe e se alojar nas primeiras camadas de solo, e sua introdução era facilitada devido a morfologia das sementes ser semelhante a uma flecha, desta forma sendo possível a perpetuação da espécie.

Para a produção humana, a quebra das espiguetas na maturidade se torna desfavorável, pois no momento da colheita restavam poucas sementes, por isso, a eliminação dessa característica no processo de domesticação do trigo foi essencial para a prevenção de perdas de rendimento. Outras características foram consideradas ao longo do processo de domesticação do gênero *Triticum*, como a redução de glúten, mudança na arquitetura das plantas, perda de dormência das sementes, menor concentração de proteínas e minerais nos grãos e aumento no teor de carboidratos no grão (HARLAN et al., 1973; ELBAUM et al., 2007; PELEG et al., 2011).

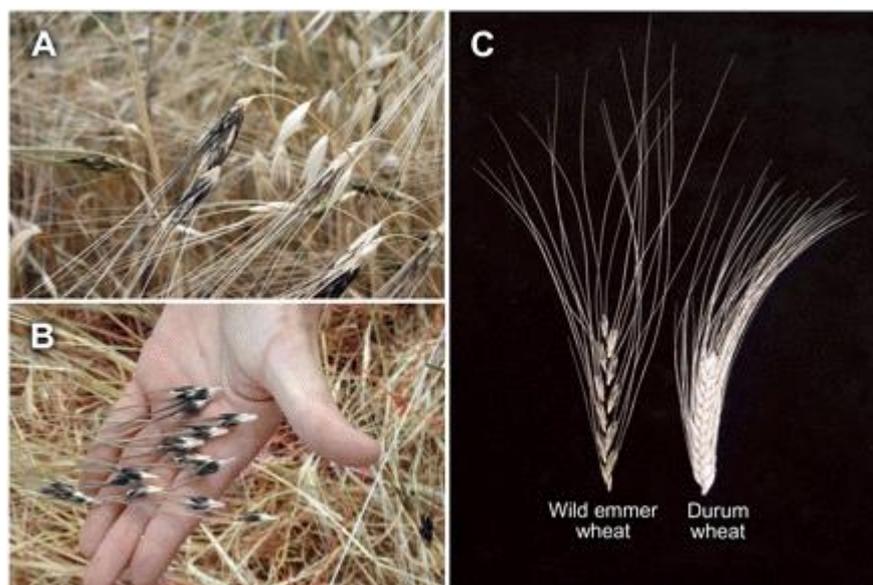


Figura 8. (A) Trigo selvagem (*Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides*) em seu habitat natural em Israel. (B) Espiguetas de trigo selvagem, coletadas na superfície do solo. (C) Espiga com raquis quebradiça de trigo selvagem, e espiga com raquis não quebradiça de trigo duro domesticado. (Fonte: PELEG et al., 2011).

A espécie de trigo que se conhece hoje, *T. aestivum*, surgiu com a agricultura, povos ancestrais foram selecionando características desejáveis nos parentes silvestres do trigo, possibilitando a produção até os tempos atuais. Essas

características incluem propriedades nutricionais que tornam o trigo um excelente alimento pela sua relação de carboidratos, proteínas e teor de vitaminas, além da propriedade elástica exclusiva do glúten que permite que sua farinha tenha uso mais diversificado. Essas características foram os fatores que contribuíram para seu uso na produção de alimentos e rações. Além disso, sua natureza alopoliploide, confere ao trigo a chamada “plasticidade genômica”, o que confere uma grande capacidade de adaptabilidade em diversos ambientes (revisado por VENSKE et al., 2019).

2.1.5. Melhoramento genético de trigo

Por se tratar de uma espécie de grande interesse agrônomo, a capacidade de produção do trigo e a estabilidade nos mais diversos ambientes é um dos principais objetivos dos programas de melhoramento genético. Desta forma, a busca por uma interação adequada entre genótipo x ambiente é de interesse aos estudos com a espécie. A variação do ambiente afeta de diversas formas o mesmo genótipo, tanto na parte produtiva quanto a resistência de fatores bióticos e abióticos (CONDÉ et al., 2010; DE VITA et al., 2010; SCHEEREN et al., 2011; THUROW, 2019).

O melhoramento genético de trigo é baseado em diferentes métodos, sendo um dos mais comumente utilizados o genealógico ou *pedigree*, o qual consiste na observação da progênie, com seleção individualmente. Esse método é mais apropriado para seleção de características qualitativas, determinadas por genes de grande efeito no caráter desejado. É um dos métodos que gera muitas informações que podem ser utilizadas pelos melhoristas. Outro método utilizado é o massal, que se fundamenta na seleção natural e seleção artificial. Nesse método, todas as plantas em geração F₂, oriundas de cruzamento artificial são conduzidas em grandes densidades competindo entre si pelos recursos ambientais disponíveis, sendo selecionadas as melhores plantas. As plantas são conduzidas e selecionadas dessa forma até F₆ ou F₇, dando origem a um conjunto de plantas homocigotas, que podem dar origem a novas linhagens (SCHEEREN et al., 2011).

O método SSD (*Single seed descent*) também utilizado em trigo, consiste em avançar as gerações segregantes até um nível satisfatório de homocigose a partir de uma única semente de cada indivíduo de uma geração para estabelecer a seguinte. Esse método pode ser feito em tempo reduzido em comparação aos demais, pois pode ser conduzido em casas de vegetação. O retrocruzamento é outro método de grande importância quando se deseja realizar a introgressão de caracteres

qualitativos em um genótipo elite ou padrão. Nesse caso, um genótipo denominado doador é cruzado com outro denominado recorrente (elite ou padrão), e o retrocruzamento (F_1 x genitor recorrente) é realizado sucessivamente até que ocorra a recuperação da constituição do genótipo recorrente com a característica desejada do doador (SCHEEREN et al., 2011).

Também é utilizada a seleção recorrente, que tem como objetivo aumentar a frequência dos alelos favoráveis na população. Nesse método, ocorre o intercruzamento repetido dos melhores genótipos de cada geração. No trigo, geralmente as progênies são avançadas até a geração F_4 ou F_5 , por meio do método SSD e testadas nesta geração, as melhores são cruzadas entre si, dando início ao ciclo 2 da seleção recorrente e assim por diante. A seleção sistêmica, envolve a seleção recorrente com forte pressão de seleção já em F_1 (nesse caso os genitores estão em heterozigose), com grande número de cruzamentos, envolvendo os mais variados estresses e uma forte orientação direcionada aos objetivos estabelecidos, aumentando os ganhos genéticos em cada geração. Seu sucesso depende da seleção de materiais segregantes de trigo, oriundos de hibridações artificiais, que se bem empregados podem contribuir para ganhos genéticos em características quantitativas e qualitativas, entretanto, para que isso seja possível é necessária a existência de variabilidade (SCHEEREN et al., 2011).

O avanço da produtividade da triticultura com o lançamento de novas cultivares que superam as cultivares antigas utilizadas, causa uma redução na variabilidade genética existente, podendo ser futuramente um problema. Para evitar esse problema, programas de melhoramento trabalham em conjunto na conservação dessa variabilidade genética dentro da cultura, mantendo esses acessos disponíveis e viáveis dentro de bancos ativos de germoplasma (SHEEREN et al., 2011).

2.2. Estresse ocasionado por déficit hídrico

2.2.1. Ocorrência do estresse ocasionado por déficit hídrico em trigo

O estresse por déficit hídrico é um dos fatores limitantes mais importantes dentro da triticultura, afetando de 32% a 60% da produção nos países produtores. As variações climáticas que vem ocorrendo ao longo dos anos, com redução de chuvas e aumento de temperatura em várias regiões do globo intensificam ainda mais esse problema. Estima-se que 60% do mundo pertence a zonas áridas e semi-áridas e nos países em desenvolvimento aproximadamente 37% de suas áreas são semi-áridas,

no qual a restrição na disponibilidade hídrica é um dos fatores primários para produção de trigo. Por esse motivo, acredita-se que os países que estão nessas regiões serão os mais afetados com as mudanças climáticas previstas, principalmente os países que já sofrem com condições precárias alimentares, como os países Africanos e do sul da Ásia, podendo apresentar uma redução de em torno de -15% a -16% na produção de trigo (DHANDA; SETHI; BEHL, 2002; SHAO; LIANG; SHAO, 2005; PEQUENO et al., 2021).

Essa condição adversa ocorre em diferentes países, como por exemplo, o Irã que o trigo normalmente passa por um período de déficit hídrico, causando danos em todos os estádios de desenvolvimento da cultura (VAFA; NASERI; MORADI, 2014). O sudoeste da China é uma das principais regiões produtoras de grãos do país, e tem o cultivo de trigo de sequeiro como terceiro maior em produção. Esta região está propensa a uma seca sazonal, que ficou mais severa depois do ano de 1990, o que traz limitações para o cultivo de trigo, afetando principalmente nos estádios de crescimento, início da floração e no enchimento de grãos (ELE et al., 2016; WU et al., 2019).

No Reino Unido, que possui um rendimento médio de 8,6 t ha⁻¹, cerca de 10 a 20% da colheita é cultivada em áreas propensas a períodos de seca, o que ocasiona redução da produtividade. Aqui, cabe salientar que os trigos caracterizados como trigos de inverno, passam por um período de vernalização. Essa adaptação refere-se a uma necessidade da planta passar por um período de frio, para só depois iniciar seu processo reprodutivo, tornando assim o ciclo dessas plantas mais longos, permitindo que ocorra um acúmulo maior de nutrientes, que por consequência originará um melhor enchimento de grãos e maior produtividade. (revisado por Kim et al., 2009; revisado por CLARKE, 2017; PEQUENO et al., 2021). Esse é um dos fatores que pode explicar o maior rendimento do trigo de inverno cultivado no Reino Unido, e o menor rendimento do trigo de primavera cultivado no Brasil.

O Paquistão é constituído de aproximadamente 88% de áreas áridas e semi-áridas, sendo observado um declínio de rendimento de trigo de 1,9% entre nas safras de 2013-2014 e 2014-2015, e esse declínio na produção anual se deve a escassez de água doce. Simulações dos impactos ambientais enfatizam que essa região poderá ser uma das mais afetadas na produção de trigo, devido principalmente ao aumento de temperatura. Essa projeção também foi observada para as regiões do mediterrâneo na Espanha e para Austrália, países que possuem a irrigação de seus

cultivos quase que exclusivamente das chuvas. Com o aumento das temperaturas e redução das precipitações a queda na produção do grão está fortemente ameaçada (revisado por SOOMRO et al., 2019; PEQUENO et al., 2021).

Nos Estados Unidos, nos estados de Montana, Dakota do Norte e Dakota do Sul, uma grande seca aconteceu no ano de 2017 nas estações de primavera e verão, acarretando em perdas superiores a um bilhão de dólares para a economia agrícola que tem como cultura básica o trigo, milho e cevada. Este período de seca não foi previsto pelos órgãos responsáveis em monitorar as chuvas na região, pelo contrário, era esperado uma precipitação acima do normal, em que a região entrava no período de chuvas anual. Esse episódio de seca foi considerado um dos mais severos nos estados afetados (HOELL; PERLWITZ; EISCHEID, 2019).

Como discutido anteriormente, o Brasil é um grande importador de trigo, com déficit de produção interna em torno dos seis milhões de ton, causando instabilidade da balança comercial do país. Essa situação poderia ser alterada com a utilização de cultivares mais produtivas e com a expansão da área de cultivo no território nacional. No Brasil Central, existe uma estimativa de quatro milhões hectares com potencial de produção de trigo, porém apenas 120 mil hectares são destinados atualmente para triticultura, representando apenas 5% do trigo colhido no Brasil (revisado por PEREIRA et al., 2019).

Com o aumento de área produzida, seria possível um aumento significativo na produção do trigo para as próximas safras (~10 milhões de ton). No entanto, o bioma Cerrado se caracteriza por ser quente e moderadamente seco ou quente e seco (SHEEREN et al. 2008). Esse bioma apresenta predominantemente o clima tropical, com estações bem diferenciadas, apresentando períodos de chuvas e secas, com temperaturas médias anuais que variam de 18-22°C no Centro Sul a 23-27°C no Norte da região. Nessa região a triticultura encontra grandes desafios devido a problemas de déficit hídrico decorrente de precipitações irregulares, principalmente após a floração, onde normalmente ocorre um período de ausência de chuvas com altas temperaturas (revisado por PEREIRA et al., 2019).

No trigo, os estádios de maior sensibilidade a seca são após as seis primeiras semanas de emergência até o estágio da antese, reduzindo a captação de nutrientes, crescimento e desenvolvimento, influenciando negativamente no número de espiguetas (revisado por PAVIA et al., 2019). Outro momento crítico é quando o déficit

hídrico ocorre após a antese até o período de enchimento de grãos (revisado por SENAPATI et al., 2019).

Algumas características morfo-fisiológicas devem ser levadas em consideração para seleção de cultivares que possuem maior adaptabilidade a regiões com ocorrência de seca. Cultivares de trigo que apresentam maior profundidade de enraizamento obtiveram melhores respostas em relação a cultivares que possuem seu enraizamento superficial. Plantas com raízes superficiais tem dificuldade de captação de água nas camadas mais profundas do solo. A osmorregulação (ajuste osmótico), também é um fator importante na seleção de novas cultivares para regiões secas. O ajuste osmótico auxilia na manutenção da pressão do turgor celular, e esta característica está altamente ligada ao metabolismo da sacarose e amido (revisado por PEREIRA et al., 2019).

O conteúdo relativo de água (RWC) das folhas é um importante indicativo de cultivares de trigo tolerantes ao déficit hídrico, sendo muito utilizado nos programas de melhoramento para auxiliar na seleção de novas cultivares. O RWC está correlacionado com a taxa fotossintética, através da quantidade de carbono fixada por unidade de uso da água transpirada, e com a cera cuticular das folhas, contribuindo para a manutenção de um alto potencial hídrico através da redução de transpiração foliar (revisado por PEREIRA et al., 2019).

A utilização de cultivares com floração precoce pode ser uma estratégia para lidar com o estresse ocasionado por déficit hídrico. Cultivares precoces são capazes de fugir do período mais crítico de déficit hídrico, finalizando seu desenvolvimento mais rápido que as cultivares de ciclo médio e longo. Algumas cultivares são indicadas para áreas de cultivo de sequeiro na região do Cerrado, como a BR 18 – Terena, CD 105, CD 108, CD 114, CD 116, CD 117, CD 150 e IAC 375 – Parintins, que apresentam ciclo precoce. A cultivar BR 18 – Terena é exclusiva para o cultivo de sequeiro para quase todos os estados caracterizados como quentes e secos, excluindo apenas o estado de Goiás (Comissão Brasileira de Pesquisa de Trigo e Triticale 2019). Essa cultivar foi desenvolvida pelo CIMMYT (Centro Internacional de Melhoramento de Milho e Trigo) e pela Embrapa (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária), sendo recomendada pela mesma. Na BR 18 – Terena o período de emergência à maturação tem duração de 102 a 122 dias, com emergência ao espigamento variando de 51 a 67 dias, atingindo cerca de 65 cm de altura com hábito semiereto (CIMMYT, 1986).

A germinação e o estabelecimento das plântulas, essenciais para o estabelecimento da lavoura, também são afetados pela seca. Em trigo, a porcentagem de germinação e o crescimento das plântulas são reduzidos sob condições de seca (GUO et al., 2017). Dessa forma, esse estágio também deve ser considerado em áreas com incidência de seca.

2.2.2. Efeitos do estresse ocasionado por déficit hídrico: sinalização, resposta e morfologia

As mudanças climáticas e as condições ambientais em que as plantas são expostas ao longo do ciclo de desenvolvimento nem sempre são favoráveis para o desenvolvimento adequado. Dessa forma, a planta pode estar em uma condição estressante, a qual gera uma série de respostas fisiológicas para que seja possível sua sobrevivência. O termo estresse é definido e conceituado de diversas formas por alguns autores. De maneira geral, o estresse é caracterizado quando ocorre um desvio significativo das condições ótimas para o desenvolvimento das plantas, causando respostas em todos os níveis funcionais do organismo, podendo ser reversíveis ou não (revisado por BIANCHI; GERMINO; SILVA, 2016).

Estima-se que para cada 2 g de massa seca produzido pela planta é necessário que pelo menos 2 L de água seja absorvido, transportado e perdido para a atmosfera. A baixa disponibilidade de água pode limitar muitos processos como fotossíntese, metabolismo da respiração e energia, mobilização antecipada de reservas, transcrição de RNA, tradução de proteínas e reparo do DNA. Essas limitações levam a perda de produtividade e em alguns casos a morte da planta. Desta forma é imprescindível elucidar os mecanismos que possam diminuir os danos causados na planta nos períodos de estresse por déficit hídrico (revisado por BIANCHI; GERMINO; SILVA, 2016).

Durante a evolução vegetal os mecanismos de adaptação ao déficit hídrico foram significativamente importantes para a perpetuação das espécies. Devido à necessidade de adquirir estratégias para evitar a desidratação acelerada das plantas, algumas características genéticas foram fixadas ao longo das gerações. A criação ou aprimoramento de algumas estruturas vegetais permitiu uma melhora na absorção de água. Dentre essas estruturas pode-se citar os sistemas radiculares mais profundos e mais abundantes, melhores condições de condução de água através da ampliação dos vasos do xilema, permitindo o transporte de água e outros nutrientes e minerais a

longas distâncias, redução da transpiração com fechamento e tamanho reduzido dos estômatos, presença de cutícula densa e pilosidade e armazenamento de água (órgãos e tecidos adaptados para estocar água como órgãos subterrâneos, troncos e grande ramos) (LAUCHER, 2000; BARRETO; BARBOSA, 2001; MENEZES, 2008).

Um dos primeiros efeitos biofísicos que pode se observar em plantas que estão sobre déficit hídrico é a redução da área foliar. Isso se dá devido à perda de água das células, o que causa uma redução do tamanho celular e um relaxamento das paredes celulares devido à perda do turgor. Esse comportamento pode ser considerado o primeiro mecanismo de defesa contra o déficit hídrico, pois com a redução celular ocorre menor perda de água por transpiração devido à redução de área foliar exposta (NISA et al., 2019). Outra importante resposta da planta em relação ao déficit hídrico é o fechamento dos estômatos. Estômatos são estruturas formadas por um par de células especializadas, denominadas de células-guarda, que circundam a fenda, permitindo que os órgãos aéreos tenham uma comunicação entre seu interior e o ambiente externo. As células-guarda respondem a estímulos ambientais, regulando a abertura ou fechamento da fenda estomática, sendo uma adaptação crucial das plantas para que não ocorra a dessecação da mesma (TAIZ et al., 2017). Porém, com o fechamento dos estômatos há uma queda significativa na taxa fotossintética da planta devido à redução da concentração do CO₂ intercelular. Com o prolongamento do estresse por déficit hídrico pode ocorrer a inibição da fotossíntese (revisado por NISA et al., 2019).

Outra estratégia utilizada pelos vegetais é o escape temporal, no qual a planta é capaz de adiantar ou prolongar seu estágio vegetativo de forma a evitar ou esperar passar os períodos de déficit hídrico, permitindo sua sobrevivência e perpetuação dos seus descendentes. O rápido desenvolvimento fenológico, normalmente encontrado em plantas de regiões semi-áridas, as torna capazes de germinar, florescer e produzir sementes antes que qualquer dano oriundo de períodos de déficit hídrico possa afetar as estruturas da planta. Plantas que possuem plasticidade no seu desenvolvimento são capazes de acelerar ou prolongar o seu ciclo de acordo com a disponibilidade de água no ambiente (KRAMER; BOYER, 1995; LARCHER, 2000).

Ainda, mecanismos de defesa que auxiliam a tolerar os períodos de escassez hídrica são o enrolamento de folhas, mudança de ângulo da folha, enraizamento acelerado e profundo, manutenção das folhas fontes, perfilhamento e remobilização de reservas. A presença de aquaporinas que facilitam o transporte de água, também

é apontada como mecanismo de defesa frente ao déficit hídrico. Da mesma forma, o metabolismo ácido das Crassuláceas (plantas CAM), que apresenta um metabolismo fotossintético para concentração de CO₂, se caracteriza como mecanismo de tolerância.

Outras formas de defesa ao estresse ocasionado pelo déficit hídrico incluem a atuação das proteínas LEA (proteínas protetoras da embriogênese tardia) e o ajuste osmótico, decorrente do acúmulo de solutos no citoplasma, capaz de impedir a perda de água para o meio e reduzir o dano oxidativo ocasionado por espécies reativas de oxigênio (EROs). Por fim, outra estratégia de defesa é a atuação de enzimas do sistema antioxidante e outras moléculas antioxidantes, que atuam na neutralização de EROs, formas parcialmente reduzidas de oxigênio atmosférico, formando três espécies de radical livre, o radical superóxido, peróxido de hidrogênio e radical hidroxila, que causam danos oxidativos de vários componentes celulares, que podem levar a destruição das células (BIANCHI; GERMINO; SILVA, 2016).

A tolerância ao estresse de déficit hídrico depende das habilidades que as plantas têm para lidar com essa condição sem comprometer seu desenvolvimento. Cada espécie, subespécie e cultivares apresentam exclusividade na capacidade adaptativa, apresentando variabilidade genética, de forma a conseguir contornar os danos causados no desenvolvimento quando estas estão sujeitas a condições de estresse por déficit hídrico. No melhoramento de trigo, as espécies silvestres têm ganhado destaque dentro dos programas em relação a tolerância ao estresse por déficit hídrico. A variabilidade genética existente dentro dessas espécies auxilia na busca de caracteres que são capazes de evitar perdas significativas no desenvolvimento das plantas em condições hídricas inadequadas, mesmo que a produtividade não seja igual ou melhor que as cultivares do mercado atual. A manipulação dessa diversidade para melhorar a tolerância ao déficit hídrico entre cultivares pode ser alcançada através de modificação genética ou seleção de mecanismos adaptativos; incluindo fuga à seca, prevenção à desidratação e tolerância à desidratação. Um exemplo de trigo selvagem utilizado nos programas de melhoramento é o trigo emmer (*T. turgidum* ssp. *dicoccoides*), devido a sua alta tolerância a seca e sua compatibilidade dentro dos cruzamentos com o trigo pão, tornando-se desta forma um importante doador de genes com importância agrônômica para espécies de trigos cultivados (NEVO; CHEN, 2010; DVORA; LUO; AKHUNOV, 2011; DODIG et al., 2012; revisado por BUDAK; KANTAR; KURTOGLU, 2013).

Alguns genes associados com a tolerância ao déficit hídrico estão localizados em locos de características quantitativas (QTL), exibindo efeitos genéticos aditivos e não aditivos. Devido à sua herança poligênica e a interação do genótipo com o ambiente, a tolerância à seca geralmente apresenta baixa herdabilidade (BLUM 2010; KHAKWANI et al. 2012). Apesar desses desafios, a determinação da variabilidade genética existente dentro e entre as populações de trigo continua sendo a base para a elucidação da estrutura genética e o aprimoramento de características quantitativas, incluindo a tolerância ao déficit hídrico.

2.3. Fatores de resposta a seca

2.3.1. Ácido abscísico

Plantas expostas a fatores abióticos não favoráveis apresentam incremento na concentração de ácido abscísico (ABA), e por isso, o ABA é conhecido como o fitohormônio do estresse. A concentração de ABA varia de acordo com o órgão da planta, idade e a intensidade do estresse em que as plantas são submetidas. O ABA é sintetizado em todos os órgãos das plantas, principalmente nas raízes, e pode ser rapidamente deslocado pelos vasos do xilema. Sob déficit hídrico, o aumento de ABA nas folhas inicia uma cascata de sinalização que acarreta no fechamento dos estômatos. Em condições de estresse por déficit hídrico pode-se observar um aumento da concentração do ABA em até 50 vezes em apenas oito horas (TAIZ; ZEIGER, 2004). Isso ocorre devido a expressão de enzimas da biossíntese de ABA, que são estimuladas pela sinalização do estresse. O mecanismo que percebe a falta de água nas plantas ainda não foi identificado, mas provavelmente esteja ligado a sensores associados a turgidez celular ou osmosensores. Quando há detecção de água, ocorre a desativação da produção do fitohormônio, levando as concentrações de ABA ao seu padrão.

O primeiro contato com o solo seco é feito pelas raízes, que sintetizam ABA, que será rapidamente translocado para as folhas através da corrente xilemática. Esse processo ocorre antes de qualquer diferença drástica no potencial hídrico, reduzindo os riscos de desidratação rápida da planta submetida a estresse por déficit hídrico. A distribuição do ABA na folha ocorre de acordo com a alcalinização da seiva. Durante o déficit hídrico a folha passa de pH 6,3 para pH 7,3, e essa diferença de pH causa a “armadilha de íons”, onde a forma dissociada (ânion) de um ácido fraco acumula-se em compartimentos alcalinos. Nessas condições, o ABA que normalmente está em

sua forma dissociada possui dificuldade para atravessar a membrana das células, se acumulando no apoplasto da folha. Com sua alta concentração e a corrente de transpiração, o ABA entra em contato com as células guarda. Há a redução da pressão de turgidez causada pelo fluxo de K^+ e ânions da célula, e isso se dá devido à abertura dos canais iônicos, causadas pela despolarização de longa duração da membrana plasmática, e por consequência também ocorre a perda de água por osmose (TAIZ; ZEIGER, 2004).

A raiz e o caule respondem de formas opostas quando estão sob a presença do ABA em condições de estresse por déficit hídrico. Sob esse estresse, o ABA estimula o crescimento da raiz e inibe moderadamente o crescimento da parte aérea. O ABA parece auxiliar no controle da síntese do etileno nos órgãos das plantas, inibindo sua síntese quando está presente em maior concentração nas raízes. Outra resposta que pode ser observada é a origem de raízes laterais extras, fenômeno denominado de *rizogênese de seca* (VARTANIAN; MARCOTTE; CIRAUDAT, 1994).

Em *T. aestivum*, a superexpressão do gene *TaPYLs*, que codifica um receptor de ABA, possibilitou o ajuste da sensibilidade ao ABA, resultando na redução do tamanho da abertura estomática e da transpiração, permitindo que as plântulas fossem menos propensas a murchar. Com relação as sementes, foi verificado a ocorrência de dormência (reversível) e nenhuma alteração no peso e no tamanho foi detectada (MEGA et al. 2019).

2.3.2. Fatores de transcrição

Os fatores de transição (FT) são proteínas que se ligam em elementos *cis* localizados no promotor de um gene, e são responsáveis por regular vias complexas de várias etapas, modificando o fluxo de metabolitos padrão. Por atuarem na sinalização em condições ótimas e adversas, são alvos dos estudos de tolerância ao déficit hídrico. A sinalização celular através de FTs sob condição de déficit hídrico pode ocorrer pelas vias dependentes de ABA e pelas vias independentes de ABA (revisado por ABE et al., 1997).

Na sinalização dependente de ABA, alguns estudos mostram a atuação de FTs nomeados AREB/ABF (*abscisic acid-responsive element binding protein* – proteína de ligação ao elemento responsivo ao ABA / *ABRE binding factor* – fator de ligação a ABRE). Esses FTs são membros da subfamília bZIPs (*basic leucine zipper* – zíper básico de leucina) que reconhecem e se ligam ao elemento *cis* ABRE (*ABA responsive*

element – elemento responsivo ABA) presentes nas regiões promotoras de genes específicos (revisado por NAKASHIMA; YAMAGUCHI-SHINOZAKI & SHINOZAKI, 2014; revisado por TEJEDA et al., 2019; revisado por SINGH & LAXMI, 2015). Em estudos com trigo silvestre com resposta promissora para tolerância a seca foi identificada um homólogo de *AREB2*, mostrando o papel importante desses FTs na resposta de estresse de déficit hídrico (LUCAS et al., 2011).

Existem outros FTs, que também atuam na sinalização dependente de ABA, como MYBs (*mieloblastosis*), MYCs (*mielocitomatosis*) e WRKY, que reconhecem e se ligam em elementos *cis* diferentes de ABRE (BUCK; ATCHLEY, 2003; revisado por NAKASHIMA; YAMAGUCHI-SHINOZAKI & SHINOZAKI, 2014; revisado por TEJEADA et al., 2019; revisado por SINGH & LAXMI, 2015). Em trigo tipo pão os FTs MYB3R e R2R3, estão entre os responsáveis pelos primeiros sinais de defesa, gerando uma sinalização dependente de ABA em resposta a seca (revisado por BUDAK; KANTAR; KURTOGLU, 2013; CAI et al., 2011).

Para a expressão de genes específicos responsivos ao ABA é necessária a atuação de múltiplos ou combinados AREBs e CEs (*coupling element* - elemento de acoplamento), incluindo CE1 e CE3. Em Arabidopsis e arroz AREB/ABFs são ativados pelas quinases relacionadas ao SNF1 (SnRK2s), os membros dessa família (subclasse III de SnRK2s) junto com AREB/ABFs são ativados pela presença de ABA, atuando como reguladores centrais nas rotas de sinalização sob as condições de seca (BUSK & PAG`ES, 1998; revisado em FUJITA et al., 2011; NARUSAKA et al., 2003; revisado em YOSHIDA et al., 2014). Embora a maioria dos genes responsivos à seca nas vias dependentes de ABA são regulados por essa subclasse III SnRK2s – AREB/ABFs, outros substratos dessa mesma subclasse estão envolvidos com a resposta do ABA sob estresse abiótico das plantas. Mutantes de Arabidopsis para esses genes apresentaram respostas de hipersensibilidade ao estresse de déficit hídrico, além de alterações nos mecanismos de homeostase de íons (revisado por TODAKA et al, 2019; SUN et al., 2016).

A família de proteínas DREB/CBF (*dehydration-responsive element binding protein* – ligação ao elemento responsivo à desidratação / *C-repeat binding factor* – fatores de ligação à repetição C), reconhecem e se ligam ao elemento *cis* DRE/CRT (*dehydration-responsive element* – resposta a desidratação / *C repeat* - repetição C) de modo independente de ABA em resposta ao estresse osmótico, conferindo tolerância a seca em várias espécies vegetais (revisado por NAKASHIMA;

YAMAGUCHI-SHINOZAKI & SHINOZAKI, 2014; revisado por TEJEDA et al., 2019 ; revisado por SINGH & LAXMI, 2015).

Em alguns estudos realizados com *Arabidopsis* se observou que o FT DREB2, que possui um domínio de ligação ao DNA AP2/ERF, ativa a transcrição de um grande número de genes responsivos à seca e ao estresse térmico. Tem sido demonstrado que aumento da expressão dos genes que codificam os fatores de transcrição DREB/CBF é eficaz para a melhor tolerância a seca em algumas espécies transgênicas como tomate (HSIEH et al., 2002a), tabaco (KASUGA et al., 2004), soja (ENGELS et al., 2013), batata (BEHNAM et al., 2007 ;IWAKI et al., 2013), amendoim (BHATNAGAR-MATHUR et al., 2007 , BHATNAGAR-MATHUR et al., 2013), arroz (OH et al., 2005 ; ITO et al., 2006 ; DATTA et al., 2012) e trigo (PELLEGRINESCHI et al., 2004 ; SAINT PIERRE et al., 2012; revisado em NAKASHIMA YAMAGUCHI-SHINOZAKI; SHINOZAKI, 2014).

Plantas de *Arabidopsis* superexpressando o gene *DREB1/CBF* apresentaram maior tolerância à seca, à salinidade e ao estresse por congelamento, embora com crescimento atrofiado (KASUGA et al., 1999). Em outro estudo, a deleção de 30 aminoácidos de DREB2 tornou a proteína ativa, essa deleção foi realizada num domínio regulatório negativo (NRD), que está envolvido na estabilização das proteínas DREB2, evitando que esta seja degradada, tornando a planta tolerante a seca (SAKUMA, MARUYAMA, OSAKABE, et al., 2006; SAKUMA, MARUYAMA, QIN, et al., 2006). Esses estudos mostram que essas proteínas desempenham papéis essenciais na regulação dos mecanismos envolvidos na tolerância a seca (revisado por TODAKA et al., 2019).

Alguns estudos mostram que as vias dependentes de ABA e as vias independentes de ABA regulam de forma coordenada a rede transcricional sob as condições de seca. Análises realizadas com AREB1/ABF2, AREB2/ ABF4 e ABF3 revelaram que estes FTs podem regular a expressão de *DREB2A* durante a sinalização de ABA sob estresse osmótico. Os FTs da família AP2/ERF, incluindo DREB2A, também interagem com AREB1/ABF2, AREB2/ABF4 e ABF3, e essa interação ainda não está totalmente elucidada em termos de expressão gênica (KIM et al., 2011; LEE et al., 2010).

2.3.3. Acúmulo de solutos

Com a exposição ao estresse por déficit hídrico ocorre o acúmulo de solutos não tóxicos no citoplasma das plantas, como açúcares, álcoois de açúcar, aminoácidos e derivados como prolina e glicina-betaína. Esses solutos atuam no ajuste osmótico, levando à diminuição do potencial osmótico, promovendo a manutenção do turgor celular devido ao ajuste do gradiente de água no interior das células (revisado por TALAAT, 2019). Em plantas de *T. aestivum* submetidas a estresse por déficit hídrico, observa-se um acúmulo de solutos orgânicos. Sabe-se que dentro das células o ajuste osmótico é primordialmente controlado por potássio, juntamente com moléculas de glicina-betaína, prolina e glicose (NIO et al., 2011).

Além disso, esses solutos interagem com EROs, protegendo proteínas e estruturas celulares do dano oxidativo (BOWELER; VAN MONTAGU; INZÉ, 1992; NOCTOR; FOYER, 1998; WILLENKENS et al., 1997). As EROs são sinalizadoras celulares quando são sintetizadas em níveis baixos, porém quando atingem elevadas concentrações no interior das células passam a ser extremamente prejudiciais, resultado em estresse oxidativo, podendo levar à morte celular (revisado por CRUZ DE CARVALHO, 2008; revisado por TEJEDA et al., 2019).

A prolina é um aminoácido amplamente acumulado nas plantas de trigo sob condição de seca em comparação aos demais osmorreguladores. Esse acúmulo ocorre devido à queda na síntese de proteínas durante o estágio de enchimento de grãos de plantas submetidas ao estresse ocasionado pela seca. Este soluto é osmoticamente ativo, controlando o armazenamento de N e desempenha um importante papel na estabilidade das membranas, eliminando EROs. Além disso, a prolina atua no ajuste osmótico, evitando a desidratação da célula (IQBAL 2009; ALAEI et al. 2012). Ainda, a prolina atua como molécula sinalizadora, desencadeando mecanismos que auxiliam na adaptação as condições de déficit hídrico. A via de oxidação da prolina é suprida pela regulação negativa da enzima prolina desidrogenase (PDH), de forma independente da ABA sob estresse de seca (AHMED et al. 2017; revisado por ALI, 2019).

O soluto solúvel em água glicina-betaína possui um papel de proteção importante em estresses como calor, frio, salinidade e seca. A glicina-betaína age como um osmoprotetor, preservando o equilíbrio osmótico intra e extracelular, controlando o pH do citoplasma e estabilizando a membrana celular em plantas de trigo (GOU et al., 2015; HUSEYNOVAET et al., 2016;).

Os carboidratos solúveis se acumulam em resposta a seca nas plantas realizando a proteção das proteínas presentes nas células. Outra forma de proteção realizada pelos açúcares é a formação de uma barreira mecânica, causada pela cristalização desses solutos, que evitam a dessecação celular. Em trigo o estágio que apresenta um maior acúmulo de açúcares é o de enchimento de grão, e pode ser observado entre os açúcares maior quantidade de trealose, principalmente em épocas de seca. A trealose é um dissacarídeo que atua como molécula de armazenamento, estabiliza proteínas no período de desidratação, evita a fusão de membranas e também funciona como barreira mecânica (revisado por NISA et al., 2019).

Solutos inorgânicos também apresentam papel importante para manter o ajuste osmótico adequado em situações de estresse de seca. Alguns deles como o potássio, que está presente em diversas funções na célula das plantas, já foi citado como um importante osmorregulador e um regulador estomático (revisado por NISA et al., 2019). O cálcio está intimamente ligado com diferentes processos fisiológicos, entre eles divisão celular, síntese de parede celular, regulação, movimentação de água e de solutos, respiração e translocação. Esses elementos são vitais para planta com déficit hídrico (MARCÍŃSKA et al, 2013). Além desses, o silício também está intimamente associado as respostas ao estresse osmótico pois auxilia na melhora nas trocas gasosas fotossintéticas no trigo melhorando o estado da água, concentração de fosfato inorgânico em folhas e atividade de fosfoenopiruvato carboxilase (PEP) (PEI et al, 2010; GONG; CHEN; 2012)

2.3.4. Proteínas de proteção

Respostas ao estresse osmótico ocorrem em formas distintas de ativação de duas categorias de genes, genes reguladores que compreendem os FTs, citados anteriormente, e os genes funcionais, que codificam proteínas envolvidas na tolerância ao estresse causando na célula. Este último inclui as proteínas de proteção que podem ser proteínas da embriogênese tardia (LEA), chaperonas como proteínas de choque térmico (HSP), aquaporinas, enzimas antioxidantes e enzimas de biossíntese de aminoácidos como prolina (VASEVA et al., 2010; revisado por TEJEDA et al, 2019).

As proteínas LEA são encontradas naturalmente em grãos de pólen, sementes e tecidos vegetais durante a permanência de estresses abióticos, e são classificadas em três grupos. O grupo 1 é formado por complexos de LEAs que atuam nas

modificações pós-traducionais (PTMs) que incluem metilação, desmetilação, acetilação e fosforilação, sendo importantes nas sementes. O grupo 2 é composto por LEAs que fornecem proteção das membranas, impedindo sua desnaturação. Já no grupo 3 estão LEAs fortemente ligadas a tolerância a desidratação, que atuam evitando a contração celular, que ocorre com a perda excessiva de água nas células. Esses dois últimos grupos são encontrados em estádios medianos e finais do desenvolvimento das sementes. Essa proteção da desidratação celular impede que ocorra a cristalização dos componentes celulares em excesso, o que poderia danificar as estruturas da célula. A propriedade de proteção é devida a sua alta capacidade de manter o requisito mínimo de água no interior das células, além de combater o aumento da força iônica no citosol durante esse processo (revisado por ALI-BENALI, et al., 2005).

Aquaporinas são canais de proteína presentes em plantas superiores, com envolvimento em diferentes estádios de cada planta. Elas apresentam diversidade quanto aos padrões de localização subcelular, propriedades de restrição e especificidade de solutos. Seu papel principal é atuar como caminhos de água, além de apresentar outras funções como transportadores de pequenos solutos neutros, gases e íons metálicos. As aquaporinas são compostas por sete subfamílias separadas de acordo com suas localizações e semelhanças nas sequências, são elas proteínas intrínsecas na membrana plasmática (PIPs), proteínas intrínsecas de tonoplastos (TIPs), proteínas intrínsecas semelhantes a NOD26 (NIPs), pequenas proteínas intrínsecas básicas (SIPs), proteínas intrínsecas do tipo GlpF (GIPs), proteína intrínseca híbrida (HIPs) e as proteínas intrínsecas não categorizadas X (XIPs). Nas raízes, pode se observar a predominância das PIPs nas membranas plasmáticas e TIPs nos tonoplastos, sendo esses as primeiras proteínas a identificar a situação de seca na planta (PRESTON, et al, 1992).

Dentre as enzimas do sistema antioxidante, pode-se observar, as enzimas catalases (CAT), superóxido dismutase (SOD), peroxidase (POD), ascorbato peroxidase (APX) e glutathione peroxidase (GPx). Estudos tem demonstrado que em estresses causados por seca acontece um aumento na produção de POD e GPx para compensar o aumento de EROs causado pelo déficit hídrico. A APX é uma enzima antioxidante que atua na eliminação dos radicais superóxido e peróxido de hidrogênio (H_2O_2) no cloroplasto em condições de estresse de seca (GILL; TUTEJA, 2010). A CAT e POD são capazes de converter níveis tóxicos de H_2O_2 endógeno em água e

oxigênio (STOILOVA et al., 2010). Em trigo foi observado uma variação quanto a concentração de APX e CAT de acordo com os estádios de desenvolvimento das plantas e o período de exposição a seca (CARAVACA et al., 2005; IQBAL, 2009; HAMMAD; ALI, 2014).

Além das enzimas do sistema antioxidante, outros compostos atuam na neutralização de EROs, como o ácido ascórbico, que a partir de aplicação exógena foi capaz de influenciar o fechamento dos estômatos, absorção de nutriente, teor total de clorofila, síntese proteica, transpiração, florescimento e a fotossíntese em condições de déficit hídrico (HAFEZ; GHARIB, 2016). Ainda, outras moléculas como glutatona, α -tocoferol, carotenoides, compostos fenólicos e flavonoides (DAS e ROYCHOUDHURY, 2014) também atuam como agentes antioxidantes.

2.4. Estudos de estresse ocasionado por déficit hídrico em plantas

Para simular situação de estresse osmótico *in vitro* o polietileno glicol (PEG) têm sido amplamente utilizados, além de outras substâncias como manitol e sais inorgânicos (revisado por GIROTTO et al., 2012). O PEG é um polímero hidrofílico, não iônico, neutro, composto por unidades repetidas de etilenoglicol. Pode ser utilizado em diversas finalidades como ingrediente alimentar, cosméticos fármacos e formulações de medicamentos humanos e veterinários (RAUSCHKOLB, 2018). Para fins de pesquisa vegetal ele é empregado para estudos de simulação de estresse de déficit hídrico, utilizado em diversas concentrações, e causa um diferencial de pressão com a solução externa e o meio interno vegetal, dificultando a absorção de água pelas plantas (ALMANSOURI et al., 2011; MICHEL; KAUFMANN, 1973; STEINER et al., 2017). Ensaio de tolerância a seca com esse polímero são de extrema importância para o melhoramento genético devido ao baixo custo e necessidade de pouca mão-de-obra. Posteriormente, ensaios a campo podem ser feitos de maneiras mais eficazes após seleção de cultivares já testadas previamente (revisado por PAVIA et al., 2019).

Em estudos realizados por Pavia et al. (2019) com germinação de sementes trigo duro (*T. durum*) e trigo tipo pão (*T. aestivum*) foram observadas respostas de 100% de germinação em oito cultivares modernas e antigas com concentrações de 0 a -1 MPa de concentração de PEG-6000. A germinação foi afetada na concentração de -1,5 MPa, caindo para 64,2% no geral. Junto com a redução da germinação pode

ser observado um aumento no tempo médio de germinação de 1 até 4 dias para todas as cultivares estudadas.

Giroto et al. (2012) desenvolveram um estudo com plântulas de oito genótipos de trigo, oriundas de sementes e de embriões imaturos cultivados *in vitro*, expostas a diferentes concentrações de PEG-6000, manitol e maltose. Os autores verificaram que na parte aérea houve a interrupção do desenvolvimento, e foi observado apenas a parte inicial da radícula na concentração de -0,80 MPa de PEG-6000 para a maioria dos genótipos avaliados. O comprimento relativo da raiz principal também apresentou uma redução conforme aumentou a concentração de PEG-6000, chegando a uma diferença de 86% e 41,02% do controle para a cultivar que obteve a resposta mais sensível e a mais tolerante ao estresse por déficit hídrico, respectivamente.

REFERÊNCIAS

- ABE, H.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K.; URAO, T.; LWASAKI, T.; HOSOKAWA, D.; SHINOZAKI, K. Role of Arabidopsis MYC and MYB Homologs in Drought and Abscisic Acid-Regulated Gene Expression. **The Plant Cell**, v. 9, p. 1859-1868, 1997.
- AHMED, M.; UL-HASSAN, F.; QADIR, G.; SHAHEEN, F. A.; ASLAM, M. A. Response of proline accumulation in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under rainfed conditions. **Journal of Agricultural Meteorology**, v. 73, n. 4, p. 147–155, 2017.
- ALAEI, Y.; KHANGHAH, AM.; JAFARI, M.; KHANEGHAH, A. Evaluation on leaf proline amount in three bread wheat cultivars in presence of two fertilizers containing amino acids in drought stress. **World Applied Sciences Journal**, v. 18, n. 9, p. 1190–1192, 2012.
- ALI, O. A. M. Wheat responses and tolerance to drought stress. IN: HASANUZZAMAN, M.; NAHAR, K.; HOSSAIN, M. A. **Wheat production in changing environments**, Springer-Singapura. p. 129-138. 2019.
- ALI-BENALI, M. A.; ALARY, R.; JOUDRIER, P.; GAUTIER, M. F. Comparative expression of five LEA genes during wheat seed development and in response to abiotic stresses by real-time quantitative RT-PCR. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1730, n. 1, p. 56-65, 2005.
- BARRETO, A. F.; BARBOSA, J. K. A. Mecanismos de resistência à seca que possibilitam a produção em condições do semi-árido nordestino. **3º Simpósio brasileiro de captação de água de chuva no semi-árido**, UFPB. Petrolina, PE, 2001.

BAUM, M.W.; TADESSE, W.; NACHIT, M.; ABDALLA, O.; RAJARAM, S.; SINGH, R.; et al. Global Crop Improvement Networks to Bridge Technology Gaps. In: OGIHARA, Y.; TAKUMI, S.; HANDA, H. **Advances in Wheat Genetics: From Genome to Field**: Proceedings of the 12th International Wheat Genetics Symposium; 2013 Sep 8-14; Yakohama, Japan. Springer Japan, p. 387-99, 2015.

BEHNAM, B.; KIKUCHI, A.; CELEBI-TOPRAK, F.; KASUGA, M.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K.; WATANABE, K. N. Arabidopsis rd29A:DREB1A enhances freezing tolerance in transgenic potato. **Plant Cell Reports**, v. 26, p. 1275–1282, 2007.

BHATNAGAR-MATHUR, P.; DEVI, M. J.; REDDY, D. S.; LAVANYA, M.; VADEZ, V.; SER-RAJ, R.; et al. Stress-inducible expression of at DREB1A in transgenic peanut (*Arachis hypogaea* L.) increases transpiration efficiency under water-limiting conditions. **Plant Cell Rep**, v. 26, p. 2071-2082, 2007.

BHATNAGAR-MATHUR, P.; RAO, J. S.; VADEZ, V.; DUMBALA, S. R.; RATHORE, A.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K.; et al. Transgenic peanut over expressing the DREB1A transcription factor has higher yield under drought stress. **Molecular Breeding**, v. 33, p. 327–340, 2013.

BIANCHI, L.; GERMINO, G. H.; SILVA, M. A. Adaptação das plantas ao déficit hídrico. **Acta Iguazu**, Cascavel, v. 5, n. 4, p. 15-32, 2016.

BLUM A. **Plant breeding for water-limited environments**, Springer, New York, p 272, 2010.

BOWLER, C.; VAN MONTAGU, M.; INZÉ, D. Superoxide dismutases and stress tolerance. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 43, p. 83-116, 1992.

BRAMMER, S. P. **A citogenética na caracterização genômica do trigo**. Documento online. Passo Fundo: Embrapa Trigo, p. 8. 2003.

BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Instrução normativa nº 58, de 19 de novembro de 2008. **Diário Oficial da República Federativa do Brasil**. Brasília, DF, 2008. Disponível em: <<https://www.gov.br/agricultura/pt-br/assuntos/riscos-seguro/programa-nacional-de-zoneamento-agricola-de-risco-climatico/cultivares>>. Acesso em: 20 set. 2021.

BRAUN, H.J.; ATLIN, G.; PAYNE, T. Multi-location testing as a tool to identify plant response to global climate change. In: REYNOLDS, M.P. **Climate change and crop production**, Wallingford (UK), 2010.

BRUM, A. L.; HECK, C. R.; LEMES, C. L. As políticas brasileiras de fomento à cultura do trigo: uma revisão histórica. **Desenvolvimento em Questão**, Ijuí, v. 2, n. 3, p. 95-117, 2004.

BUCK, M. J.; ATCHLEY, W. R. Phylogenetic analysis of plant basic helix-loop-helix proteins. **Journal of Molecular Evolution**, Chicago, US, v. 56, p. 742-750, 2003.

- BUDAK, H.; KANTAR, M.; KURTOGLU, K. Y. Seca Tolerance in Modern and Wild Wheat. **The Scientific World Journal**. v. 2013, Artigo ID 548246, 16 páginas, 2013.
- BUSK, P. K.; PAG`ES, M. Regulation of abscisic acid-induced transcription. **Plant Molecular Biology**, v. 37, p. 425-435, 1998.
- CAI, H.; TIAN, S.; LIU, C.; DONG, H. Identification of a MYB3R gene involved in drought, salt and cold stress in wheat (*Triticum aestivum* L.). **Gene**, v. 485, n. 2, p. 146–152, 2011.
- CANZIANI, J. R.; GUIMARÃES, V. D. A. O trigo no Brasil e no mundo: cadeia de produção, transformação e comercialização. In: CUNHA, G. R. da (Org.). **Oficina sobre trigo no Brasil: bases para a construção de uma nova triticultura**, Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2009. p. 29-72.
- CARAVACA, F.; ALGUACIL, M. M.; HERNÁNDEZ, J. A.; ROLDÁN, A. Involvement of antioxidant enzyme and nitrate reductase activities during water stress and recovery of mycorrhizal *Myrtus communis* and *Phillyrea angustifolia* plants. **Plant Science**, v. 169, p. 191–197, 2005.
- CHINTHIYA, A.; BHAVYASREE, R.K. Domestication in Plants: A Key to Unexplored Variability. **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**, Tamilnadu, IN, v. 8, n. 01, p. 133-138, 2019.
- CIMMYT. **Cultivar de trigo BR 18- Terena**. Passo Fundo- RS, Embrapa. 5p. 1986.
- CLARKE, D. **Assessing the impacts of drought on UK wheat production**, 2017. 131f. MSc by Research in Water Science – Cranfield Water Science Institute (CWSI). 2017.
- COLLE, C. A. **A cadeia produtiva do trigo no Brasil: contribuição para a geração de emprego e renda**. 1998. 133 p. Dissertação (Mestrado em Engenharia de Produção) – Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 1998.
- CONAB. **Companhia Nacional de Abastecimento**. Trigo - Análise Mensal - Junho-2021. Documento online. Disponível em: <<https://www.conab.gov.br/info-agro/analises-do-mercado-agropecuario-e-extrativista/analises-do-mercado/historico-mensal-de-trigo>> Acesso em: 30 de julho de 2021.
- CONDÉ, A. B. T.; COELHO, M. A. O.; YAMANAKA, C. H.; CORTE, H. R. Adaptabilidade e estabilidade de genótipos de trigo sob cultivo de sequeiro em Minas Gerais. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, Goiânia, n. 40, p. 45-52, 2010.
- CRUZ DE CARVALHO, M. H. Drought stress and reactive oxygen species. Production, scavenging and signaling. **Plant Signal Behavior**, v. 3, p. 156-165, 2008.
- CUNHA, G.R **Trigo no Brasil: História e Tecnologia de Produção**. Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 208 p. 2001. ISSN: 1516-55-82.

DAS, K.; ROYCHOUDHURY, A. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. **Frontiers in Environmental Science**, v. 2, p. 53, 2014.

DATTA, K.; BAISAKH, N.; GANGULY, M.; KRISHNAN, S.; YAMAGUCHI SHINOZAKI, K.; DATTA, S. K. Over expression of Arabidopsis and rice stress genes' inducible transcription factor confers drought and salinity tolerance to rice. **Plant Biotechnology Journal**, v. 10, p. 579–586, 2012.

DAS, K.; ROYCHOUDHURY, A. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. **Frontiers in Environmental Science**, v. 2, 53, 2014.

DE VITA, P.; MASTRANGELO, A. M.; MATTEU, L.; MAZZUCOTELLI, E.; VIRZÌ, N.; PALUMBO, M.; LO STORTO, M.; RIZZA, F.; CATTIVELLI, L. Genetic improvement effects on yield stability in durum wheat genotypes grown in Italy. **Field Crops Research**, n. 119, p. 68-77, 2010.

DHANDA, S. S.; SETHI, G. S.; BEHL, R. K. Indices of drought tolerance in wheat genotypes at early stages of plant growth. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 190, p. 6-12, 2002.

DODIG, D.; ZORIĆ, M.; KANDIĆ, V.; PEROVIĆ, D.; ŠURLAN-MOMIROVIĆ, G. Comparison of responses to drought stress of 100 wheat accessions and landraces to identify opportunities for improving wheat drought resistance. **Plant Breeding**, v. 131, p. 369–379. 2012.

ELBAUM, R.; ZALTZMAN, L.; BURGERT, I.; FRATZL, P. The role of wheat awns in the seed dispersal unit. **Science**, vol. 316, p. 884-886, 2007.

Ele, D.; Wang, J.; Pan, Z.; Dai, T.; Wang, E.; Zhang, J. Changes in potential wheat yield and drought severity in southwest China. **Theoretical and Applied Climatology**. v. 130, p. 477-486, 2016.

ENGELS, C.; FUGANTI-PAGLIARINI, R.; MARIN, S.R. R.; MARCELINO-GUIMARÃES, F. C.; OLIVEIRA, M. C. N.; KANAMORI, N.; et al. Introduction of the rd29A:At DREB2A CA gene in to soy bean (*Glycinemax* L. Merrill) and its molecular characterization in the leaves and roots during dehydration. **Genetic and Molecular Biology**, v. 36, p. 556–56, 2013.

FARIAS, A. R.; MINGOTI, R.; HOLLER, W. A.; SPADOTTO, C. A.; LOVISI FILHO, E.; MORI, C. DE; CUNHA, G. R. DA; DOSSA, A. A.; FERNANDES, J. M. C.; SILVA, M. S. **Potencial de produção de trigo no Brasil a partir de diferentes cenários de expansão da área de cultivo**. Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento. Passo Fundo: Embrapa Trigo, n. 85; v. 5, 40 p. 2016.

FUJITA, Y.; FUJITA, M.; SHINOZAKI, K.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K. ABA-mediated transcriptional regulation in response to osmotic stress in plants. **Journal of Plant Research**, v. 124, p. 509-525, 2011.

- GILL, S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 48, p. 909-930, 2010.
- GIROTTI, L.; ALVES, J. D.; DEUNER, S.; ALBUQUERQUE, A. C. S.; TOMAZONI, A. P. Tolerância à seca de genótipos de trigo utilizando agentes indutores de estresse no processo de seleção. **Revista Ceres**, v. 59, n. 2, p. 192-199, 2012.
- GONG, H.; CHEN, K.; The regulatory role of silicon on water relations, photosynthetic gas exchange, and carboxylation activities of wheat leaves in field drought conditions. **Acta Physiol Plant**, v. 34, p. 1589-1594, 2012.
- GOU, W.; TIAN, L.; RUAN, Z.; ZHENG, P.; CHEN, F.; ZHANG, L.; CUI, Z.; ZHENG, P.; LI, ZHENG.; GAO, M.; SHI, W.; ZHANG, L.; LIU, J.; HU, J. Accumulation of choline and glycinebetaine and drought stress tolerance induced in maize (*Zea mays*) by three plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) strains. **Pakistan Journal of Botany**, v. 47, p. 581-586, 2015.
- GUO, Q.; WANG, Y.; ZHANG, H.; QU, G.; WANG, T.; SUN, Q.; LIANG, D. Alleviation of adverse effects of drought stress on wheat seed germination using atmospheric dielectric barrier discharge plasma treatment. **Scientific reports**, v.7, n.1, p. 1-14, 2017.
- HAFEZ, E. M.; GHARIB, H. S. Effect of exogenous application of ascorbic acid on physiological and biochemical characteristics of wheat under water stress. **International Journal of Plant Production**, v. 10, p. 579–59, 2016.
- HAMMAD, S.; ALI, O. Physiological and biochemical studies on drought tolerance of wheat plants by application of amino acids and yeast extract. **Annals of Agricultural Sciences**, v. 59, n. 1, p. 133–145, 2014.
- HOELL, A.; PERLWITZ, J.; EISCHEID, J. **The causes, predictability, and historical context of the 2017 U.S. northern great plains drought**. Drought Assessment report. 25p 2019.
- HSIEH, T. H.; LEE, J. T.; CHARNG, Y. Y.; CHAN, M. T. Tomato plants ectopically expressing Arabidopsis CBF1 show enhanced resistance to water deficit stress. **Plant Physiol**, v. 130, p. 618–626, 2002.
- HUSEYNOVA, I. M.; RUSTAMOVA, S. M.; SULEYMANOV, S. Y.; ALIYEVA, D. R.; MAMMADOV, A. C.; ALIYEV, J. A. Drought-induced changes in photosynthetic apparatus and antioxidant components of wheat (*Triticum durum* Desf.) varieties. **Photosynthesis Research**, v. 130, p. 215–223, 2016.
- IQBAL, S. **Physiology of wheat (*Triticum aestivum* L.) accessions and the role of phytohormones under water stress**. PhD thesis, Faculty of Biological Sciences, Quaid-i-azam Univ, Islamabad, 230p., 2009.

ITO, Y.; KATSURA, K.; MARUYAMA, K.; TAJI, T.; KOBAYASHI, M.; SEKI, M.; SHINOZAKI, K.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K. Functional analysis of rice DREB1/CBF-type transcription factors involved in cold-responsive gene expression in transgenic rice. **Plant Cell Physiology**, v. 47, p. 141–153, 2006.

IWAKI, T.; GUO, L.; RYALS, J. A.; YASUDA, S.; SHIMAZAKI, T.; KIKUCHI, A.; WATANABE, K.N.; KASUGA, M.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K.; OGAWA, T.; OHTAL, D. Metabolic profiling of transgenic potato tubers expressing Arabidopsis dehydration response element-binding protein 1A (DREB1A). **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v. 61, p. 893–900, 2013.

JACOBSEN, L. A. Um pouco de história e de política de trigo. In: CUNHA, G. R. (Org.). **Trigo 500 anos**. Passo Fundo: Embrapa Trigo, p. 33-39, 1999.

KANTAR, M.; LUCAS, S. J.; BUDAK, H. Drought stress:molecular genetics and genomics approaches. **Advances in Botanical Research**, v. 57, p. 445–493, 2011.

KASUGA, K.; LIU, Q.; MIURA, S.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K.; SHINOZAKI, K. Improving plant drought, salt and freezing tolerance by gene transfer of a single stressinducible transcription factor. **Nature Biotechnology**, v. 17, p. 287-291, 1999.

KASUGA, M.; MIURA, S.; SHINOZAKI, K.; ANDYAMAGUCHI-SHINOZAKI, K. A combination of the Arabidopsis DREB1A gene and stress-inducible rd29A promoter improved drought-and low-temperatur estress tolerance in tobacco by gene transfer. **PlantCellPhysiol**, v. 45, p. 346–350, 2004.

KHAKWANI, A. A.; DENNETT, M.; MUNIR, M.; ABID, M. Growth and yield response of wheat varieties to water stress at booting and anthesis stages of development. **Pakistan Journal of Botany**, v. 44, p. 879–886. 2012.

KIM, D.; DOYLE, M.R.; SUNG, S.; AMASINO, R.M. Vernalization: Winter and the Timing of Flowering in Plants. **Anual Review of Cell and Developmental Biology**. v. 25, p. 277-299, 2009.

KOCH, Felipe. **Crescimento, composição química e desempenho fisiológico de sementes de trigo submetido a regulador de crescimento**. 2015. 57f. Dissertação (Mestrado em Ciências) – Programa de Pós-Graduação em Ciência e Tecnologia de Sementes, Universidade Federal de Pelotas. 2015.

KRAMER, P. J.; BOYER, J. S. **Water relations of plants and soils**. Academic Press, San Diego. 1995.

LARCHER, W. **Ecologia vegetal**. São Carlos: Rima Artes e Textos, 531p, 2000.

LI, F.; WU, X.; TSANG, E.; CUTLER, AJ Transcriptional profile of embedded *Brassica napus* seeds. **Genomics**, v. 86, n. 6, p. 718-730, 2005.

LINCHTENTHALER, H. K. Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants. **Journal of Plant Physiology**, v.148, p. 4-14, 1996.

LIU, B.; MARTRE, P.; EWERT, F.; PORTER, J. R.; CHALLINOR, A. J.; MÜLLER, C.; RUANE, A. C.; WAHA K.; THORBURN, P. J.; AGGARWAL, P. K.; AHMED, M.;

BALKOVIČ, J.; BASSO, B.; BIERNATH, C.; BINDI, M.; CAMMARANO, D.; SANCTIS, D.; DUMONT, B.; ESPADAFOR, M.; REZAEI, E.E.; FERRISE, R.; MARGARITA GARCIA-VILA, M.; GAYLER, S.; GAO, Y.; HORAN, H.; HOOGENBOOM, G.; ROBERTO C. IZAURRALDE, R.C.; JONES, C.D.; ELAY T.; KASSIE, B.T.; KERSEBAUM, K.C.; KLEIN, C.; KOEHLER, A.; MAIORANO, A.; MINOLI, S.; MARTIN, M.M.S.; KUMAR, S.N.; NENDEL, C.; O'LEARY, G.J.; PALOSUO, T.; PRIESACK, E.; RIPOCHE, D.; REIMUND P. RÖTTER, R.P.; MIKHAIL A. SEMENOV, M.A.; STÖCKLE, C.; STRECK, T.; SUPIT, I.; TAO, F.; VELDE, M.V.D.; WALLACH, D.; WANG, E.; WEBBER, H.; WOLF, J.; XIAO, L.; ZHANG, Z.; ZHAO, Z.; ZHU Y. Global wheat production at 1.5 and 2.0 ° C above pre-industrial warming. **Global change biology**, v. 25, n. 4, p. 1428-1444, 2019.

LUCAS, S.; DURMAZ, E.; AKPNAR, B. A.; BUDAK, H. The drought response displayed by a DRE-binding protein from *Triticum dicoccoides*. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 49, n. 3, p. 346–351, 2011.

MAPA. **Projeções do agronegócio - Brasil 2016/2017 a 2026/2027**. MAPA, Brasília, 105p, 2017.

MARCIŃSKA, I.; MYSZA, I. C.; SKRZYPEK, E.; FILEK, M.; GRZESIAK, S.; GRZESIAK, M. T.; JANOWIAK, F.; HURA, T.; DZIURKA, M.; DZIURKA, K.; NOWAKOWSKA, A.; QUARRIE, S.A. Impact of osmotic stress on physiological and biochemical characteristics in drought-susceptible and drought-resistant genotypes, **Acta Physiol Plant**, v. 35, p. 451-461, 2013.

MEGA, R.; ABE, F.; KIM, J.; TSUBOI, Y.; TANAKA, K.; KOBAYASHI, H.; SAKATA, Y.; HANADA, K.; TSUJIMOTO, H.; KIKUCHI, J.; CUTLER, S. R.; OKAMOTO, M. Tuning water-use efficiency and drought tolerance in wheat using abscisic acid receptors. **Nature plants**, v. 5, p. 153-159, 2019.

MENEZES, N. L. A conquista do ambiente terrestre pelas plantas. In: SANTOS, D. Y. A.C.; CHOW, F.; FURLAN, C. M. **A Botânica no Cotidiano**. São Paulo, 2008. p. 1-7.

MICHEL, B. E.; KAUFMANN, M. R. The osmotic potential of polyethylene glycol 6000. **Plant Physiology**, v. 51, n. 5, p. 914 -916, 1973.

NAÇÕES UNIDAS. **Conferência das Partes: ADOÇÃO DO ACORDO PARIS**. 2016. Disponível em: <<https://nacoesunidas.org/wpcontent/uploads/2016/04/Acordo-de-Paris.pdf>>. Acessado em: 30 de março de 2020.

NAÇÕES UNIDAS. **Perspectivas da população mundial: A revisão de 2015, metodologia das estimativas e projeções da população das Nações Unidas**. Documento de trabalho no ESA / P / WP.242, 38p., 2015.

NAKASHIMA, K., YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K., & SHINOZAKI, K. The transcriptional regulatory network in the drought response and its crosstalk in abiotic stress responses including drought, cold, and heat. **Frontiers in Plant Science**, v. 5, p. 170, 2014.

NARUSAKA, Y.; NAKASHIMA, K.; SHINWARI, Z. K.; SAKUMA, Y.; FURIHATA, T.; ABE, H. Interaction between two cis-acting elements, ABRE and DRE, in ABA-dependent expression of Arabidopsis rd29A gene in response to dehydration and high-salinity stresses. **The Plant Journal**, v. 3, p. 137-148, 2003.

NEVO, E.; CHEN, G. Drought and salt tolerances in wild relatives for wheat and barley improvement. **Plant, Cell & Environment**, v. 33, p. 670–685. 2010.

NIO, S. A.; CAWTHRAY, G. R.; WADE, L. J.; COLMER, T. D. Pattern of solutes accumulated during leaf osmotic adjustment as related to duration of water deficit for wheat at the reproductive stage. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 49, n. 10, pp. 26–1137, 2011.

NISA, W.; NISA, V.; NAGOO, S. A.; DAR, Z. A. Drought tolerance mechanism in wheat: A Reiew. **The Pharma Innovation jornal**, v. 8, n. 2, p. 714-724, 2019.

NOCTOR, G.; FOYER, C. H. Ascorbate and glutathione: Keeping active oxygen under control. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 49, p. 249-79, 1998.

OH, S. J.; SONG, S. I.; KIM, Y. S.; JANG, H. J.; KIM, S. Y.; KIM, M.; KIM, Y.; NAHM B.H; KIM, J. Arabidopsis CBF3/DREB1A and ABF3 in transgenic rice increased tolerance to abiotic stress without stunting growth. **Plant Physiology**, v. 138, p. 341–351. 2005.

PAVIA, I.; ROCHA, L.; PEREIRA, J. M.; BRITO, J. L.; CORREIA, C. Screening for drought resistance during germination of modern and old Iberian wheat cultivars. **Acta Botanica Croatica**, v. 78, n. 2, p. 169-174, 2019.

PAVIA, I.; ROCHA, L.; PEREIRA, J. M.; BRITO, J. L.; CORREIA, C. Screening for drought resistance during germination of modern and old Iberian wheat cultivars. **Acta Botanica Croatica**, v. 78, n. 2, p. 169-174, 2019.

PEI, Z. F.; MING, D.F.; LIU, D.; WAN, G. L.; GENG, X. X.; GONG, H.J.; et al. Silicon improves the tolerance to water-deficit stress induced by polyethylene glycol in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings. **J Plant Growth Regul**, v. 29, p. 106-115, 2010.

PELEG, Z.; FAHIMA, T.; KOROL, A. B.; ABBO, S.; SARANGA, Y. Análise genética da domesticação e evolução do trigo sob domesticação. **Journal of Experimental Botany**, v. 62, p. 5051–5061, 2011.

PELLEGRINESCHI, A.; REYNOLDS, M.; PACHECO, M.; BRITO, R. M.; ALMERAYA, R.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K.; HOISINGTON, D. Stress-induced expression in wheat of the *Arabidopsis thaliana* DREB1A gene delays water stress symptoms under greenhouse conditions. **Genome**, v. 47, p. 493–500, 2004.

PEQUENO, D.N.L.; HERNÁNDEZ-OCHOA, I.M.; REYNOLDS, M.; SONDER, K.; MOLEROMILAN, A.; ROBERTSON, R.D.; LOPES, M.S.; XIONG, W.; KROPFF, M.; ASSENG, S. Climate impact and adaptation to heat and drought

stress of regional and global wheat production. **Environmental Research Letters**, v. 16, n. 5, p. 054070, 2021.

PEREIRA J. F.; CUNHA G. R.; MORESCO E. R. Improved drought tolerance in wheat is required to unlock the production potential of the Brazilian Cerrado. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 19: 217-225, 2019.

PIANA, C. F. B.; CARVALHO, F. I. F. Trigo: A cultura que deu suporte à civilização. In: BARBIERI, R. L.; STUMPF, E. R. T. **Origem e evolução de plantas cultivadas**. Brasília, DF: Embrapa, 909 p., 2008.

PRESTON, G. M.; CARROLL, T. P.; GUGGINO, W. B.; AGRE, P. Appearance of water channels in xenopus oocytes red cell chip 28 protein. **Science**, v. 256, p. 385–387, 1992.

RAUSCHKOLB, J. C. **Estimação dos parâmetros da equação de Mark-Houwink de polietilenoglicol empregando massa molecular e viscosidade intrínseca em diferentes temperaturas**. 2018. 71f. Dissertação (Mestrado em Engenharia de Alimentos) – Programa de Pós-graduação em Engenharia de Alimentos, Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões. 2018.

REUNIÃO DA COMISSÃO BRASILEIRA DE PESQUISA DE TRIGO E TRITICALE. **Informações técnicas para trigo e triticale - safra 2019**. Brasília- DF, Embrapa, 240p, 2018.

SAINT PIERRE, C.; CROSSA, J. L.; BONNETT, D.; YAMAGUCHI- HINOZAKI, K.; ANDREYNOLDS, M. P. Phenotyping transgenic wheat for drought resistance. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, p. 1799–1808, 2012.

SAKUMA, Y.; MARUYAMA, K.; OSAKABE, Y.; QIN, F.; SEKI, M.; SHINOZAKI, K. Functional analysis of an Arabidopsis transcription factor, DREB2A, involved in drought-responsive gene expression. **The Plant Cell**, V. 18, p. 1292-1309, 2006.

SAKUMA, Y.; MARUYAMA, K.; QIN, F.; OSAKABE, Y.; SHINOZAKI, K.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K. Dual function of an Arabidopsis transcription factor DREB2A in water-stress-responsive and heat-stress-responsive gene expression. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 103, p. 18822-18827, 2006.

SCHEEREN, P. L.; CAIERÃO, E.; SILVA, M. S.; NASCIMENTO, A. J.; CAETANO, V. R.; BASSOI, M. C.; BRUNETTA, D.; ALBRECHT, J.C.; QUADROS, W. J.; SOUSA, P. G.; TRINDADE, M. G.; SOBRINHO, J. S.; WIETHÖLTER, S.; CUNHA, G. R. Challenges to wheat production in Brazil. In: Reynolds M. P.; PIETRAGALLA, J.; BRAUN, H. J. **International symposium on wheat yield potential: challenges to international wheat breeding**. CIMMYT, Mexico, p. 167-170, 2008.

SCHEEREN, P. L.; CAIERÃO, E.; SÓ E SILVA, M.; BONOW, S. Melhoramento de trigo no Brasil. In: PIRES, J. L. F.; VARGAS, L.; CUNHA, G. R. (Ed.). **Trigo no Brasil: bases para produção competitiva e sustentável**. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2011. Cap. 17, p. 427-452.

SCHEEREN, P. L.; CASTRO, R. L.; CAIERÃO, E. Botânica, morfologia e descrição fenotípica. In: BORÉM, A.; SCHEEREN, P. L. **Trigo: do plantio à colheita**. Viçosa: Editora UFV, 2015. p. 35-55.

SENAPATI, N.; STRATONOVITCH, P.; PAUL, M. J.; SEMENOV, M. A. Drought tolerance during reproductive development is important for increasing wheat yield potential under climate change in Europe. **Journal of Experimental Botany**, v. 70, n. 9, p. 2549-2560, 2019.

SHAO, H. B.; LIANG, Z. S.; SHAO, M. A. Investigation on dynamic changes of photosynthetic characteristics of 10 wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes during two vegetative growth stages at water deficit. **Colloids and Surfaces B: Bio-interfaces**, v. 43, n. 3, p. 221-227, 2005.

SHIFERAW, B.; SMALE, M.; BRAUN, HJ.; DUVEILLER, E.; REYNOLDS, M.; MURICHO, G. **Crops that feed the world 10**. Past successes and future challenges to the role played by wheat in global food security. *Food Secur.* V. 5, p. 291-317, 2013.

SINGH, D., & LAXMI, A. Transcriptional regulation of drought response: A tortuous network of transcriptional factors. **Frontiers in Plant Science**, v. 6, p. 895, 2015.

SOOMRO, A. R.; CHACHAR, Q. D.; CHACHAR, B. D.; SOOMRO, G. A.; CHACHAR, S. D. Screening of bread wheat genotypes for grought tolerance. **Pakistan journal of agriculture agricultural engineering and veterinary sciences**, v. 5, n. 1, p. 7-12, 2019.

STEINER, F.; ZUFFO, A. M.; ZOZ, T.; ZOZ, A.; ZOZ, J. Drought tolerance of wheat and black oat crops at early stages of seedling growth. **Revista de Ciências Agrárias**, v. 40, n. 3, p. 576-586, 2017.

STOILOVA, L. S.; DEMIREVSKA, K.; PETROVA, T.; TSENOV, N.; FELLER, U. Antioxidative protection and proteolytic activity in tolerant and sensitive wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties subjected to long-term field drought. **Plant Growth Regulation**, v. 58, p. 107-117, 2009.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. Porto Alegre: Artmed, 3. ed., 720p., 2004.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I. M.; MURPHY, A. Biologia dos estômatos. In: TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I. M.; MURPHY, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. Porto Alegre: Artmed, 6. ed. p. 269 – 283. 2017.

TALAAT, N. B. Abiotic stresses-induced physiological alteration in wheat. IN: HASANUZZAMAN, M.; NAHAR, K.; HOSSAIN, M. A. **Wheat production in changing environments**. Springer-Singapura. p. 129-138. 2019.

TEJEDA, L. H. C.; VIANA, V. E.; MALTZAHN L. E.; BUSANELLO, C.; BARROS, L. M.; MAIA, L. C.; OLIVEIRA, A. C.; PEGORARO, C. Abiotic stress and self-

destruction: ZmATG8 and ZmATG12 gene transcription and osmotic stress responses in maize. **Biotechnology research & innovation**, v. 3, p. 1-9, 2019.

THUROW, L. B. **Comparação e seleção de populações de trigo: componentes de rendimento, qualidade industrial e resistência à giberela**. 2019. 169f. Tese (Doutorado em Ciências) – Programa de Pós-graduação em Agronomia, Universidade Federal de Pelotas. 2019.

TODAKA, D.; TAKAHASHI, F.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K.; SHINOZAKI, K. ABA-responsive gene expression in response to drought stress: cellular regulation and long-distance signaling. **Advances in botanical research**, v. 92, 2019.

VAFA, P.; NASERI, R.; MORADI, M. The effect of drought stress on grain yield, yield components and protein content of durum wheat cultivars in Ilam province, Iran. **International Journal of Agricultural and Biosystems Engineering**, v. 8, n. 6, 2014.

VAN RENSBURG, L. **Adaptive significance of photosynthetic and metabolic regulation in *Nicotina tabacum* L. plants during drought stress**. Tese (Doutorado), Potchefstroom University for Christian Higher Education, Potchefstroom, South Africa. 1994.

VARTANIAN, N.; MARCOTTE, L.; CIRAUDAT, J. Drought Rhizogenesis in *Arabidopsis thaliana* (Differential Responses of Hormonal Mutants). **Plant Physiol**, v. 104, p. 761-767, 1994.

VASEVA, I. I.; GRIGOROVA, B. S.; SIMOVA-STOILOVA, L. P.; DEMIREVSKA, K. N.; FELLER, U. Abscisic acid and late embryogenesis abundant protein profile changes in winter wheat under progressive drought stress. **Plant Biology**, v. 12, n. 5, p. 698–707, 2010.

VENSKE, E.; DOS SANTOS, R. S.; BUSANELLO, C.; GUSTAFSON, P.; OLIVEIRA A. C. Bread wheat: a role model for plant domestication and breeding. **Hereditas**, v. 156, n. 16, 2019.

WEIGAND, C. **Wheat import projections towards 2050**. US Wheat Associates, Arlington, 13p, 2011.

WILLEKENS, H.; CHAMNONGPOL, S.; DAVEY, M.; SCHRAUDNER, M.; LANGEBARTELS, C.; VAN MONTAGU, M.; INZÉ, D.; VAN CAMP, W. Catalase is a sink for H₂O₂ and is indispensable for stress defense in C3 plants. **The Embo Journal**, v. 10, p. 1723- 1732, 1997.

WU, L.; FENG, L.; LI, Y.; WANG, J.; WU, L. A yield-related agricultural drought index reveals spatio-temporal characteristics of droughts in southwestern China. **Sustainability**, v. 11, n. 3, p. 714, 2019.

YOSHIDA, T.; MOGAMI, J.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K. ABA-dependent and ABA-independent signaling in response to osmotic stress in plants. **Curren Opinion in Plant Biology**, v. 21, p. 133-139, 2014.

CAPÍTULO I – Caracterização de genótipos de trigo quanto à resposta a seca em estádios iniciais de desenvolvimento

1. INTRODUÇÃO

O trigo (*Triticum aestivum* L.) é um alimento básico desde, pelo menos, 8.000 anos e continua sendo uma das culturas alimentares mais importantes em termos de área colhida, valor comercial, fonte de energia e nutrição (DUDZIAK et al. 2019; YADAV et al. 2019). O Brasil é um dos maiores importadores de trigo do mundo, importando cerca de 6 milhões de ton por ano, o que representa um impacto significativo na balança comercial. Esse impacto pode ser reduzido com o aumento da produtividade e da expansão da área de cultivo para diferentes regiões do país (PEREIRA et al. 2019).

No Brasil, devido às diferentes propriedades climáticas e geográficas, foram delineadas quatro regiões de cultivo de trigo (SCHEEREN et al. 2008). Rio Grande do Sul, Santa Catarina e Paraná, representam mais de 90% da produção de trigo e pertencem principalmente à região 1 (úmida e fria) e à região 2 (úmida e moderadamente fria). As outras duas regiões de cultivo ocorrem no bioma Cerrado, com condições climáticas quente e moderadamente seca (região 3) ou quente e seca (região 4) e, nessas regiões, o trigo pode ser cultivado em condições irrigadas ou de sequeiro. Considerando que a irrigação leva ao aumento nos custos de produção e depende da disponibilidade e uso da água, o cultivo de trigo de sequeiro é a alternativa mais promissora para o cultivo do grão no Cerrado (PEREIRA et al. 2019). No entanto, nesta região há uma distribuição irregular de chuva e calor, com períodos de seca, que podem impactar negativamente a cultura (SCHEEREN et al. 2008).

A seca é uma das tensões ambientais mais importantes e pode reduzir a produção de trigo em 50 a 90% (ABBASI et al. 2015; WANG et al. 2019). Sabe-se que o rendimento de qualquer cultura depende do desempenho das plantas durante o ciclo, sendo uma das fases mais críticas a germinação e o estabelecimento de plântulas (TIAN et al. 2014). Da mesma forma, a germinação e o estabelecimento de plântulas na maioria das culturas são as fases mais sensíveis aos estresses abióticos, particularmente a seca (YADAV et al. 2011). Foi demonstrado que a seca atrasa a germinação e pode induzir mudanças significativas na fisiologia e bioquímica das plântulas (BATEMAN et al. 2016). No estágio reprodutivo, a seca também afeta o

desenvolvimento e a produtividade devido à redução no número de grãos (SENAPATI et al. 2019).

A identificação e/ou desenvolvimento de genótipos tolerantes a ambientes secos é essencial para possibilitar a expansão de novas áreas de cultivo no Brasil. A seleção de um germoplasma potencial é a primeira etapa de um programa de melhoramento. Em seguida, deve-se decidir se o germoplasma será avaliado em um estágio específico ou em múltiplos estágios de desenvolvimento, com base no clima e no objetivo do estudo. Após identificar/selecionar um grupo de genótipos tolerantes, é iniciado o processo de melhoramento fazendo cruzamentos direcionados, usando os genótipos tolerantes selecionados como genitores (SALLAM et al. 2019). Os pesquisadores vêm aplicando diferentes métodos para rastrear genótipos (MWADZINGENI et al. 2016). No entanto, as condições de seca não são facilmente controladas no campo e a avaliação da resposta das plantas no estágio inicial é geralmente realizada com polietilenoglicol (PEG), um composto capaz de alterar o potencial hídrico do meio (MICKKY e ALDESUQUY, 2017).

Assim, este estudo teve como objetivo caracterizar a resposta de diferentes genótipos de trigo em condição de seca induzida com PEG durante a fase de germinação e estabelecimento de plântulas.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Uma coleção de 104 genótipos de trigo (Tabela 1) foi analisada neste estudo. A fim de caracterizar a resposta desses genótipos em condições de seca durante a germinação e no estágio inicial de desenvolvimento, foi conduzido um experimento utilizando polietilenoglicol (PEG) 6000.

Tabela 1. Coleção de trigo avaliada para caracteres morfológicos sob estresse ocasionado por seca nos estádios iniciais de desenvolvimento.

Genótipo	Ano	Origem	Genótipo	Ano	Origem
Campeiro	2009	OR Sementes Biotrigo Genética	IPR 118	2004	IAPAR
Marfim	2007		IPR 128	2006	
Mirante	2008		IPR 130	2007	
Quartzo	2007		IPR 136	2007	
Safira	2004		IPR Taquari TM	2014	
Supera	2004		IPR Panaty	2016	
Valente	2004		IPR Potyporã	2016	
Jadeíte 11	2012		Fundacep 40	2002	
TBIO Bandeirante	2012	Fundacep 52	2005	CCGL Tec (Bayer)	
TBIO Iguaçu	2012	Fundacep 300	2009		
TBIO Itaipu	2012	Fundacep Bravo	2010		
TBIO Mestre	2012	Fundacep Campo Real	2009		
TBIO Pioneiro 2010	2010	Fundacep Cristalino	2006		
TBIO Sintonia	2013	Fundacep Horizonte	2009		
TBIO Sinuelo	2012	Fundacep Nova Era	2004		
TBIO Sossego	2015	Fundacep Raízes	2006		
TBIO Toruk	2014	TEC Frontale	2012		
Celebra	2014	TEC Veloce	2012		
Estrela Átria	2013	TEC Vigore	2012		
FPS Nitron	2011	TEC 10	2013		
Inova	2016	CD 104	1999	Coodetec (DowDupont - Corteva)	
TBIO Audaz	2017	CD 107	2002		
TBIO Sonic	2017	CD 110	2003		
TBIO Noble	2013	CD 115	2005		
TBIO Alpaca	2012	CD 118	2008		
FPS Amplitude	2017	CD 119	2009		
FPS Certero	2016	CD 120	2009		
TBIO Energia I	2015	CD 124	2012		
TBIO Alvorada	2012	CD 150	2009		
Topázio	2011	CD 151	2012		
Vanguarda	2008	CD 1104	2014		
Vaqueano	2008	CD 1550	2012		
Alcover	2000	CD 1805	2014		
Granito	1999	Ocepar 13-Acauã	1985	Tamona Agropecuária	
Turquesa	2011	Ocepar 16	1989		
ORS Vintecinco	2013	Ocepar 17	1989		
ORS 1401	2014	Tucano	1980		
ORS 1402	2014	CD 1705	2016		
ORS 1403	2014	RBO 2P1 Precoce	-		
ORS 1405	2014	BRS 177	1999		
ORS Citrino	2017	BRS 194	2000		
ORS Madre Pérola	2017	BRS 296	2009		
Berilo	2011	BRS 327	2010	Embrapa Trigo	
Rubi	1998	BRS 331	2002		
LG Oro	2014	BRS Guamirim	2005		
LG Supra	2015	BRS Parrudo	2012	Embrapa Soja	
LG Fortaleza	2017	BRS 220	2003		
LG WZ1	-	BRS 248	2005		
IAPAR 78	1996	BRS Tangará	2007	E. E. de Bagé	
IPR 110	2003	Frontana	1940		

As sementes de cada genótipo foram desinfetadas com solução de hipoclorito de sódio (2,0 %) e depois lavadas com água estéril. As sementes foram depositadas em papel de germinação (Germitest®) embebido em água e com solução de PEG-6000 em potencial osmótico de - 0,5 MPa (2,5x o peso do papel), simulando as condições de controle e estresse por déficit hídrico, respectivamente. Os rolos foram mantidos em câmara de germinação a 20 °C com fotoperíodo de 12 horas de luz por oito dias. O experimento foi conduzido em delineamento de blocos ao acaso, com três repetições de 50 plântulas.

Para caracterizar os genótipos de trigo quanto às respostas à seca, foram mensurados o número de raízes (NR), comprimento de parte aérea (CPA), comprimento de raiz (CR), massa seca de parte aérea (MSPA) e massa seca de raiz (MSR). CPA e CR foram avaliados com paquímetro (Starrett, ± 0,05mm de precisão). Após avaliação do NR, CPA e CR, a parte aérea e a raiz foram separadas e embaladas em sacos de papel e secas em estufa de ar forçado a 80 °C por 96 h e, posteriormente, as amostras foram pesadas em balança analítica (precisão de 0,001 g) para obtenção de MSPA e MSR.

Considerando as características intrínsecas de cada cultivar trigo, calculou-se o desempenho relativo (DR) seguindo a equação: DR da variável = (variável na seca / variável no controle) * 100.

Os resultados do DR foram submetidos à análise de variância (dados não mostrados) e ao teste Scott Knott ($P \leq 0,05$) para agrupamento das médias. Também foi realizada uma análise de correlação de Pearson ($P \leq 0,001$, $P \leq 0,05$) entre as variáveis. Posteriormente, a matriz da distância genética foi calculada com base na distância Euclidiana, e os resultados foram convertidos em *heat map* para facilitar a visualização da distância entre os acessos. Para o agrupamento, utilizou-se a matriz de distância e aplicou-se o método UPGMA (do inglês *Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean*). Para delimitar o número de grupos, o ponto de corte foi calculado seguindo Mojena (1977), no qual o ponto de corte = média + k (1,25) * DP. Também foi realizada uma análise de componentes principais e o número de componentes foi determinado pela proporção da variação explicada, e para determinar o número de grupos foram utilizados o algoritmo K-means e o critério Elbow. Todas as análises foram realizadas nos softwares Orange 3.18 (DEMSAR et al. 2013) e Genes (CRUZ, 2013).

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

No Brasil, novas áreas foram exploradas para o cultivo de trigo, como observado no Cerrado, que apresenta episódios frequentes de seca, exigindo estratégias sustentáveis para viabilizar o cultivo nessa região (PEREIRA et al. 2019). Por isso, nesse estudo foi caracterizado uma coleção de genótipos de trigo utilizados no Brasil com relação a tolerância à seca nos estádios de germinação e plântula, bem como a presença de variabilidade genética para essa característica. Para isso, os caracteres de raiz e parte aérea foram avaliados, pois são características-chave associadas à tolerância à seca em trigo (MWADZINGENI et al. 2016).

Os caracteres das raízes afetam a absorção de água e nutrientes e são importantes para manter a produtividade das culturas sob condições de estresse ocasionado por déficit hídrico. Apesar da importância das características radiculares na tolerância à seca, poucos programas de melhoramento levam em consideração essas características ao desenvolver variedades de trigo tolerantes à seca. Informações sobre a variabilidade genética do trigo para características radiculares são limitadas, e a exploração dessa variabilidade pode ajudar os programas de melhoramento do trigo no desenvolvimento de variedades com características radiculares desejadas para tolerância à seca (NARAYANAN et al. 2014).

Considerando o número de raízes (NR), os genótipos de trigo submetidos ao estresse por déficit hídrico foram agrupados em três classes. O grupo de genótipos que tiveram raízes menos afetadas pela seca teve um desempenho relativo (DR) variando de 83 a 109%; o grupo de genótipos com raízes moderadamente afetados pela seca apresentou um DR de 72-82% e no grupo mais impactado pela seca, o DR variou de 59-70% (Figura 9). É sabido que mudanças na arquitetura do sistema radicular, especialmente a proliferação de raízes de ordem superior, ajudam a curto prazo a adaptação ao déficit hídrico (MAHMOUDI et al. 2019). A captura de água ocorre na ponta das raízes, portanto, a produção de novas pontas através da proliferação de raízes pode ser mais importante para a captura de água e nutrientes do que o comprimento e a área superficial da raiz (COMAS et al. 2013).

Com relação ao comprimento da raiz (CR), as médias também foram agrupadas em três classes. Alguns genótipos apresentam melhor DR na seca do que na condição controle (112-150%), outros foram menos afetados ou não foram afetados nessa condição (80-100%). No entanto, um grupo de genótipos foi mais afetado, mostrando uma DR de 40-77% (Figura 9). Em um estudo analisando um

painel de 105 genótipos de trigo foi observado que todos os genótipos investigados foram afetados pelo estresse por déficit hídrico, reduzindo o CR (AHMED et al. 2019). Nesse sentido, genótipos brasileiros (Marfim, Mirante, Valente, FPS Nitron, CD 124, ORS Madre Pérola e Rubi) que foram capazes de manter o crescimento radicular sob condição de déficit hídrico podem ser utilizados em programas de melhoramento visando a tolerância a seca.

Em plântulas, mais de 95% da captação de água ocorre nas pontas das raízes por meio dos pêlos radiculares, com isso, o maior investimento no comprimento linear e na área superficial, visando maior exploração do solo, e o maior número de raízes de ordem superior, que resulta em mais pontas, são características comumente associados a fenótipos para evitar o estresse causado pela seca (COMAS et al. 2013).

	NR 60 110	CPA 5 45	CR 40 150	MSPA 8 80	MSR 40 240
Campeiro	88.4 a	32.5 b	98.6 b	39.2 c	123.9 d
Marfim	85.6 a	20.0 d	112.6 a	33.0 c	168.5 c
Mirante	82.6 b	31.4 c	124.6 a	40.1 c	143.4 c
Quartzo	90.9 a	28.2 c	71.1 c	40.1 c	102.5 e
Saifra	81.4 a	32.7 b	65.8 c	54.6 b	112.4 d
Supera	82.2 c	18.6 d	83.1 b	29.1 d	134.1 c
Valente	92.4 a	32.9 b	124.2 a	33.6 c	200.9 b
TBIO Alvorada	75.3 b	26.0 c	76.3 c	32.2 c	85.5 e
TBIO Bandeirante	86.9 a	17.2 d	50.4 c	20.9 d	58.9 f
TBIO Iguacu	89.0 a	34.3 b	83.3 b	47.6 b	107.1 d
TBIO Itaipu	82.4 b	28.8 c	85.1 b	26.7 d	154.1 c
TBIO Mestre	78.6 b	28.3 c	69.7 c	36.9 c	100.4 e
TBIO Pioneiro 2010	65.5 c	22.0 d	71.8 c	31.4 c	83.9 e
TBIO Sintonia	99.8 a	26.8 c	61.1 c	43.5 c	99.1 e
TBIO Sinuelo	72.8 b	28.7 c	80.8 b	43.9 c	83.6 e
TBIO Sossego	66.8 c	26.3 c	65.2 c	36.4 c	107.0 d
TBIO Toruk	83.3 a	26.8 c	94.8 b	39.7 c	128.8 d
Celebra	91.8 a	34.1 b	78.5 c	50.0 b	96.8 e
Estrela Átria	80.8 b	32.6 b	90.9 b	54.7 b	107.6 d
FPS Nitron	74.4 b	38.6 a	152.8 a	58.1 b	245.4 a
Inova	76.6 b	44.1 a	56.0 c	83.3 a	119.0 d
TBIO Audaz	91.9 a	28.4 c	52.6 c	43.4 c	95.5 e
TBIO Sonic	100.6 a	27.2 c	54.0 c	42.2 c	101.8 e
TBIO Noble	89.9 a	36.1 b	43.9 c	51.3 b	76.0 e
TBIO Alpaca	73.4 b	33.4 b	58.9 c	65.6 b	96.6 e
TBIO Energia I	81.4 b	13.1 e	47.1 c	11.8 d	57.6 f
Jadeite 11	69.5 c	30.1 c	60.8 c	28.8 d	73.9 e
Topázio	96.3 a	40.8 a	56.1 c	56.8 b	89.2 e
Pampeano	72.8 b	6.1 e	45.1 c	7.1 d	70.1 f
Vanguarda	66.7 c	22.8 d	56.2 c	23.9 d	38.8 f
Vaqueano	61.5 c	27.4 c	54.5 c	34.5 c	57.8 f
Alcover	79.6 b	11.8 e	51.1 c	23.9 d	85.7 e
Granito	76.5 b	34.6 b	57.7 c	47.4 b	69.4 f
Turquesa	84.2 a	30.4 c	73.4 c	42.3 c	81.7 e
FPS Amplitude	92.3 a	40.6 a	77.5 c	54.2 b	70.8 f
FPS Certero	73.2 b	25.6 c	41.6 c	41.0 c	52.9 f
LG Oro	80.2 b	14.8 e	42.1 c	21.7 d	59.3 f
LG Supra	59.7 c	11.3 e	40.1 c	17.9 d	38.3 f
LG Fortaleza	60.4 c	9.1 e	40.8 c	19.8 d	42.2 f
LG WZ1	79.5 b	19.2 d	56.3 c	25.5 d	68.7 f
IAPAR 78	78.6 b	25.9 c	86.0 c	28.4 d	93.1 e
IPR 110	85.3 a	20.8 d	42.3 c	32.6 c	49.2 f
IPR 118	100.6 a	22.8 d	82.0 b	41.8 c	136.3 c
IPR 128	84.4 a	18.1 d	49.4 c	28.1 d	60.8 f
IPR 130	83.0 a	14.0 e	69.8 c	20.3 d	48.2 f
IPR 136	98.8 a	19.3 d	48.8 c	32.7 c	65.4 f
IPR Taquari TM	96.1 a	25.9 c	54.3 c	30.1 d	56.6 f
IPR Panaty	90.0 a	27.4 c	68.4 c	35.2 c	60.8 f
IPR Potyporã	77.8 b	29.1 c	99.0 b	48.4 b	163.9 c
Fundacep 40	89.4 a	28.4 c	73.7 c	37.9 c	95.5 e
Fundacep 47	94.0 a	27.7 c	59.7 c	43.9 c	66.3 f
Fundacep 50	95.3 a	21.5 d	56.3 c	35.8 c	83.8 e
Fundacep 51	86.7 a	32.4 b	56.0 c	48.8 b	63.3 f
Fundacep 52	96.4 a	31.6 b	86.1 b	51.3 b	134.5 c
Fundacep 300	98.8 a	30.5 c	55.5 c	36.3 c	39.2 f
Fundacep Bravo	74.6 b	25.3 c	65.6 c	36.5 c	60.0 f
Fundacep Campo Real	75.7 b	35.4 b	71.0 c	70.0 a	78.9 e
Fundacep Cristalino	101.0 a	29.3 c	64.3 c	55.2 b	66.4 f
Fundacep Horizonte	80.7 b	24.6 c	56.1 c	44.4 c	54.2 f
Fundacep Nova Era	83.7 a	23.5 d	58.0 c	34.2 c	112.0 d
Fundacep Raízes	94.4 a	31.2 c	67.7 c	34.6 c	80.4 e
TEC Frontale	81.3 b	36.9 a	77.4 c	80.6 a	82.5 e
TEC Veloce	88.4 a	31.8 b	59.0 c	39.3 c	48.2 f
TEC Vagoe	85.8 a	24.0 d	67.2 c	17.9 d	49.7 f
TEC 10	72.4 b	28.7 c	67.2 c	28.8 d	55.4 f
CD 104	94.0 a	23.9 d	95.1 b	36.3 c	152.6 c
CD 107	92.9 a	20.8 d	94.9 b	37.8 c	158.7 c
CD 110	74.9 b	27.7 c	84.1 b	66.0 a	108.0 d
CD 115	95.2 a	22.3 d	54.0 c	37.8 c	75.2 e
CD 118	91.0 a	19.0 d	96.7 b	41.2 c	116.9 d
CD 119	79.0 b	39.5 a	83.5 b	72.4 a	116.6 d
CD 120	64.7 c	11.0 e	85.4 b	15.8 d	69.3 f
CD 124	81.4 b	11.3 e	134.0 a	13.2 d	95.1 e
CD 150	87.9 a	32.1 b	70.8 c	19.2 d	47.4 f
CD 151	77.8 b	16.5 d	58.6 c	46.9 b	56.2 f
CD 1104	94.7 a	27.6 c	64.3 c	43.2 c	95.7 e
CD 1550	86.0 a	27.6 c	72.5 c	46.2 b	67.9 f
CD 1805	80.7 b	27.5 c	55.2 c	25.2 d	45.1 f
Ocepar 13-Acauã	92.9 a	24.8 c	75.6 c	27.5 d	74.3 e
Ocepar 16	78.8 b	7.7 e	100.4 b	16.3 d	91.2 e
Ocepar 17	95.1 a	17.2 d	51.2 c	34.7 c	68.2 f
Tucano	93.6 a	23.8 d	53.1 c	46.9 b	93.9 e
CD 1705	84.5 a	38.2 a	84.0 b	68.8 a	140.9 c
RBO 2P1 Frecope	85.8 a	26.0 c	55.0 c	62.1 a	78.8 e
BRS 177	66.9 c	25.5 c	62.0 c	29.8 d	70.8 f
BRS 194	79.0 b	26.3 c	59.8 c	34.7 c	74.3 e
BRS 296	97.6 a	19.0 d	58.6 c	30.5 c	67.3 f
BRS 327	93.0 a	20.5 d	75.6 c	33.6 c	76.4 e
BRS 331	87.2 a	28.1 c	95.2 b	28.3 d	44.7 f
BRS Guamirim	72.2 b	26.7 c	89.1 b	33.8 c	67.3 f
BRS Parrudo	94.2 a	38.5 a	62.3 c	62.1 a	67.3 f
BRS 220	93.1 a	37.9 a	66.9 c	62.6 a	74.6 e
BRS 248	92.9 a	35.9 b	61.6 c	69.0 a	77.0 e
BRS Tangará	91.1 a	27.2 c	64.3 c	48.2 b	59.8 f
Frontana	109.0 a	25.9 c	66.4 c	38.4 c	74.0 e
ORS Vintecinco	72.2 b	28.6 c	67.3 c	47.1 b	56.2 f
ORS 1401	83.6 a	27.5 c	55.3 c	38.8 c	59.5 f
ORS 1402	73.9 b	32.4 b	70.7 c	47.7 b	54.1 f
ORS 1403	83.7 a	18.4 d	48.5 c	25.8 d	44.1 f
ORS 1405	79.3 b	32.0 b	60.9 c	37.6 c	51.1 f
ORS Citrino	70.3 c	20.2 d	61.2 c	26.9 d	50.0 f
ORS Madre Pérola	89.2 a	24.4 c	138.5 a	29.4 d	119.0 d
Berilo	65.6 c	22.4 d	69.4 c	33.4 c	83.0 e
Rubi	76.7 b	33.8 b	126.0 a	57.4 b	86.0 e

Figura 9. Agrupamento de médias do desempenho relativo de diferentes variáveis em 104 genótipos de trigo submetidos ao estresse por déficit hídrico (PEG-6000 -0,5MPa) utilizando o teste Scott Knott ($P \leq 0,05$). Os valores foram convertidos em *heat map* para facilitar a visualização. Número de raízes (NR), comprimento de parte aérea (CPA), comprimento de raiz (CR), massa seca de parte aérea (MSPA) e massa seca de raiz (MSR).

De modo interessante, para a massa seca das raízes (MSR), alguns genótipos apresentaram DR superior em condições de seca (245%; 200%; 134-163%; 107-128%), enquanto outros apresentaram poucos efeitos ou não foram afetados (74-102%), e um grupo foi mais impactado pela seca (38-70%) (Figura 9). Um mecanismo de resposta das plantas a estresses ambientais é o ajuste da alocação de biomassa. Com isso, estudar a plasticidade fenotípica na alocação de biomassa que abrange o sistema radicular em trigo tem sido proposto como um método para melhorar a resiliência à seca e o potencial de produção. O aprimoramento da alocação de biomassa para as raízes aumentará a tolerância à seca, aumentando a capacidade de extração de umidade, ao mesmo tempo em que promove a entrada de carbono do solo através da exsudação e renovação das raízes. No entanto, o melhoramento simultâneo para tolerância à seca e sequestro de C ainda não foi alcançado em programas de melhoramento (MATHEW et al. 2019).

Na coleção de trigo estudada, alguns genótipos mostraram comportamento promissor com relação aos caracteres radiculares sob seca simulada, como FPS Nitron, Valente, Marfim, ORS Madre Pérola, Mirante, CD104 e CD107. Esses genótipos apresentam potencial para serem utilizados em regiões com curtos episódios de seca durante a germinação e o estágio de plântula, e/ou podem ser explorados para uso em programas de melhoramento genético para o sistema radicular visando tolerância à seca.

O crescimento das plantas é drasticamente afetado pela seca, com impacto direto na parte aérea e na raiz, os principais componentes da adaptação a essa condição. As plantas geralmente limitam o número e a área de folhas em resposta ao estresse causado pela seca, para reduzir o gasto com água, não que pode ocasionar perda de rendimento. Por outro lado, o crescimento, a densidade, a proliferação e o tamanho das raízes são as principais respostas das plantas em resposta à seca (FAROOQ et al. 1999). De fato, quando os caracteres da parte aérea são considerados, foi observado um impacto negativo da seca no DR em todos os genótipos avaliados (Figura 9), diferente do observado nas raízes, como mostrado acima.

Para o comprimento da parte aérea (CPA), o DR dos genótipos foi agrupado em cinco classes. Os genótipos menos afetados pela seca apresentaram DR variando de 37 a 44%, seguidos pelos grupos com DR de 31,6 a 36,6%; 24,4-31,4% e 16,1-24%. Os genótipos que tiveram CPA mais drasticamente afetada pela seca

apresentaram DR variando de 6,1-14,8%. Ahmed et al. (2019) analisando 105 genótipos de trigo em resposta à seca, também identificaram redução no CPA. Os resultados obtidos nesse estudo podem ser explicados com base nos achados de Schuppler et al. (1998), que verificaram que em plântulas de trigo sob seca a taxa de alongamento das folhas foi reduzida pela metade e a atividade mitótica das células do mesofilo foi reduzida para 42%. Os autores verificaram ainda que houve uma redução no comprimento da zona de divisão celular do mesofilo e que o período de divisão continuou por mais tempo nas folhas estressadas do que nas folhas controle, e o número final de células nas folhas estressadas atingiu 85% comparado ao controle. A seca reduz as taxas de expansão celular nas raízes e folhas, assim é mais provável que isso ocorra nas fases de aumento celular do ciclo celular. Um período mais longo de atividade mitótica nas folhas estressadas fez com que o número final de células produzidas não fosse tão diferente daquele nas folhas não estressadas, mas o tempo necessário para atingir esse número final indica que o crescimento da planta estressada diminui comparado ao controle (SCHUPPLER et al. 1998).

A massa seca da parte aérea (MSPA) foi menos afetada pelo estresse que o CPA, no entanto, também foi observado uma redução no DR em todos os genótipos avaliados (Figura 9). Os genótipos menos impactados apresentaram DR variando de 62 a 83%. Outros genótipos apresentaram DR de 46-58% e 30,5-44,4%. Os genótipos que apresentaram MSPA mais impactados tiveram valores de DR variando de 7,1 a 30,1%. Esse resultado pode ser explicado pela redução no CPA observada em plantas estressadas. Estudos anteriores também relataram que em trigo, dependendo do estágio de crescimento, genótipo e estado nutricional, mais de 50% dos fotoassimilados acumulados diariamente foram transportados para a raiz e cerca de 60% dessa fração foi utilizada na respiração. Os genótipos de trigo sensíveis ao déficit hídrico geralmente gastam quantidades maiores de glicose para absorção de água durante o estresse (FAROOQ et al. 2009). Além disso, a seca também afeta a clorofila no trigo, prejudicando o processo de fotossíntese (AHMED et al. 2019).

Dentre os genótipos que tiveram a parte aérea menos impactada pela seca, pode-se citar Tec Frontale, CD119, CD1705, BRS Parrudo, BRS220, Fundacep Campo Real, Topázio, TBIO Alpaca, Inova, FPS Amplitude e FPS Nitron. Esses genótipos podem ser utilizados em cruzamentos juntamente com os genótipos que tiveram bom desempenho em caracteres de raiz, buscando o desenvolvimento de plantas mais toletantes a seca.

O impacto da seca sobre caracteres de raiz e parte aérea observados nesse estudo pode ser explicado pelo aumento da síntese de ácido abscísico (ABA) durante essa condição. O ABA altera as taxas de crescimento relativo de várias partes da planta, como aumento da razão entre a massa seca da raiz e massa seca de parte aérea, inibição do desenvolvimento da área foliar e produção de raízes prolíficas e profundas. Esse fitohormônio leva a uma série complexa de eventos que resultam no fechamento estomático, uma resposta chave na conservação da água durante déficit hídrico (revisado por FAROOQ et al. 2009).

A análise de correlação de Pearson entre os caracteres (NR, CPA, CR, MSPA e MSR) em plântulas de trigo submetidas à seca revelou correlações significativas ($P \leq 0,001$, $P \leq 0,05$). O coeficiente de correlação variou de 0,210 (entre CPA e NR) a 0,785 (entre CPA e MSPA). Foi observada correlação significativa positiva fraca entre CPA e NR ($r = 0,210$), CPA e MSR ($r = 0,250$), MSR e MSPA ($r = 0,278$) (Figura 10). Correlação positiva entre os caracteres de parte aérea e de raiz também foi observada em estudos anteriores, e indica que a maior capacidade de captação de recursos decorrente do aumento da massa da raiz pode contribuir para o aumento do peso seco da parte aérea (NARAYANAN et al. 2014). Correlação significativa positiva forte foi observada entre CPA e MSPA ($r = 0,785$) e CR e MSR ($r = 0,700$) (Figura 10). Esse resultado sugere que sob condição de seca, plântulas de trigo que mantêm o crescimento da parte aérea, também conseguem manter o acúmulo de fotoassimilados; e a manutenção e/ou indução do crescimento das raízes é acompanhada da translocação de fotoassimilados excedentes da parte aérea para a raiz.

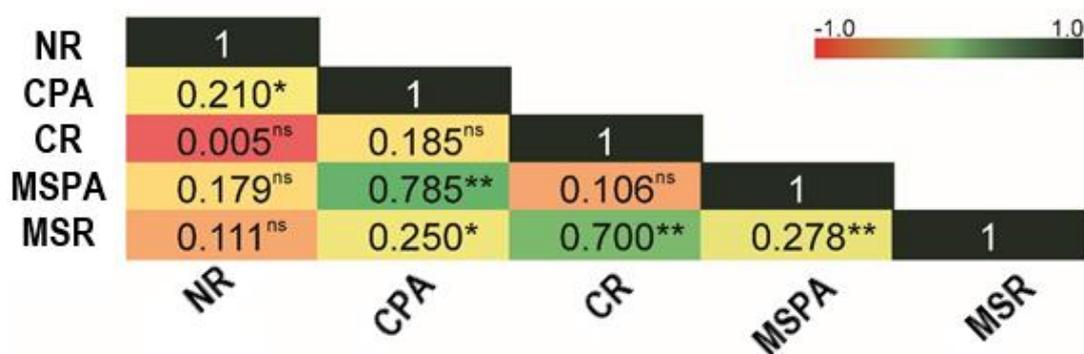


Figura 10. Correlação de Pearson dos caracteres número de raízes (NR), comprimento de parte aérea (CPA), comprimento de raiz (CR), massa seca de parte aérea (MSPA) e massa seca de raiz (MSR) em 104 genótipos de trigo submetidos ao estresse por déficit hídrico (PE -0.5MPa). **($P \leq 0,001$) *($P \leq 0,05$).

A variabilidade genética em espécies vegetais é um elemento essencial para a produção agrícola. O acesso à variabilidade genética é necessário para identificar genes que controlam as funções biológicas e que podem ser usados racionalmente para desenvolver novas variedades (ONDA e MOCHIDA, 2016). No trigo, pode-se obter variabilidade genética a partir de cultivares modernas, *landraces*, germoplasma elite e espécies selvagens como *Aegilops tauschii* e *Triticum dicoccoides*. Variedades cultivadas, *landraces* e germoplasma elite são candidatas interessantes para o melhoramento devido à compatibilidade de cruzamentos, adaptação e presença das características desejadas (MWADZINGENI et al. 2017).

A variabilidade genética pode ser medida através da caracterização morfológica, fisiológica, química e molecular. Neste estudo, a variabilidade genética em resposta à seca nos estádios iniciais de desenvolvimento de uma coleção de genótipos de trigo foi avaliada através da caracterização morfológica da parte aérea e da raiz. Para verificar a variabilidade genética, os dados foram submetidos à análise de agrupamento hierárquico a partir da distância genética e análise de componentes principais.

Considerando a distância genética, representada pelo *heat map*, foi possível observar que há genótipos muito próximos entre si, enquanto outros estão mais distantes (Figura 11). O método de agrupamento hierárquico formou nove grupos, dos quais três apresentam apenas um genótipo cada, dois grupos foram compostos por dois genótipos cada e um grupo foi formado por três genótipos. Os demais grupos abrigaram maior número de genótipos, sendo um grupo com 11 genótipos, outro com 19 genótipos, e o maior grupo com 64 genótipos (Figura 11). Esse perfil de agrupamento mostra que embora um grande número de genótipos faça parte do mesmo grupo, há variabilidade genética para resposta à seca, e esse germoplasma pode ser explorado para melhoramento para tolerância a seca nos estádios iniciais de desenvolvimento.

A presença de variabilidade genética para resposta a seca pode ser explicada pela base genética dos acessos de trigo utilizados no Brasil. Em um estudo desenvolvido por Scherlosky et al. (2018), 211 variedades de trigo, das quais 185 foram desenvolvidas no Brasil, foram genotipadas com 10.049 SNPs (*Single Nucleotide Polymorphism* - Polimorfismo de Nucleotídeo Único). Os autores

verificaram que os genótipos de trigo utilizados no Brasil apresentam um bom nível de variabilidade genética, a qual foi mantida nas últimas quatro décadas. De acordo com os autores, essa variabilidade é decorrente da estratégia utilizada no País, que busca introduzir germoplasma e utilizar variedades comerciais de outras empresas nos programas de melhoramento. Essa estratégia evita o estreitamento da variabilidade no trigo brasileiro.

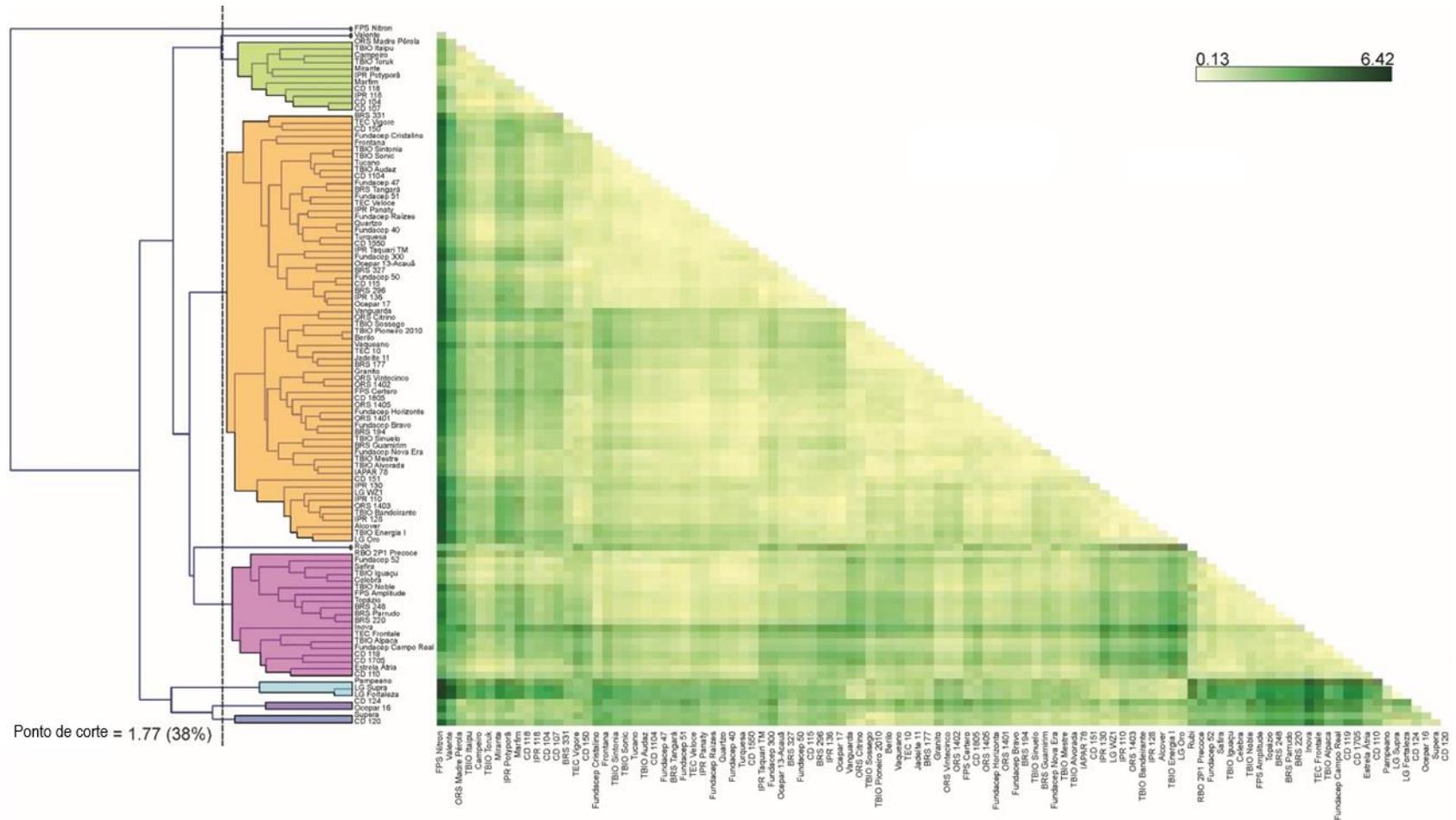


Figura 11. Heat map demonstrando a distância genética Euclidiana e o agrupamento hierárquico através do método *Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean* (UPGMA) de 104 genótipos de trigo submetidos ao estresse por déficit hídrico (PEG-6000 -0.5MPa) considerando os caracteres número de raízes (NR), comprimento de parte aérea (CPA), comprimento de raiz (CR), massa seca de parte aérea (MSPA) e massa seca de raiz (MSR). Ponto de corte = média + $k(1.25) \cdot DP$.

Quando se analisa a origem dos genótipos (Tabela 1), verifica-se que a formação de grupos não é dependente dos programas de melhoramento. Os genótipos FPS Nitron, Valente e Rubi formaram grupos individuais, não se agrupando com os demais genótipos desenvolvidos pelas empresas obtentoras. Já os genótipos CD120 e Supera que compõem um grupo, apresentam similaridade quanto à resposta à seca, porém são provenientes de programas diferentes. Da mesma forma, o maior grupo formado abrigou genótipos provenientes de diferentes programas, o que pode ser explicado pela “troca” de germoplasma entre os programas de melhoramento, como discutido anteriormente (SCHERLOSKY et al. 2018).

Este estudo mostra que no germoplasma elite de trigo utilizado no Brasil tem variabilidade genética considerável para o melhoramento para tolerância à seca, o que pode servir como fonte primária de variabilidade. Essa informação pode auxiliar melhoristas no desenvolvimento de novos genótipos para cultivo na região do Cerrado.

Para complementar os resultados obtidos pelo método hierárquico, foi realizada uma análise de componentes principais (CPA) (Figura 12). Nessa abordagem foram necessários três componentes para explicar 90% da variação. Com base no método de agrupamento não hierárquico (*K-means*) utilizado não foi possível a formação de grupos (Figura 12), porém é possível observar uma dispersão dos genótipos, sugerindo a presença de variabilidade para tolerância a seca nos estádios iniciais de desenvolvimento.

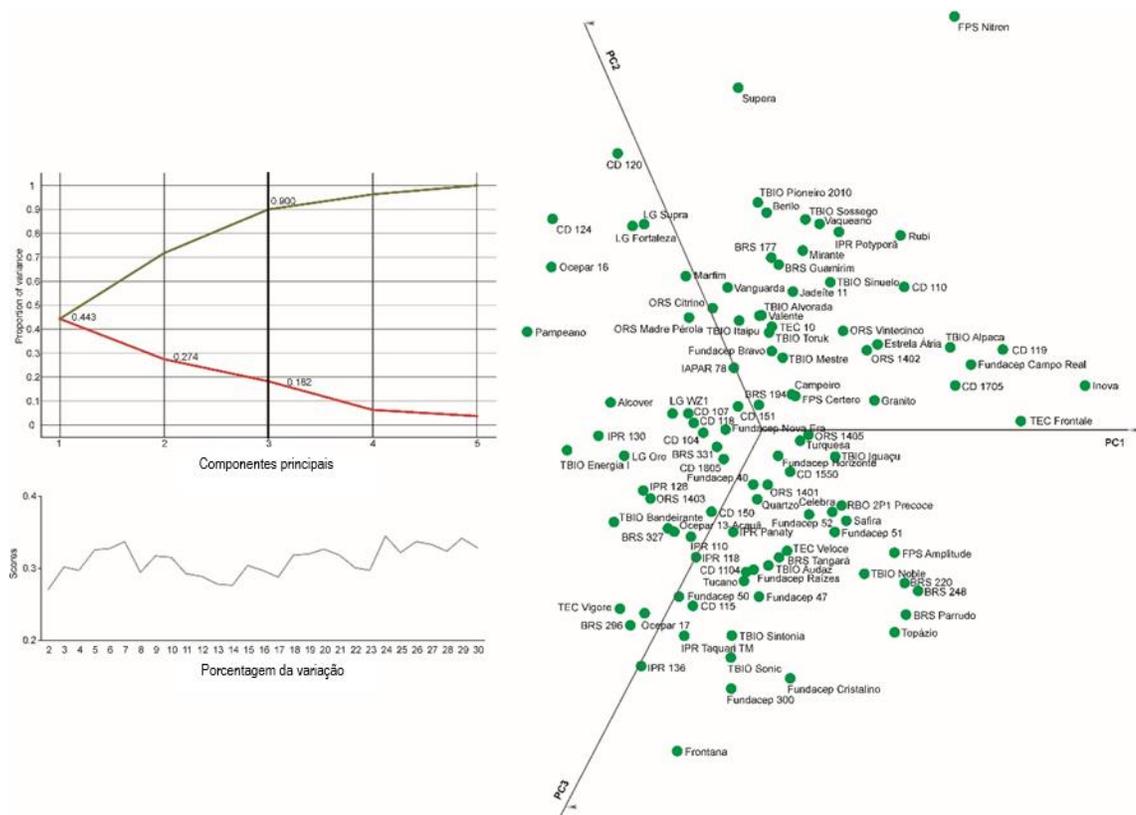


Figura 12. Análise de componentes principais a partir dos caracteres número de raízes (NR), comprimento de parte aérea (CPA), comprimento de raízes (CR), massa seca de parte aérea (MSPA) e massa seca de raízes (MSR) em 104 genótipos de trigo submetidos ao estresse por déficit hídrico (PEG-6000 -0.5MPa). Ao lado esquerdo da figura é apresentado o número de componentes necessários para explicar uma quantidade razoável da variação. A linha verde indica a variação acumulada, enquanto que a linha vermelha indica a proporção da variação explicada por cada componente. O gráfico de *K-means* também foi apresentado, a qual não apresentou nenhuma queda, não possibilitando a formação de grupos.

Diferentes métodos podem utilizados para o agrupamento de genótipos, entretanto, os métodos comumente utilizados apresentam diferentes princípios de análise e podem gerar diferentes formas de interpretação. Enquanto o UPGMA é uma abordagem de agrupamento hierárquico que usa similaridade média entre todos os pontos do cluster, o *k-means* tenta otimizar os grupos por minimizar as distâncias relativas com base em um índice escolhido (SOKAL e MICHENER, 1958; HARTIGAN e WONG, 1979). Nesse estudo, o UPGMA foi o método mais apropriado para separar os genótipos em grupo. De fato, UPGMA é um dos métodos mais populares para agrupamento de dados biológicos.

4. CONCLUSÃO

Os resultados obtidos podem auxiliar os melhoristas na seleção de genitores para tolerância à seca, além de permitir a identificação de genótipos para utilização em regiões com curtos episódios de seca durante o estabelecimento da lavoura. A coleção de trigo avaliada apresenta genótipos promissores para tolerância à seca nos estádios iniciais de desenvolvimento, sendo o FPS Nitron um candidato potencial para ser usado como genitor em blocos de cruzamento visando tolerância à seca, já que foi menos afetado sob essa condição. Por fim, cabe destacar que foi detectada a presença de variabilidade genética para tolerância à seca no estágio de plântula nos genótipos de trigo utilizados no Brasil.

REFERÊNCIAS

- ABBASI, A.; SHEKARI, F.; MUSTAFAVI, S.H. Effect of paclobutrazol and salicylic acid on antioxidants enzyme activity in drought stress in wheat. **Idesia**, v. 33, n. 4, p. 5-13, 2015.
- AHMED, H.G.M.; KHAN, A.S.; MING-JU, L.; KHAN, S.H.; KASHIF, M. Early selection of bread wheat genotypes using morphological and photosynthetic attributes conferring drought tolerance. **Journal of Integrative Agriculture**, v. 18, n. 11, p. 2483–2491, 2019.
- BATEMAN, A.; LEWANDROWSKI, W.; STEVENS, J.; MUÑOZ-ROJAS, M. The limitations of seedling growth and drought tolerance to novel soil substrates in arid systems: implications for restoration success. **EGU General Assembly**, v. 18, EGU2016-5557, 2016.
- COMAS, L.H.; BECKER, S.R.; CRUZ, V.M.; BYRNE, P.F.; DIERIG, D.A. Root traits contributing to plant productivity under drought. **Frontiers Plant Science**, v. 4, p. 442, 2013.
- CRUZ, C.D. Genes - a software package for analyses in experimental statistics and quantitative genetics. **Acta Scientiarum. Agronomy**, v. 35 p. 271-276, 2013.
- DEMSAR, J.; CURK, T.; ERJAVEC, A.; GORUP, C.; HOCEVAR, T.; MILUTINOVIC, M.; MOZINA, M.; POLAJNAR, M.; TOPLAK, M.; STARI, A.; STAJDOHAR, M.; UMEK, L.; ZAGAR, L.; ZBONTAR, J.; ZITNIK, M.; ZUPAN, B. Orange: data mining toolbox in Python. **The Journal of Machine Learning Research**, v. 14, n. 1, p. 2349-2353, 2013.
- DUDZIAK, K.; ZAPALSKA, M.; BÖRNER, A.; SZCZERBA, H.; KOWALCZYK, K.; NOWAK, M. Analysis of wheat gene expression related to the oxidative stress response and signal transduction under shortterm osmotic stress. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, p. 1-14, 2019.
- FAROOQ, M.; WAHID, A.; KOBAYASHI, N.; FUJITA, D.; BASRA, S.M.A. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 29, p. 185-212, 2009.
- MAHMOUDI, T.R.; YU, J.M.; LIU, S.; PIERSON, L.S.; PIERSON, E.A. Drought-Stress Tolerance in Wheat Seedlings Conferred by Phenazine-Producing Rhizobacteria. **Frontiers in Microbiology**, v. 10, p. 1590, 2019.
- MATHEW, I.; SHIMELIS, H.; SHAYANOWAKO, A.I.T.; LAING, M. CHAPLOT, V. Genome-wide association study of drought tolerance and biomass allocation in wheat. **PLoS ONE**, v. 14, n. 12, e0225383, 2019.
- MICKKY, B.M.; ALDESUQUY, H.S. Impact of osmotic stress on seedling growth observations, membrane characteristics and antioxidant defense system of different

wheat genotypes. **Egyptian Journal of Basic and Applied Sciences**, v. 4, n. 1, p. 47-54, 2017.

MOJENA, R. Hierarchical grouping methods and stopping rules: an evaluation. **The Computer Journal**, v. 20, p. 359-363, 1977.

MORI, C.; ANTUNES, J.M.; FAÉ, G.S.; ACOSTA, A.S. **Trigo: o produtor pergunta, a Embrapa responde**. Brasília, DF: Embrapa, 2016. 309 p.

MWADZINGENI, L.; SHIMELIS, H.; DUBE, E.; LAING, M.D.; TSILO, T.J. Breeding wheat for drought tolerance: Progress and technologies. **Journal of Integrative Agriculture**, v. 15, n. 5, p. 935–943, 2016.

MWADZINGENI, L.; FIGLAN, S.; SHIMELIS, H.; MONDAL, S.; TSILO, T.J. Genetic resources and breeding methodologies for improving drought tolerance in wheat. **Journal of Crop Improvement**, v. 31, p. 648–672, 2017.

NARAYANAN, S.; MOHAN, A.; GILL, K.S.; PRASAD, P.V.V. Variability of Root Traits in Spring Wheat Germplasm. **PLoS One**, v. 9, n. 6, e100317, 2014.

ONDA, Y.; MOCHIDA, K. Exploring genetic diversity in plants using high-throughput sequencing techniques. **Current Genomic**, v. 17, p. 358-367, 2016.

PEREIRA, J.F.; DA CUNHA, G.R.; MORESCO, E.R. Improved drought tolerance in wheat is required to unlock the production potential of the Brazilian Cerrado. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 19, p. 217-225, 2019.

SALLAM, A.; ALQUDAH, A.M.; DAWOOD, M.F.A.; BAENZIGER, P.S.; BÖRNER, A. Drought Stress Tolerance in Wheat and Barley: Advances in Physiology, Breeding and Genetics Research. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 20, n. 13, p. 3137, 2019.

SENAPATI, N.; STRATONOVITCH, P.; PAUL, M.J.; SEMENOV, M.A. Drought tolerance during reproductive development is important for increasing wheat yield potential under climate change in Europe. **Journal of Experimental Botany**, v. 70, n. 9, p. 2549-2560, 2019.

SCHEEREN, P.L.; CAIERÃO, E.; SILVA, M.S.; NASCIMENTO, A.J.; CAETANO, V.R.; BASSOI, M.C.; BRUNETTA, D.; ALBRECHT, J.C.; QUADROS, W.J.; SOUSA, P.G.; TRINDADE, M.G.; SOBRINHO, J.S.; WIETHÖLTER, S.; CUNHA, G.R. Challenges to wheat production in Brazil. In: REYNOLDS, M.P.; PIETRAGALLA, J.; BRAUN, H.J. (eds) **International symposium on wheat yield potential: challenges to international wheat breeding**, CIMMYT, Mexico, p. 167-170, 2008.

SCHUPPLER, U.; HE, P-H.; JOHN, P.C.L.; MUNNS, R. Effect of Water Stress on Cell Division and Cdc2-Like Cell Cycle Kinase Activity in Wheat Leaves. **Plant Physiology**, v. 117, n. 2, p. 667-678, 1998.

TIAN, Y.; GUAN, B.; ZHOU, D.; YU, J.; LI, G.; LOU, Y. Responses of seed germination, seedling growth, and seed yield traits to seed pretreatment in maize (*Zea mays* L.). **Scientific World Journal**, v. 2014, ID 834630, 2014.

YADAV, P.V.; KUMARI, M.; AHMED, Z. Seed priming mediated germination improvement and tolerance to subsequent exposure to cold and salt stress in capsicum. **Research Journal of Seed Science**, v. 4, n. 3, p. 125-136, 2011.

YADAV, A.K.; CARROLL, A.J.; ESTAVILLO, G.M.; REBETZKE, G.J.; POGSON, B.J. Wheat drought tolerance in the field is predicted by amino acid responses to glasshouse-imposed drought. **Journal of Experimental Botany**, v. 70, n. 18, p. 4931-4948, 2019.

WANG, B.; LIU, C.; ZHANG, D.; HE, C.; ZHANG, J.; LI, Z. Effects of maize organ-specific drought stress response on yields from transcriptome analysis. **BMC Plant Biology**, v. 19, n. 1, p.1-19, 2019.

CAPÍTULO II – Variabilidade genética e herdabilidade de caracteres agronômicos em uma coleção de trigo utilizada no sul do Brasil

1. INTRODUÇÃO

O trigo (*Triticum aestivum* L.) é fonte de proteínas, calorias e micronutrientes essenciais para milhões de pessoas que dependem de dietas baseadas nesse cereal. Além disso, é fonte de energia para animais (SANSALONI et al., 2020). Devido ao constante crescimento da população e o impacto das mudanças climáticas, estima-se que até 2050 a produção de trigo deve ser incrementada em 50% para atender a demanda por alimentos (YANG et al., 2020; MARCUSSEN et al., 2014; GRASSINI et al., 2013; RAY et al., 2013). Especificamente no Brasil, a situação é ainda mais delicada, já que além dos fatores populacional e mudanças climáticas, o país é um dos maiores importadores de trigo do mundo, com importação anual de aproximadamente 6 milhões de ton (PEREIRA et al., 2019). Desta forma, os melhoristas de trigo têm como desafio aprimorar a resistência e tolerância a estresses bióticos e abióticos e aumentar a produtividade de grãos (YANG et al., 2020; WINFIELD et al., 2018).

Desde o início da agricultura a variabilidade genética tem sido explorada dentro das espécies cultivadas para atender à necessidade de alimentos, permitindo o desenvolvimento de novas cultivares, com caracteres agronômicos melhorados de acordo com a demanda (GOVINDARAJ et al., 2015). O melhoramento de plantas busca combinar as características dos genitores através da recombinação do genoma para produzir novas combinações de genes favoráveis na progênie. Essa reorganização ocorre na meiose, e possibilita a formação de recombinantes, sobre os quais vai atuar a seleção natural ou artificial (BLARY; JENCZEWSKI, 2019). Desde a domesticação do trigo, as variedades têm apresentado aumento de produtividade e adaptação a diferentes condições climáticas. Entretanto, esse sucesso resultou na redução da variabilidade genética do *pool* gênico de trigo elite devido à forte pressão de seleção e o uso de técnicas modernas de melhoramento. Essa situação limita o desenvolvimento de novas cultivares de trigo para atender a demanda (YANG et al., 2020; SANSALONI et al., 2020).

O efeito do ambiente é outro fator que vem sendo administrado ao longo da domesticação e melhoramento de plantas. O fenótipo, alvo de seleção artificial, depende

do genótipo, do ambiente, e da interação genótipo x ambiente (DE LEON et al., 2016), por isso pode ocorrer certo equívoco no processo de seleção artificial. A herdabilidade é um parâmetro que expressa a proporção da variância fenotípica total atribuída ao efeito médio dos genes (FALCONER; MACKAY, 2005). A herdabilidade foi primeiramente definida por Lush (1940) como a proporção da variância fenotípica entre indivíduos de uma população devida a efeitos genéticos herdáveis, denominada atualmente de herdabilidade no sentido restrito (h^2). Alterações nesta ideia levaram a denominada herdabilidade no sentido amplo (H^2), que é a proporção da variância que devida a todos os efeitos genéticos. O principal objetivo de estimar a herdabilidade é prever o ganho genético (SCHMIDT et al., 2019; XU, 2013; HOLLAND et al., 2003).

Dentro dessa perspectiva, o objetivo desse estudo foi avaliar a variabilidade genética e herdabilidade para caracteres agronômicos relacionados a produtividade em uma coleção de trigo cultivada na região Sul do Rio Grande do Sul.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Material Vegetal

Neste estudo foi avaliado uma coleção com 99 genótipos de trigo, pertencente ao Centro de Genômica e Fitomelhoramento, da Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, da Universidade Federal de Pelotas (Tabela 2). A coleção é composta por genótipos de trigo desenvolvidos por instituições brasileiras nos últimos 70 anos.

As plantas foram cultivadas na safra 2020, no Centro Agropecuário da Palma, situado no município do Capão do Leão-RS. O experimento foi conduzido em delineamento de blocos casualizados, com três repetições. Cada genótipo foi semeado em linhas com 1m de comprimento, espaçadas a 0,2m e densidade de semeadura de 120 sementes por linha. Os tratos culturais e fitossanitários foram realizados de acordo com as recomendações da Reunião da Comissão Brasileira de Pesquisa de Trigo e Triticale (RCBPTT, 2018). Após a emergência foi feito desbaste de plantas excedentes, mantendo em média 40 plantas por linha.

Tabela 2. Genótipos de trigo avaliados para caracteres agrônômicos em condições de cultivo em Capão do Leão, RS.

Genótipo	Cultivar	Origem	Genótipo	Cultivar	Origem
1	TBIO Sossego	Biotrigo Genética	51	CD 1705	Coodetec
2	Fundacep Raízes	Fundacep / CCGL Tec	52	Granito	OR Sementes/ Biotrigo Genética
3	TEC Vigore	CCGL TEC	53	IPR 118	IAPAR
4	BRS 177	Embrapa	54	CD 1550	Coodetec
5	Fundacep 51	Fundacep / CCGL Tec	55	CD 115	Coodetec
6	Ors Abalone	OR Sementes	56	CD 124	Coodetec
7	BRS 220	Embrapa	57	LG Supra	Limagrain
8	Fundacep 300	Fundacep / CCGL Tec	58	BRS 248	Embrapa
9	CD 1440	Coodetec	59	IPR 130	IAPAR
10	TEC Frontale	CCGL TEC	60	CD 107	Coodetec
11	BRS Guamirim	Embrapa	61	FPS Amplitude	Biotrigo Genética
12	Turquesa	OR Sementes/ Biotrigo Genética	62	IPR 110	IAPAR
13	Fundacep Campo Real	Fundacep / CCGL Tec	63	Inova	Biotrigo Genética
14	ORS Madre Pérola	OR Sementes	64	Alcover	OR Sementes/ Biotrigo Genética
15	BRS 331	Embrapa	65	TBIO Energia I	Biotrigo Genética
16	BRS 296	Embrapa	66	RBO 2P1	Tamona Agropecuária
17	Fundacep Horizonte	Fundacep / CCGL Tec	67	Precoce	OR Sementes
18	BRS 327	Embrapa	68	ORS 1401	Limagrain
19	BRS Tangará	Embrapa	69	LG WZ1	Coodetec
20	BRS 194	Embrapa	70	CD 119	Coodetec
21	Fundacep Cristalino	Fundacep / CCGL Tec	71	TBIO Sonic	Biotrigo Genética
22	Frontana	Embrapa	72	Supera	OR Sementes/ Biotrigo Genética
23	Fundacep 50	Fundacep / CCGL Tec	73	FPS Certero	Biotrigo Genética
24	Fundacep 47	Fundacep / CCGL Tec	74	IPR Taquari TM	IAPAR
25	TEC Veloce	CCGL TEC	75	Quartzo	OR Sementes/ Biotrigo Genética
26	Ocepar 13-Acauã	Coodetec	76	IPR Potyporã	IAPAR
27	IPR Panaty	IAPAR	77	Campeiro	OR Sementes/ Biotrigo Genética
28	Estrela Átria	Biotrigo Genética	78	ORS Citrino	OR Sementes
29	LG Fortaleza	Limagrain	79	Berilo	OR Sementes
30	TBIO Noble	Biotrigo Genética	80	Safira	OR Sementes/ Biotrigo Genética
31	Fundacep 52	Fundacep / CCGL Tec	81	ORS 1403	OR Sementes
32	CD 150	Coodetec	82	TBIO Audaz	Biotrigo Genética
33	FPS Nitron	Biotrigo Genética	83	LG Oro	Limagrain
34	TBIO Sintonia	Biotrigo Genética	84	Ocepar 16	Coodetec
35	Tucano	Coodetec	85	ORS 1402	OR Sementes
				CD 120	Coodetec

Continua...

Tabela 2. Genótipos de trigo avaliados para caracteres agrônômicos em condições de cultivo em Capão do Leão, RS.

Genótipo	Cultivar	Origem	Genótipo	Cultivar	Origem
36	BRS Parrudo	Embrapa	86	Marfim	OR Sementes/ Genética Biotrigo
37	TBIO Pioneiro 2010	Biotrigo Genética	87	Jadeíte 11	OR Sementes/ Genética Biotrigo
38	IAPAR 78	IAPAR	88	CD 118	Coodetec
39	Pampeano	OR Sementes/ Genética Biotrigo	89	TBIO Alvorada	Biotrigo Genética
40	IPR 128	IAPAR	90	Celebra	Biotrigo Genética
41	CD 104	Coodetec	91	Vaqueano	OR Sementes/ Genética Biotrigo
42	Valente	OR Sementes/ Genética Biotrigo	92	ORS 1405	OR Sementes
43	TBIO Toruk	Biotrigo Genética	93	ORS Vintecinco	OR Sementes
44	IPR 136	IAPAR	94	TBIO Sinuelo	Biotrigo Genética
45	Fundacep 40	Fundacep / CCGL Tec	95	Rubi	OR Sementes/ Genética Biotrigo
46	CD 110	Coodetec	96	TBIO Bandeirante	Biotrigo Genética
47	Ocepar 17	Coodetec	97	TBIO Itaipu	Biotrigo Genética
48	Mirante	OR Sementes/ Genética Biotrigo	98	TBIO Alpaca	Biotrigo Genética
49	CD 151	Coodetec	99	TBIO Iguaçu	Biotrigo Genética
50	TBIO Mestre	Biotrigo Genética			

A colheita foi realizada manualmente, de forma escalonada para atender o período de maturação fisiológica de cada genótipo. Após a colheita, as espigas foram transferidas para estufa de ar forçado a 80 °C por 96 h para secagem, e posteriormente, armazenadas em local seco e fechado até o momento da caracterização fenotípica.

2.2. Caracterização fenotípica

No campo foram avaliados os caracteres agrônômicos: data de emergência – DE (emergência de >50% das plantas da linha); data de florescimento – DF (dias da emergência até plena antese de >50% das plantas da linha); data de maturação – DM (dias da emergência até maturação fisiológica de >50% das plantas da linha); número de afilhos férteis – NAF (medida do número de afilhos que possuem espigas na linha e convertida para m²) e altura de planta – AP (medida em 10 plantas de cada linha, da base ao topo da espiga, desconsiderando a arista). Os caracteres agrônômicos avaliados em pós-colheita foram: número de espiguetas por espigas – NEE (medida em 10 espigas de cada linha); comprimento das espigas – CE (medida em 10 espigas de cada linha, do nó

de inserção no colmo até o final da espigeta mais alta, desconsiderando as aristas, com auxílio paquímetro marca Starrett, com precisão de $\pm 0,05$ mm); massa de grãos por espigas – MGE (medida em 10 espigas de cada linha, com auxílio de balança analítica marca Marte, com precisão de 0,001 g); número de grãos por espiga – NGE (medida em 10 espigas de cada linha); produtividade – Prod (estimada na linha e convertida para $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$); peso de mil grãos – P1000 (medida em oito amostras de 100 grãos de cada linha, seguido de extrapolação para 1000 grãos); peso hectolitro – PH (medido em volume conhecido para cada linha e convertido para $\text{kg}\cdot\text{hL}^{-1}$).

2.3. Análise estatística

Os resultados foram submetidos a análise de variância, e em seguida ao teste Scoot Knott ($p \leq 0,05$). As médias dos caracteres agronômicos foram convertidas em *heat map* para facilitar a visualização. Posteriormente, foi calculada a distância genética baseada na distância Euclidiana, e para o agrupamento utilizou-se o método UPGMA (do inglês *Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean*). O número de grupos foi determinado a partir de um ponto de corte, calculado com base metodologia descrita por Mojena (1977), na qual o “ponto de corte = média + k (1,25) * desvio padrão”. O parâmetro genético herdabilidade no sentido amplo também foi determinado. As análises foram feitas utilizando os programas Orange v. 3.18 (DEMSAR et al., 2013) e Genes (CRUZ, 2013).

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Todos os caracteres agronômicos estudados foram influenciados pelo genótipo (Tabela 3).

Tabela 3. Resumo da análise de variância e herdabilidade dos caracteres de importância agrônômica.

Fonte de variação	Quadrado Médio												
	GL	DE	DF	DM	NAF	AP	NEE	CE	MGE	NGE	Prod	PH	P1000
Bloco	2	15,2	51,76	238,37	765,2	157,3	0,351	0,245	37,4	0,0669	1711805	78,7	5,66
Genótipo	98	6,83**	34,26**	56,27**	32409**	124**	3,97**	1,28**	34,4**	0,0691**	2007912**	39,9*	31,08**
Erro	196	2,99	8,36	18,48	5998	17,7	1,25	0,31	15,3	0,0345	457616	29,9	7,39
Média		9,02	86,88	142,22	323	82	13,6	7,46	25,9	0,923	2558	70,7	35,3
CV (%)		19,1	3,33	3,02	23,9	5,14	8,2	7,48	15,08	20,1	26,4	7,7	7,69
H² (%)		55,9	75,6	67,1	81,5	85,7	68,5	75,7	55,5	50,1	77,2	25,0	76,2

CV: coeficiente de variação; H²: herdabilidade no sentido amplo; GL: graus de liberdade; DE – data de emergência; DF – data de florescimento; DM – data de maturação; NAF – número de afilhos férteis; AP – altura de planta; NEE – número de espiga por espiguetas; CE – comprimento das espigas; MGE – massa de grãos por espigas; NGE – número de grãos por espiga; Prod – produtividade; PH – peso hectolitro e P1000 – peso de mil sementes.

** e * significativo a 1 e 5% de probabilidade; respectivamente; pelo teste F.

3.1. Caracterização de genótipos de trigo cultivados no Sul do Brasil

A caracterização de genótipos apresenta diferentes aplicações no melhoramento de plantas, como por exemplo, auxiliar o melhorista na seleção de genitores para composição de blocos de cruzamento e estimar o grau de variabilidade genética. Inúmeros caracteres podem ser avaliados, porém alguns apresentam maior relevância para os melhoristas e agricultores, como é o caso daqueles associados ao ciclo e produtividade da cultura.

A data de emergência é um fator determinante no desenvolvimento fenológico, crescimento e produtividade de grãos de trigo. A emergência em trigo normalmente ocorre durante um período de vários dias, resultando em não uniformidade de plantas vizinhas, impactando a produtividade (WANG et al., 2009; GAN et al., 1992). Na coleção estudada, os genótipos foram agrupados em três categorias quanto aos dias para emergência, 7 a 9 d, 10 a 11 d e 12 a 14 d. A maioria dos genótipos emergiu rapidamente (7 a 9 d), porém sete genótipos necessitaram de maior tempo para emergência (12 a 14 d) (Figura 13). Genótipos com emergência rápida são desejados, e são mais capacitados para emergir em solos que apresentam crostas na superfície (ANZOOMAN et al., 2018; GIRI; SCHILLINGER, 2003). Adicionalmente, a data de emergência tem influência no momento de aplicação de herbicidas (WANG et al., 2009). Ainda, cabe destacar que, a data de emergência juntamente com arranjo espacial e período de estabelecimento, são fatores fundamentais para a competição da cultura com plantas daninhas, de modo que as plantas que captam mais recursos serão dominantes, e por isso, o tempo de emergência pode influenciar a habilidade competitiva (RIGOLI et al., 2009; RADOSEVICH et al., 1997).

A ocorrência de geadas ocasiona danos na produtividade de trigo, sendo o estágio de florescimento o mais crítico para esse fator abiótico, com ocorrência de danos severos quando a temperatura fica abaixo de $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$. Por isso, os agricultores escolhem a data de semeadura para minimizar os danos ocasionados pela geada no estágio reprodutivo (SILVA et al., 2014). Dessa forma, a determinação da data de florescimento em diferentes genótipos é fundamental para direcionar os melhoristas na escolha de genitores, principalmente no Sul do Brasil, onde a ocorrência de geadas é frequente durante o ciclo do trigo. Nos genótipos estudados a data de florescimento variou de 73 d a 96 d, sendo

que a maioria dos genótipos floresceu 80 d a 87 d após a germinação (Figura 13), demonstrando que há baixa variabilidade para esse caráter, evidenciando a necessidade de inclusão de novos genótipos (estrangeiros, *landraces*, selvagens) ou indução de mutações. Ainda, deve-se considerar que a temperatura/vernalização e o fotoperíodo são fatores que podem influenciar a data de florescimento (KAMRAN et al., 2014). No Brasil tem-se cultivares sensíveis, intermediárias e não sensíveis a vernalização e fotoperíodo, como observado por Alberto et al. (2009) e Ribeiro et al. (2009).

Assim como a data de floração, a data de maturação está associada com o comprimento do ciclo da cultura. Estudos conduzidos a campo ao longo dos anos e em diferentes ambientes apresentam resultados conflitantes quanto a produtividade em relação ao comprimento do ciclo em trigo. Também tem sido reportado que em plantas de ciclo longo, que acumulam mais matéria seca, a produtividade foi equivalente as plantas de ciclo curto devido ao menor índice de colheita nessas cultivares semeadas precocemente (revisado por FLOHR et al., 2020). A data de maturação variou de 132 a 150 d, sendo os genótipos divididos em apenas duas categorias, de 132 a 140 d e de 141 a 150 d (Figura 13), sugerindo que todos os genótipos estudados apresentam ciclo longo. Em estudo desenvolvido por Bevilaqua et al. (2003), avaliando vários genótipos utilizados no Brasil, os autores verificaram ciclos mais curtos. Essa diferença pode ser explicada pela atuação do ambiente, ou seja, fatores como vernalização e fotoperíodo.

Tem sido considerado encurtar a data de floração, ou seja, encurtar o período vegetativo, e aumentar a data de colheita através da ampliação do período de enchimento de grãos (floração à maturação), sem necessariamente alterar o comprimento do ciclo. Essa estratégia é baseada no fato de que os fotoassimilados acumulados antes da antese contribuem com menos de 20% para o enchimento de grãos (OSÓRIO; WENDT, 1995; GALLAGHER et al., 1975). Neste estudo, o tempo entre florescimento e maturação variou de 46 a 64 d, sugerindo que os genótipos apresentam variabilidade para o período de enchimento de grãos, o que pode ser explorado pelos melhoristas.

O número de afilhos por planta contribui substancialmente para a produtividade em trigo (de 50 a 70%). Além disso, é determinante, pelo menos em parte, para a diferença de potencial produtivo entre variedades. Porém, há uma correlação negativa forte entre número de afilhos férteis e número de espiguetas por espiga, o que gera

dúvida em relação ao aumento de produtividade através do aumento do número de afilhos férteis via melhoramento genético (THIRY et al., 2002). Nos genótipos estudados o número de afilhos férteis por m² variou de 68 a 510, sendo classificados em quatro categorias, de 510 a 391; de 386 a 298; de 293 a 218, e de 168 a 68 (Figura 13). Com isso, nesta coleção, o melhorista tem opções para composição de blocos de cruzamento, de modo a encontrar a combinação que permite o aumento de afilhos férteis e manutenção ou aumento de espiguetas por espiga.

A altura de planta é um dos fatores determinantes na resposta ao acamamento em trigo. O dossel mais pesado de plantas altas tem menor capacidade de resistir ao acamamento, embora apresente bom potencial produtivo. Por outro lado, plantas mais baixas são mais resistentes ao acamamento, porém podem limitar vários processos físico-químicos na planta, resultando na redução da produtividade (KHOBRA et al., 2019). Na coleção estudada a altura de planta variou de 67 a 110 cm (Figura 13). Somente 13 genótipos tiveram altura superior a 88 cm, e desses, apenas dois apresentaram altura acima de 100 cm (Figura 13). Valores similares aos encontrados por Bevilaqua et al. (2003). Esse perfil demonstra a direção do melhoramento genético para genótipos com altura reduzida. Aumentar a produtividade através de incremento na altura de planta pode ser considerado, desde que seja incluído nos programas de melhoramento caracteres morfológicos e anatômicos de colmo, caracteres de raiz, e caracteres bioquímicos e fisiológicos para evitar acamamento.

	DE	DF	DM	NAF	AP
1	7.0 c	90.6 a	150.0 a	493.3 a	80.6 e
2	10.0 b	83.0 b	142.0 a	326.7 b	82.3 e
3	8.0 c	85.0 b	143.7 a	373.3 b	87.8 d
4	9.0 c	88.6 a	145.3 a	278.3 c	86.3 d
5	10.0 b	90.0 a	147.0 a	393.3 a	86.6 d
6	8.0 c	87.3 b	146.3 a	361.7 b	78.5 e
7	10.0 b	83.0 b	134.3 b	113.3 d	77.9 e
8	9.0 c	88.6 a	148.0 a	386.7 b	80.5 e
9	7.0 c	88.3 a	144.7 a	416.7 a	81.3 e
10	7.0 c	93.0 a	142.0 a	490.0 a	83.9 d
11	10.0 b	83.0 b	132.0 b	308.3 b	82.2 e
12	10.0 b	85.3 b	139.0 b	455.0 a	88.5 c
13	12.3 a	85.3 b	144.7 a	238.3 c	79.8 e
14	8.0 c	85.0 b	136.3 b	478.3 a	90.7 c
15	9.0 c	83.0 b	139.0 b	291.7 c	84.8 d
16	7.0 c	90.6 a	144.7 a	435.0 a	88.5 c
17	12.3 a	85.3 b	136.7 b	120.0 d	79.9 e
18	7.0 c	86.0 b	142.0 a	441.7 a	90.3 c
19	7.0 c	86.0 b	144.7 a	328.3 b	89.4 c
20	8.0 c	85.0 b	146.3 a	276.7 c	90.8 c
21	10.0 b	83.0 b	141.7 a	218.3 c	80.9 e
22	8.0 c	85.0 b	143.7 a	370.0 b	101.3 a
23	8.0 c	92.0 a	149.0 a	396.7 a	90.2 c
24	8.0 c	87.3 b	143.7 a	405.0 a	93.1 c
25	9.0 c	84.0 b	142.7 a	426.7 a	92.6 c
26	10.0 b	85.3 b	134.3 b	155.0 d	96.0 b
27	10.0 b	83.0 b	136.7 b	313.3 b	79.2 e
28	9.0 c	93.0 a	140.3 b	410.0 a	91.3 c
29	8.0 c	85.0 b	143.7 a	425.0 a	88.9 c
30	7.0 c	86.0 b	137.3 b	270.0 c	86.7 d
31	7.0 c	86.0 b	137.3 b	385.0 b	79.5 e
32	9.0 c	84.0 b	133.0 b	311.7 b	76.7 f
33	8.0 c	85.0 b	134.0 b	336.7 b	87.7 d
34	7.0 c	86.0 b	139.7 b	403.3 a	87.1 d
35	10.0 b	87.6 b	134.3 b	105.0 d	104.1 a
36	9.0 c	91.0 a	140.0 b	260.0 c	83.2 e
37	8.0 c	92.0 a	141.0 a	478.3 a	90.5 c
38	7.0 c	86.0 b	139.7 b	391.7 a	84.2 d
39	8.0 c	85.0 b	134.0 b	308.3 b	91.9 c
40	7.0 c	86.0 b	139.7 b	316.7 b	80.9 e
41	9.0 c	84.0 b	133.0 b	266.7 c	79.9 e
42	8.0 c	85.0 b	134.0 b	308.3 b	77.9 e
43	8.0 c	85.0 b	139.0 b	386.7 b	68.5 f
44	8.0 c	85.0 b	143.7 a	365.0 b	74.1 f
45	10.0 b	83.0 b	141.7 a	218.3 c	85.7 d
46	12.3 a	85.3 b	139.3 b	180.0 d	77.9 e
47	10.0 b	83.0 b	141.7 a	165.0 d	83.7 d
48	9.0 c	84.0 b	137.7 b	428.3 a	83.1 e
49	10.0 b	83.0 b	136.7 b	98.3 d	73.1 f
50	9.0 c	88.6 a	137.7 b	330.0 b	72.8 f
51	9.0 c	84.0 b	137.7 b	373.3 b	76.1 f
52	9.0 c	91.0 a	142.7 a	336.7 b	87.1 d
53	8.0 c	85.0 b	138.7 b	421.7 a	85.4 d
54	9.0 c	84.0 b	142.7 a	293.3 c	75.1 f
55	10.0 b	85.3 b	141.7 a	255.0 c	79.5 e
56	10.0 b	87.6 b	141.7 a	243.3 c	70.1 f
57	8.0 c	85.0 b	143.7 a	431.7 a	77.8 e
58	10.0 b	90.0 a	144.3 a	156.7 d	82.7 e
59	8.0 c	87.3 b	143.7 a	386.7 b	82.5 e
60	14.7 a	78.3 b	139.7 b	68.3 d	81.5 e
61	10.0 b	85.3 b	144.3 a	68.3 d	78.0 e
62	8.0 c	85.0 b	139.0 b	325.0 b	76.9 e
63	9.0 c	88.6 a	142.7 a	325.0 b	75.9 f
64	8.0 c	85.0 b	143.7 a	248.3 c	78.1 e
65	8.0 c	83.6 a	146.3 a	355.0 b	77.8 e
66	8.0 c	89.6 a	149.0 a	480.0 a	76.9 e
67	8.0 c	96.0 a	149.0 a	336.7 b	82.0 e
68	8.0 c	85.0 b	149.0 a	308.3 b	74.0 f
69	10.0 b	87.6 b	147.0 a	241.7 c	77.5 e
70	9.0 c	84.0 b	145.3 a	161.7 d	67.9 f
71	9.0 c	91.0 a	145.3 a	353.3 b	80.1 e
72	10.0 b	85.3 b	147.0 a	278.3 c	80.7 e
73	8.0 c	85.0 b	143.7 a	323.3 b	85.4 d
74	10.0 b	87.6 b	147.0 a	278.3 c	83.9 d
75	9.0 c	84.0 b	142.7 a	255.0 c	83.7 d
76	8.0 c	85.0 b	143.7 a	298.3 b	77.3 e
77	8.0 c	92.0 a	146.3 a	366.7 b	79.3 e
78	10.0 b	85.3 b	144.3 a	146.7 d	78.7 e
79	10.0 b	90.0 a	144.3 a	383.3 b	83.9 d
80	10.0 b	87.6 b	144.3 a	411.7 a	83.5 d
81	8.0 c	87.3 b	143.7 a	358.3 b	71.8 f
82	9.0 c	91.0 a	148.0 a	468.3 a	76.7 e
83	14.7 a	80.6 b	137.0 b	105.0 d	74.7 f
84	10.0 b	87.6 b	141.7 a	413.3 a	83.1 e
85	12.3 a	80.6 b	139.3 b	361.7 b	80.7 e
86	10.0 b	85.3 b	141.7 a	353.3 b	79.9 e
87	9.0 c	91.0 a	145.3 a	380.0 b	80.2 e
88	12.3 a	85.3 b	142.0 a	76.7 d	75.6 f
89	8.0 c	87.3 b	143.7 a	411.7 a	82.9 e
90	8.0 c	92.0 a	146.3 a	510.0 a	84.3 d
91	11.3 b	88.6 a	145.7 a	316.7 b	79.8 e
92	9.0 c	91.0 a	148.0 a	290.0 c	80.4 e
93	9.0 c	88.6 a	148.0 a	441.7 a	87.5 d
94	9.0 c	93.0 a	148.0 a	396.7 a	83.1 e
95	9.0 c	93.0 a	148.0 a	281.7 c	80.9 e
96	9.0 c	84.0 b	137.7 b	280.0 c	81.7 e
97	9.0 c	88.6 a	145.3 a	401.7 a	77.8 e
98	9.0 c	88.6 a	145.3 a	455.0 a	74.5 f
99	8.0 c	96.0 a	146.3 a	318.3 b	69.4 f

Figura 13. Agrupamento de médias de caracteres agrônômicos medidos em campo em 99 genótipos de trigo cultivados em Capão do Leão-RS, usando o teste Scott Knott ($p \leq 0.05$). As médias foram convertidas em *heat map* para facilitar a visualização. DE – data de emergência (dias); DF – data de florescimento (dias); DM – data de maturação (dias); NAF: número de afilhos férteis ($n^{\circ} m^2$) e AP – altura de planta (cm).

Diferente do que ocorre em milho, cevada, arroz e sorgo, cada espiguetas de trigo carrega mais de um grão, fazendo que o número de espiguetas por espiga seja um componente de rendimento essencial em trigo. O aumento de produtividade em trigo nos últimos anos é decorrente do aumento do número de grãos e não no número de espiguetas. Mesmo o aumento de produtividade a partir da introdução de variedades semi-anãs deve-se ao aumento do número de grãos por espiga, sem mudança no número de espiguetas (WOLDE et al., 2018). Por isso, aumentar o número de espiguetas por espiga é uma estratégia potencial do melhoramento para aumentar a produtividade em trigo. O número de espiguetas por espiga variou de 11 a 16 nos acessos estudados (Figura 14). Esse número deve ser aumentado visando maior produtividade. Um estudo desenvolvido por Wolde et al. (2018), que introduziram o alelo mutante do gene *TtBH-A1* (*bht-A1 – Miracle wheat allele*) (POURSAREBANI et al., 2015) obtiveram aumento do número de espiguetas e grãos por espiga, sem alterar o peso de mil grãos, demonstrando que o aumento do número de espiguetas é uma estratégia potencial para alcançar o aumento de produtividade.

O comprimento da espiga variou de 6 cm a 9 cm (Figura 14), o que parece ser comum para esse caráter (SILVA et al., 2015; SAID et al., 2007; OKUYAMA et al., 2005; CAMARGO et al., 1989; CAMARGO; OLIVEIRA, 1983), embora Genaev et al. (2019) relate que o tamanho da espiga em trigo pode variar de 5 a 17 cm. Com isso, é necessária a introdução de fontes de variabilidade para esse caráter no germoplasma brasileiro. Caracteres morfológicos da espiga como comprimento são positivamente correlacionados com produtividade de grãos (KUMAR et al., 2007) e peso de mil grãos (GAO et al., 2016). A estrutura da espiga é fonte de assimilados próximo a cariopse, tem mais benefícios na captação de luz do que outras partes da planta, e também permanece funcional por mais tempo. Por isso, contribui com 20-30% da matéria seca acumulada em grãos (SHARMA et al., 2003; THORNE, 1965). Além disso, o maior comprimento da espiga pode aumentar o número de espiguetas e o número de grãos, e consequentemente a produtividade (IJAZ; KASHIF, 2013). Nesse sentido, o aumento do comprimento da espiga pode ser considerado nos programas de melhoramento do Brasil.

	NEE	CE	MGE	NGE	Prod	P1000	PH
1	15.1 a	7.6 b	28.4 a	1.1 a	36.2 b	4748.8 a	69.1 FT
2	16.0 a	7.7 b	29.7 a	0.9 a	33.8 c	2600.7 c	69.6 FT
3	14.6 a	8.1 b	31.6 a	1.2 a	35.3 c	4061.3 a	64.8 FT
4	14.5 a	8.5 a	27.0 a	1.0 a	36.3 b	2723.5 c	71.2 T3
5	15.1 a	8.4 a	27.1 a	1.0 a	41.6 a	3478.5 b	72.3 T3
6	12.7 b	7.2 c	24.6 b	0.8 b	35.7 c	2692.5 c	72.2 T3
7	14.5 a	6.7 d	29.3 a	1.0 a	32.9 d	1198.0 d	62.2 FT
8	13.7 a	7.6 b	25.4 a	0.9 a	32.6 d	3020.7 b	72.9 T3
9	13.1 b	7.4 c	24.6 b	0.8 b	35.6 c	2787.8 b	74.7 T3
10	12.5 b	6.8 c	25.5 a	0.8 b	31.4 d	3195.5 b	68.5 FT
11	14.9 a	6.5 d	26.8 a	0.9 a	43.0 a	2011.2 c	75.0 T2
12	14.4 a	8.0 b	28.2 a	0.9 a	34.3 c	3775.2 a	71.2 T3
13	13.3 b	7.3 c	24.8 a	0.8 b	30.4 d	1514.3 d	71.6 T3
14	14.3 a	7.9 b	29.6 a	0.9 a	43.1 a	3775.5 a	71.5 T3
15	14.8 a	8.3 a	23.2 b	0.7 b	30.9 d	1664.0 d	68.1 FT
16	13.0 b	7.6 b	20.3 b	0.8 b	35.6 c	3453.3 b	66.2 FT
17	13.5 b	7.4 c	25.4 a	1.0 a	31.4 d	1144.3 d	78.2 T1
18	13.7 a	7.8 b	27.1 a	1.1 a	40.7 a	3877.5 a	73.5 T3
19	14.9 a	8.1 b	25.9 a	1.1 a	40.3 a	3103.7 b	63.0 FT
20	14.2 a	6.4 d	24.3 b	0.8 b	37.3 b	2156.8 c	70.4 T3
21	13.9 a	7.0 c	27.1 a	1.0 a	31.3 d	2078.7 c	69.2 FT
22	14.2 a	8.2 a	26.2 a	1.0 a	35.5 c	3190.3 b	72.0 T3
23	14.3 a	7.6 b	26.4 a	1.1 a	37.2 b	3523.8 b	72.7 T3
24	13.5 b	7.6 b	26.3 a	1.0 a	38.9 a	3588.3 a	72.2 T3
25	13.5 b	8.5 a	27.7 a	0.9 a	35.6 c	4287.7 a	72.7 T3
26	16.5 a	9.1 a	30.0 a	1.1 a	42.7 a	1655.5 d	67.6 FT
27	13.9 a	7.8 b	25.1 a	0.6 b	39.4 a	2150.3 c	62.7 FT
28	14.2 a	7.9 b	26.5 a	1.0 a	33.9 c	2862.5 b	65.2 FT
29	12.8 b	7.2 c	25.4 a	0.9 a	34.7 c	3462.0 b	69.5 FT
30	14.3 a	7.7 b	33.1 a	1.2 a	41.0 a	3234.8 b	77.1 T2
31	13.1 b	7.4 c	27.4 a	0.9 a	35.6 c	3158.2 b	76.2 T2
32	12.1 c	6.3 d	19.6 b	0.6 b	38.6 b	1768.2 d	70.5 T3
33	14.1 a	7.6 b	22.4 b	0.7 b	39.2 a	2234.3 c	68.6 FT
34	13.7 a	7.2 c	24.2 b	0.8 b	34.2 c	2623.7 c	71.8 T3
35	15.1 a	8.0 b	29.8 a	1.3 a	32.1 d	1440.2 d	70.7 T3
36	13.9 a	7.5 b	27.4 a	1.1 a	36.8 b	2529.2 c	66.8 FT
37	13.8 a	7.6 b	27.8 a	1.1 a	35.8 c	3873.8 a	71.3 T3
38	13.5 b	7.4 c	26.5 a	1.0 a	37.7 b	2998.0 b	68.7 FT
39	12.4 c	7.6 b	21.3 b	0.8 b	40.0 a	2108.3 c	72.0 T3
40	12.4 c	7.2 c	19.2 b	0.7 b	34.2 c	2147.8 c	69.0 FT
41	11.5 c	6.0 d	21.0 b	0.7 b	34.7 c	1692.8 d	75.2 T2
42	11.6 c	6.0 d	17.2 b	0.6 b	46.9 b	2037.7 c	74.5 T3
43	12.8 b	6.9 d	26.9 a	0.9 a	37.2 b	2804.0 b	65.7 FT
44	11.0 c	6.3 d	20.0 b	0.7 b	34.6 c	2206.2 c	65.7 FT
45	15.2 a	8.2 a	29.6 a	1.0 a	29.2 d	2535.2 c	70.0 T3
46	15.3 a	8.4 a	30.4 a	1.0 a	30.6 d	2130.3 c	69.2 FT
47	13.5 b	8.3 a	18.5 b	0.8 b	37.3 b	1043.3 d	78.8 T1
48	13.3 b	7.3 c	27.9 a	1.2 a	38.7 b	3888.5 a	69.9 FT
49	12.3 c	7.5 b	22.2 b	0.8 b	33.7 c	1064.3 d	68.8 FT
50	11.7 c	6.8 c	22.1 b	0.8 b	32.6 d	2355.2 c	69.8 FT
51	13.3 b	6.9 c	25.9 a	0.8 b	30.5 d	2799.5 b	72.3 T3
52	11.1 c	6.3 d	20.7 b	0.7 b	33.4 c	1695.7 d	72.4 T3
53	13.8 a	7.6 b	23.3 b	0.7 b	31.9 d	2366.2 c	64.6 FT
54	13.4 b	7.6 b	27.3 a	0.9 a	34.6 c	2483.0 c	72.3 T3
55	15.5 a	8.5 a	27.1 a	0.9 a	33.9 c	2352.8 c	71.5 T3
56	13.4 b	7.2 c	21.4 b	0.7 b	34.2 c	1751.2 d	73.0 T3
57	13.1 b	6.9 c	25.2 a	1.0 a	35.1 c	3075.5 b	75.4 T2
58	14.5 a	7.7 b	26.0 a	0.9 a	31.9 d	1264.2 d	70.8 T3
59	13.8 a	8.4 a	30.4 a	1.2 a	35.8 c	2719.2 c	71.5 T3
60	14.4 a	7.7 b	25.3 a	0.9 a	37.4 b	1021.2 d	73.6 T3
61	13.7 a	8.1 b	33.7 a	1.2 a	36.7 b	2132.7 c	66.8 FT
62	13.2 b	6.6 d	18.1 b	0.7 b	39.9 a	1953.8 c	68.0 FT
63	14.3 a	7.3 c	30.5 a	1.0 a	33.0 d	2840.7 b	71.6 T3
64	13.5 b	6.8 c	23.0 b	1.0 a	37.6 b	2206.0 c	70.2 T3
65	13.3 b	6.8 c	26.6 a	0.8 b	32.1 d	2374.8 c	76.8 T2
66	14.5 a	7.0 c	23.8 b	0.7 b	31.0 d	2344.7 c	66.1 FT
67	11.7 c	7.0 c	26.6 a	0.8 b	30.5 d	2575.7 c	69.0 FT
68	12.5 c	7.0 c	23.7 b	0.9 b	38.3 b	2164.7 c	67.8 FT
69	14.1 a	7.3 c	27.3 a	1.1 a	35.8 c	2236.2 c	70.0 T3
70	13.3 b	7.7 b	20.3 b	0.8 b	37.3 b	1675.3 d	64.0 FT
71	12.9 b	7.4 c	26.0 a	0.9 a	35.6 c	2666.8 c	70.7 T3
72	14.1 a	7.6 b	29.7 a	1.1 a	34.9 c	1909.7 d	66.6 FT
73	14.1 a	7.9 b	25.8 a	0.9 a	38.4 b	2479.8 c	66.0 FT
74	14.3 a	8.1 b	28.4 a	1.1 a	34.8 c	2385.7 c	72.0 T3
75	16.5 a	9.1 a	26.6 a	1.1 a	40.7 a	2498.8 c	68.2 FT
76	13.2 b	7.5 b	28.2 a	1.0 a	31.7 d	2215.5 c	76.9 T2
77	14.2 a	7.9 b	31.1 a	1.0 a	33.7 c	2938.5 b	71.9 T3
78	14.3 a	7.1 c	26.6 a	1.0 a	38.6 b	1849.3 d	71.3 T3
79	13.2 b	7.0 c	23.3 b	0.9 b	35.7 c	2626.3 c	72.8 T3
80	12.3 c	7.4 c	25.4 a	0.9 a	33.8 c	2947.8 b	71.4 T3
81	12.0 c	6.9 c	24.8 a	0.8 b	35.4 c	2430.7 c	69.4 FT
82	14.6 a	7.6 b	26.5 a	0.9 a	34.6 c	3576.5 a	67.9 FT
83	15.5 a	8.6 a	27.3 a	1.0 a	33.3 c	927.3 d	62.1 FT
84	13.7 a	8.1 b	29.4 a	1.0 a	35.3 c	3895.0 a	75.1 T2
85	12.6 b	6.9 c	25.7 a	0.9 a	32.9 d	2178.7 c	74.9 T3
86	14.3 a	7.2 c	26.2 a	0.9 a	36.5 b	2634.1 c	70.0 T3
87	12.4 c	7.0 c	21.5 b	0.7 b	32.7 d	2195.5 c	68.6 FT
88	14.7 a	8.0 b	29.4 a	1.0 a	36.5 b	1704.5 d	75.8 T2
89	13.3 b	7.3 c	31.2 a	1.0 a	31.9 d	3085.5 b	75.7 T2
90	14.7 a	7.8 b	27.6 a	1.0 a	33.3 c	4247.5 a	74.8 T3
91	12.7 b	7.1 c	27.3 a	1.0 a	32.9 d	2365.2 c	74.9 T3
92	14.7 a	7.6 b	28.9 a	1.2 a	35.1 c	2671.3 c	69.8 FT
93	15.1 a	8.5 a	29.4 a	1.1 a	39.0 b	3501.2 b	74.0 T3
94	14.7 a	7.9 b	30.4 a	1.1 a	37.1 b	2966.3 b	67.6 FT
95	11.7 c	6.2 d	20.1 b	0.7 b	30.5 d	1747.8 d	74.6 T3
96	13.7 a	7.0 c	24.4 b	0.9 a	39.3 a	1824.0 d	71.0 T3
97	13.2 b	7.3 c	25.7 a	1.0 a	34.6 c	3408.2 b	74.7 T3
98	12.3 c	6.9 c	28.2 a	0.9 b	29.2 d	3993.7 a	75.9 T2
99	11.2 c	6.5 d	22.7 b	0.7 b	32.6 d	1671.5 d	71.6 T3

Figura 14. Agrupamento de médias de caracteres agrônômicos medidos em pós-colheita em 99 genótipos de trigo cultivados em Capão do Leão-RS, usando o teste Scott Knott ($p \leq 0.05$). As médias foram convertidas em um *heat map* para facilitar a visualização. NEE - número de espiguetas por espiga (n°); CE - comprimento de espiga (cm); MGE - massa de grãos por espiga (g); NGE - número de grãos por espiga (n°); Prod - produtividade (kg ha^{-1}); P1000 - peso de 1000 grãos (g) e PH - peso hectolitro (kg hL^{-1}). Classificação do trigo de acordo com PH (T1 - tipo 1: ≥ 78 ; T2 - tipo 2: ≥ 75 ; T3 - tipo 3: ≥ 72 e FT - fora de tipo: ≤ 72) baseado em Brasil, 2010.

Na coleção estudada, o número de grãos por espiga variou de 17 a 33, sendo os genótipos divididos em duas categorias, de 17 a 24 e de 25 a 33 grãos (Figura 14). Resultados similares aos encontrados por Bevilaqua et al. (2003). Como mencionado anteriormente, o aumento de produtividade em trigo tem sido obtido através do aumento do número de grãos por espiga (WOLDE et al., 2018). Mas pode-se aumentar ainda mais o número de grãos através do aumento da fertilidade das flores, ou seja, redução do aborto, já que a espiguetas de trigo pode produzir até 12 primórdios florais, porém 70% deles abortam. O gene *GNI1* (*Grain Number Increase 1*) foi identificado como regulador da fertilidade de flores em trigo, e os autores demonstraram que o alelo mutante *105Y*, com função reduzida, melhora a fertilidade da flor e promove o aumento do número de grãos, sem afetar o número de espigas ou espiguetas por espiga (SAKUMA et al., 2019). Esse gene é um potencial candidato para programas de melhoramento para aumento no número de grãos.

Neste estudo, a massa de grãos da espiga variou de 0.6 g a 1.3 g (Figura 14). Dencic et al. (2000) ao avaliar 30 cultivares de trigo verificaram que a massa média de grão da espiga foi de 1,21 g. Knežević et al. (2015) encontraram valores mais elevados, com médias variando de 1.95 g a 2.32 g. Essa variação pode ser explicada pelo fato que a massa de grãos da espiga ou produtividade de grãos da espiga depende do número de espiguetas por espiga, número de grãos e tamanho de grãos por espiguetas ou espiga. Ocorrem muitas interações e mecanismos de compensação entre esses componentes, que variam de acordo com genótipo, ambiente e interação (PHILIPP et al., 2018; SLAFER et al., 2014), impactando diretamente a produtividade de grãos da espiga. Além disso, foi observado ao longo da condução do experimento, em alguns genótipos, a presença de fungos nas espigas, o que pode ter colaborado para a queda no enchimento dos grãos, acarretando em valores mais baixos que os habitualmente encontrados. De acordo com Reis e Casa (2007), na região Sul do país as doenças foliares do trigo são as principais causadoras da diminuição do rendimento de grãos devido as condições climáticas mais propícias para o estabelecimento desses patógenos.

Assim como o aumento do número de grãos por espiga, o peso de 1000 grãos também foi responsável pelo aumento de produtividade em trigo nas últimas décadas (FENG et al., 2018). Neste estudo, o peso de 1000 grãos variou de 29 g a 43 g, com os

genótipos divididos em quatro categorias (Figura 14). Valores similares aos encontrados por Silva et al. (2015) e Coelho et al. (2016). O peso de 1000 grãos depende do número de espiguetas por espiga, do número de grãos por espiguetas e do peso de grãos, devido aos mecanismos de compensação. Além disso, a posição do grão na espiga também exerce efeito sobre o peso de 1000 grãos. As espiguetas do meio tendem a ter mais grãos e mais pesados que as espiguetas basais e superiores, e a posição do grão na espiguetas também influencia seu peso. Por isso, uma das estratégias para aumentar o peso de 1000 grãos e conseqüentemente a produtividade, é aumentar o número e o peso do grão em determinadas posições da espiga ou espiguetas (FENG et al., 2018; HE et al., 2000).

Os componentes de rendimento em trigo são multifacetados, abrangendo dois parâmetros principais, a produtividade de grãos por espiga e produtividade de grãos por área. A produtividade de grãos por área depende do número de grãos por espiga, peso de grãos e número de espigas por área (PHILIPP et al., 2018; SLAFER et al., 2014). Como recentemente mencionado, há mecanismos de compensação entre esses caracteres, fazendo com que frequentemente ocorra uma correlação negativa entre peso de grãos e número de grãos (GEGAS et al., 2010). Neste trabalho, a produtividade de grãos por área variou de 927 kg.ha⁻¹ a 4748 kg.ha⁻¹, com cultivares divididas em quatro categorias, de 4748 kg.ha⁻¹ a 3576 kg.ha⁻¹, de 3523 kg.ha⁻¹ a 2787 kg.ha⁻¹, de 2723 kg.ha⁻¹ a 1953 kg.ha⁻¹ e de 1909 a 927 kg.ha⁻¹ (Figura 14). As categorias intermediárias representam as médias de produtividade de trigo nos últimos anos (EMBRAPA, 2020). As diferenças intrínsecas de cada cultivar nos caracteres associados a produtividade e a combinação desses caracteres, como demonstrado neste estudo, explicam a variação de produtividade observada entre os genótipos, e demonstra o quanto complexa é a seleção de componentes de rendimento para aumento de produtividade.

No Brasil, devido a Instrução Normativa nº38 (BRASIL, 2010), o peso hectolitro (PH) determina a aceitação e comercialização do trigo. Quanto maior o valor do peso hectolitro, maior será o rendimento e a qualidade da farinha. Na coleção estudada, apenas dois genótipos foram classificados como tipo 1 (≥ 78), 11 genótipos como tipo 2 (≥ 75) e o restante como tipo 3 (≥ 72) ou sem categoria (< 72) (Figura 14). Além das interações genéticas, o peso hectolitro é influenciado negativamente pela baixa

disponibilidade de água e altas temperaturas, que interferem na produção e distribuição de fotoassimilados (SOARES et al., 2021; CAZETTA et al., 2008), o que pode explicar os baixos valores para esse caráter na grande maioria dos genótipos. Outros estudos avaliando qualidade de cultivares brasileiras foram desenvolvidos, porém com número bem reduzido de genótipos, e nesse caso, os autores verificaram valores de PH variando de 74 a 80 (COSTA et al., 2008; GUTKOSKI et al., 2008). O peso hectolitro é um dos caracteres que deve ser considerado em programas de melhoramento no Brasil.

3.2. Variabilidade genética em genótipos de trigo cultivados no Sul do Brasil

No último século o melhoramento genético de trigo possibilitou um ganho genético em produtividade de 1% ano⁻¹ (XU et al., 2017). Entretanto, as práticas de melhoramento têm contribuído para o estreitamento da base genética do trigo, pois, a maioria das variedades locais (*landraces*) foram continuamente substituídas por variedades modernas, desenvolvidas a partir de um número reduzido de *landraces*. Uma cultura com base genética estreita representa risco de vulnerabilidade genética, ou seja, a ocorrência de mutações em insetos pragas e patógenos, e mudanças climáticas poderiam causar estresses que as cultivares elite não poderiam tolerar, e então ocasionar graves perdas na produtividade. Além disso, futuramente, a baixa variabilidade pode dificultar o processo de melhoramento, estagnando o ganho genético para produtividade (REIF et al., 2005). Por isso, o estudo da variabilidade genética é indispensável em programas de melhoramento genético, auxiliando na seleção de linhagens com maior variabilidade genética e na introdução de caracteres de interesse (MELLERS et al., 2020).

Na coleção estudada, os genótipos de trigo foram distribuídos em sete grupos contendo mais do que um genótipo (Figura 15), indicando que há variabilidade para os caracteres agrônômicos analisados. O maior grupo foi composto por 28 genótipos (laranja), enquanto os menores apresentaram apenas 7 e 8 genótipos (verde claro e azul claro). Nos demais grupos foram encontrados 18 (azul), 15 (amarelo), 12 (violeta) e 10 (púrpura) genótipos. O genótipo 1 (TBIO Sossego) não se agrupou com nenhum outro. A variabilidade genética observada pode ter contribuído com ganho genético em produtividade de 33.9 kg.ha⁻¹.ano⁻¹ observado no Brasil nos últimos 30 anos, o que significa aumento de 1.28% ano⁻¹, e a não estagnação do ganho genético até o início do

século 21. No entanto, esse ganho anual não é suficiente para atender a demanda prevista para 2050, e para levar o Brasil a autossuficiência de trigo (WOYANN et al., 2019). Uma das alternativas seria a introdução de novas fontes de variabilidade genética nos programas. Para alguns melhoristas a introdução de acessos selvagens ou *landraces* em blocos de cruzamento, pode significar retrocesso no ganho genético em produtividade e uniformidade obtidos até o momento. No entanto, deve-se considerar alguns episódios que ocorreram na história do melhoramento, como por exemplo o cruzamento Norin-10/Brevor, feito pelo ganhador do Prêmio Nobel, Norman E. Borlaug, que introduziu os alelos de nanismo *Rht-B1* e *Rht-D1*. Esse cruzamento possibilitou o desenvolvimento de variedades semi-anãs utilizadas na 'Revolução Verde'. Os alelos de nanismo de Norin-10 foram obtidos de uma *landrace* japonesa (*Shiro Daruma*) (TADESSE et al., 2019). Outra alternativa é a indução de mutações utilizando agentes físicos ou químicos, que já vem sendo utilizada em trigo e foi responsável pelo desenvolvimento de muitas cultivares (VENSKE et al. 2019).

De maneira geral, os grupos abrigaram genótipos desenvolvidos por todas/maioria empresas, demonstrando que os programas de melhoramento compartilham da variabilidade disponível, ou seja, apresentam fontes similares de variabilidade para utilização nos blocos de cruzamento. Resultado similar foi encontrado por Scherlosky et al. (2018), que ao caracterizar 186 genótipos de trigo desenvolvidos no Brasil e 19 genótipos estrangeiros, com 10.049 marcadores SNPs (*Single Nucleotide Polymorphism* - Polimorfismo de Nucleotídeo Único), também verificaram que a variabilidade é igualmente distribuída entre as empresas de melhoramento. Os autores atribuem esse perfil ao 'direito do melhorista' (Lei 9456 de 1997, art. 10, inciso III), que permite o uso de genótipos comerciais em cruzamentos para desenvolver novas cultivares.

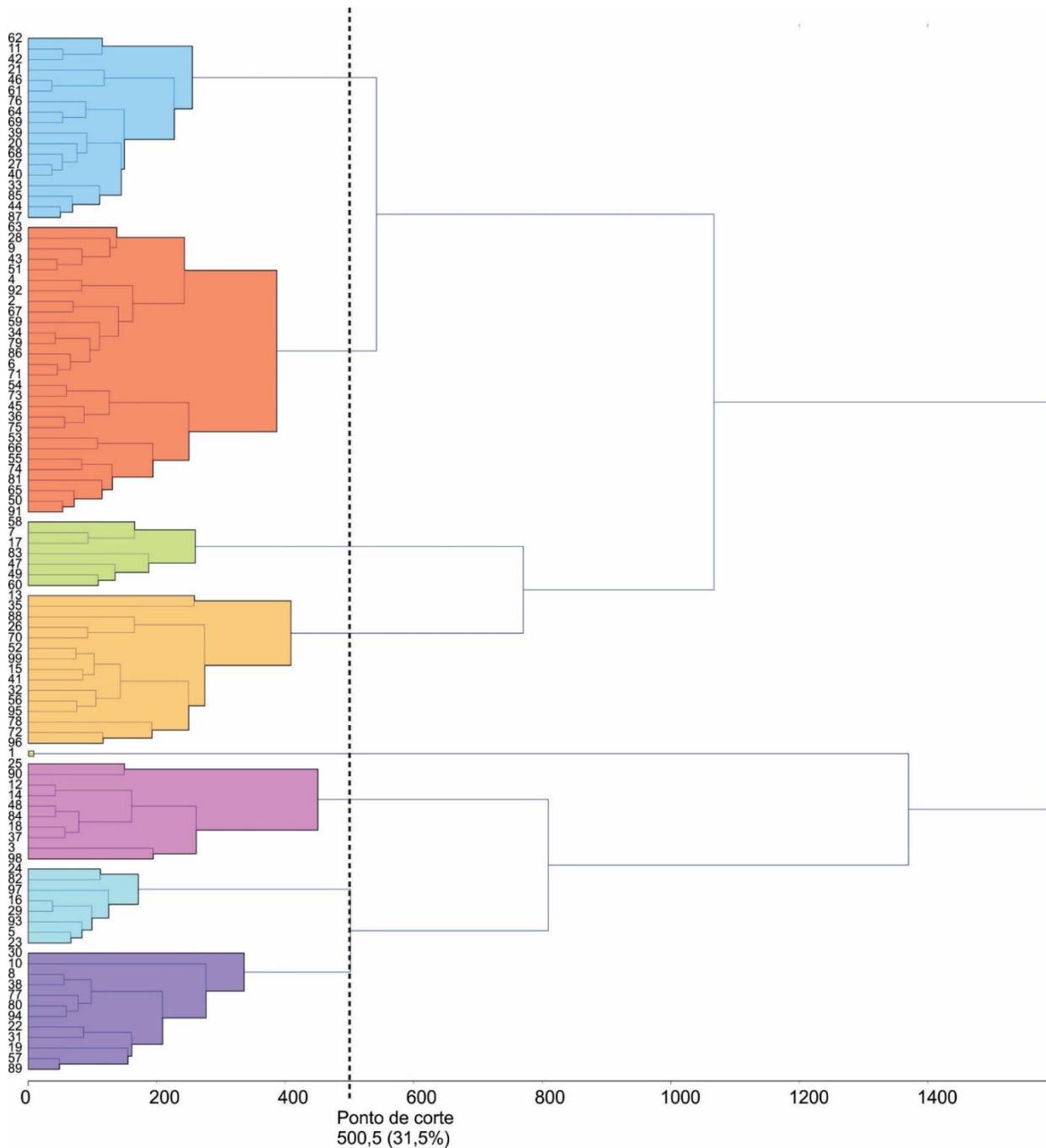


Figura 15. Agrupamento hierárquico obtido pelo método UPGMA (*Unweighted Pair Group Method Arithmetic Mean*) a partir da distância Euclidiana, em 99 genótipos de trigo cultivados em Capão do Leão-RS, considerando os caracteres, DE – data de emergência; DF – data de florescimento; DM – data de maturação; NAF: número de afilhos férteis; AP – altura de planta; NEE – número de espiguetas por espiga; CE – comprimento de espiga; MGE – massa de grãos por espiga; NGE – número de grãos por espiga; P – produtividade; P1000 – peso de 1000 grãos; e PH – peso hectolitro. Ponto de corte = média + k (1.25) * desvio padrão.

3.3. Herdabilidade no sentido amplo de caracteres agronômicos em trigo

A herdabilidade de um caráter não é estática, pois as constituições genéticas podem mudar, o ambiente pode mudar e a interação do genótipo com o ambiente também pode mudar (WRAY; VISSCHER, 2008). Por isso, é importante desenvolver pesquisas de estimativa de herdabilidade de caracteres agronômicos com diferentes genótipos e diferentes ambientes de cultivo. Neste estudo a herdabilidade foi categorizada em baixa (0-30%); moderada (30-60%) e alta (>60%) (ROBINSON et al., 1951).

A data de emergência apresentou H^2 moderada (56.1%) (Tabela 3). Sabe-se que muitos fatores ambientais podem afetar data de emergência do trigo, sendo a temperatura e o potencial hídrico os mais importantes (WANG et al., 2009; GAN et al., 1992; LAFOND; FOWLER, 1989). Da mesma forma, fatores genéticos também apresentam influência sobre data de emergência em trigo, por exemplo, a taxa de alongação e comprimento do coleóptilo, determinados pelo genótipo, são correlacionados positivamente com a emergência (SCHILLINGER et al., 1998).

A data de florescimento teve H^2 considerada alta (75.6%) (Tabela 3). Valor menor do encontrado por Amin et al. (2015), que verificaram H^2 de 96.5% para esse caráter. Essa diferença pode ser explicada pelos efeitos genéticos e ambientais, que foram muito distintos entre os estudos. O florescimento pode ser determinado por sinais externos como baixas temperaturas (requerimento de vernalização) e dias longos (sensibilidade ao fotoperíodo), e sinais internos (precocidade *per se*). Estudos de mapeamento demonstram que o requerimento de vernalização e sensibilidade ao fotoperíodo são controlados majoritariamente por genes principais, enquanto que precocidade é poligênica (ROUSSET et al., 2011). Mas, diferente do trigo de inverno, o trigo de primavera requer pouco incentivo de vernalização e fotoperíodo para florescimento (HYLES et al., 2020; CHOUARD, 1960), sugerindo que outros fatores ambientais também podem influenciar a data de florescimento.

Para data de maturação, também foi verificado alta herdabilidade H^2 (67.1%) (Tabela 3). Kumar et al. (2014) e Amin et al. (2015) também encontraram alta herdabilidade H^2 para esse caráter, porém em valores mais elevados, 92% e 83%, respectivamente. A maturação de sementes é controlada por quatro genes/reguladores principais em *Arabidopsis*, e ortólogos desses genes foram encontrados em trigo, o que

pode explicar a alta herdabilidade observada. Genes reguladores de maturação de sementes apresentam efeitos pleiotrópicos sobre caracteres morfológicos e fisiológicos, como dormência de sementes, que é importante no controle da germinação pré-colheita. Por isso, quando se estiver fazendo seleção para o caráter maturação de semente deve-se considerar o efeito sobre a dormência/germinação pré-colheita (RIKIISHI; MAEKAWA, 2014).

O número de afilhos férteis apresentou herdabilidade H^2 de 81.5% (Tabela 3), que difere consideravelmente do observado por Bilgrami et al. (2020) e Haydar et al. (2020), que detectaram H^2 de 43% e 14%, respectivamente. Esses resultados demonstram o quanto a herdabilidade é dinâmica em função do genótipo e do ambiente, já que nos três estudos as constituições genéticas e os ambientes são diferentes. Com relação ao controle genético, sabe-se que quatro genes foram identificados como responsáveis pela ausência de afilhos em trigo e que a maior parte da variação para esse caráter é controlada por QTLs (BILGRAMI et al., 2020).

Foi encontrada alta H^2 para altura de planta (85.7%) (Tabela 3), similar aos valores observados por Carmargo e Oliveira (1983) (87%) e Lozada et al. (2019) (81%), mesmo utilizando delineamentos genéticos distintos do aplicado nesse estudo. Em trigo, os principais genes de nanismo são *Rht1* e *Rht2*, que reduzem a altura da planta devido a menor resposta a giberelina, com efeito pleiotrópico no número e produtividade de grãos (ZANKE et al., 2014). No entanto, já foram identificados 23 genes *Rht* em trigo, e além disso, 50 QTLs para altura de plantas, localizados em todos os cromossomos, também foram identificados (TIAN et al., 2017).

O número de espiguetas por espiga mostrou alta H^2 (68.5%) (Tabela 3), parecido com o valor encontrado por Amin et al. (2015), que verificaram H^2 de 70%. No entanto, para Sidwell et al. (1976) e Camargo et al. (1987), o número de espiguetas por espiga apresentou H^2 moderada, com valores de 41% e 54%, respectivamente. Estudos demonstram que o número de espiguetas por espiga é controlado por muitos genes, com vários QTLs localizados no cromossomo 2D, e fortemente influenciado pelo ambiente (DENG et al., 2019; ZHOU et al., 2017), por isso a herdabilidade é dinâmica de acordo com ambiente e constituição genética.

Para comprimento da espiga verificou-se herdabilidade alta (75.7%) (Tabela 3), valor intermediário aos encontrados por Gashaw et al. (2010) e Sohail et al. (2018), que observaram 89% e 57%, respectivamente, ao estudar outras constituições genéticas em outros ambientes. Existem três locos conhecidos que controlam comprimento de espiga em trigo hexaploide, *q/Q*, *C* e *s/S*. No entanto, a temperatura, condições de luz e duração da fase de desenvolvimento da espiga são determinantes no comprimento da espiga (revisado por WOLDE et al., 2019), o que pode explicar a alteração da herdabilidade de acordo com a ambiente.

O número de grãos por espiga apresentou H^2 moderada (55.5%) (Tabela 3), diferindo dos valores observados por Sidwell et al. (1976), Gashaw et al. (2010) e Amin et al. (2015), que obtiveram 27%, 75% e 41%, respectivamente. Essa variação demonstra a importância do monitoramento da herdabilidade de acordo com o ambiente e com a constituição genética do germoplasma local. O número de grãos por espiga é determinado pela fertilidade da flor, e ao longo da evolução, a fertilidade em trigo aumentou, e as variedades atuais apresentam de 3 a 5 grãos por espiguetas. Já foram mapeados vários QTLs que controlam o número de grãos por espiga. Entretanto, a fertilidade das flores, diretamente relacionada com o número de grãos por espiga, é controlada principalmente pelo loco *Grain Number Increase 1 (GNI1)* alelo mutante *105Y* (SAKUMA et al., 2019, SUKUMARAN et al., 2018).

A massa de grãos da espiga apresentou H^2 de 50.1% (moderada) (Tabela 3). Sohail et al. (2018) encontraram valor um pouco superior, 62%. A massa de grãos da espiga é determinada pelo número de grãos por espiga e peso de grão; e o comprimento de espiga e o número de espiguetas por espiga tem forte associação genética com número de grãos por espiga. A massa de grãos da espiga é controlada por vários QTLs, sendo que qualquer desses QTLs é associado a pelo menos um dos quatro componentes que a determinam (CUI et al., 2013). A complexidade do controle genético da massa de grão da espiga explica sua H^2 moderada e as diferenças nos valores de H^2 entre ambientes e constituições genéticas.

Para o peso de 1000 grãos foi observada alta H^2 (76.2%) (Tabela 3), similar aos estudos desenvolvidos por Sohail et al. (2018) e Gashaw et al. (2010), que encontraram 83% e 80%, respectivamente. Porém, para Amin et al. (2015), o valor de H^2 para esse

caractere foi 55%. Tem sido demonstrado que apesar de apresentar controle poligênico, o peso de mil grãos é fenotipicamente estável e com alta herdabilidade. Entretanto, mais de 100 QTLs associados a esse caractere agrônomico foram identificados, os quais muitos não são detectados entre ambientes, explicando uma pequena fração da variação fenotípica, além de apresentar forte interação epistática entre QTL x genótipo e QTL x QTL (revisado por KUMARI et al., 2018).

A produtividade apresentou H^2 de 77.2% (Tabela 3), próximo ao obtido por Amin et al. (2015) (69%), diferindo dos resultados verificados por Gashaw et al. (2010) (47%) e Sidwell et al. (1976) (36%). A produtividade de grãos em trigo é influenciada por componentes agrônomicos como altura de planta, índice de colheita, biomassa total, número de afilhos férteis, número de grãos por espiga, comprimento da espiga, número de espiguetas por espiga, peso de mil grãos, peso de grãos da espiga; e também por caracteres fisiológicos como temperatura do dossel, conteúdo de clorofila, e taxa fotossintética. Esses componentes são controlados por muitos QTLs, que podem ou não ser compartilhados (TSHIKUNDE et al., 2019), e influenciados de forma diferenciada pelo ambiente. Ainda, como descrito anteriormente, ocorrem interações metabólicas entre esses componentes. Essa complexidade explica as alterações nos valores de herdabilidade, e demonstra a dificuldade de alcançar a cultivar ideal em termos de produtividade, mesmo que em alguns casos a herdabilidade seja considerada alta.

O único caráter que apresentou H^2 baixa foi o peso hectolitro (25%) (Tabela 3), contrastando com os valores encontrados por Barnard et al. (2002), Kaya e Akura (2014), Goel et al. (2019) e Chen et al. (2020) que ao estudar outros genótipos, em outros delineamentos genéticos e em outros ambientes observaram H^2 de 67%, 42%, 76% e 75%, respectivamente. O peso hectolitro é controlado por vários QTLs (CHEN et al., 2020; GOEL et al., 2019). Esses QTLs podem interagir de forma diferenciada com o ambiente, e com os demais genes de cada constituição genética, o que pode explicar a amplitude de variação de H^2 para esse caráter.

4. CONCLUSÃO

Na coleção de trigo estudada há variabilidade genética para os caracteres agrônomicos relacionados a ciclo e produtividade. A herdabilidade no sentido amplo para

produtividade foi considerada alta, assim como para maioria dos caracteres agronômicos estudados, sugerindo que é possível a obtenção de ganho genético nesse ambiente. Entretanto, os programas de melhoramento devem considerar a ampliação da variabilidade através da introdução de novas fontes de genes e alelos ou a indução de mutações.

REFERÊNCIAS

- ALBERTO, C.M.; STRECK, N.A.; WALTER, L.C.; ROSA, H.T.; BRACKMANN, A.; OLIVEIRA, F.B.; ZANON, A.J.; FAGUNDES, L.K. Vernalization response of brazilian wheat cultivars. **Bragantia**, v.68, n. 2, p. 535-543, 2009.
- AMIN, M.F.; HASAN, M.; BARMA, N.C.D., RAHMAN, M.M.; HASAN, M.M. Variability and heritability analysis in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes. **Bangladesh Journal of Agricultural Research**, v.3, n.40, p. 435-450, 2015.
- ANZOOMAN, M.; CHRISTOPHER, J.; MUMFORD, M.; DANG, Y.P.; MENZIES, N.W.; KOPITTKE, P.M. Selection for rapid germination and emergence may improve wheat seedling establishment in the presence of soil surface crusts. **Plant and Soil**, v.426, n.1, p. 227-239, 2018.
- BARNARD, A.D.; LABUSCHAGNE, M.T.; VAN NIEKERK, H.A. Heritability estimates of bread wheat quality traits in the Western Cape province of South Africa. **Euphytica**, v.127, p. 115-122, 2002.
- BEVILAQUA, G.P.; LINHARES, A.G.; DE SOUSA, C.N.A. Caracterização de genótipos de trigo do bloco de cruzamento da Embrapa Trigo, RS, Brasil. **Ciência Rural**, v.33, n.5, p. 789-797, 2003.
- BILGRAMI, S.S.; RAMANDI, H.D.; SHARIATI, V.; RAZAVI, K.; TAVAKOL, E.; FAKHERI, B.A.; NEZHAD, N.M.; GHADERIAN, M. Detection of genomic regions associated with tiller number in Iranian bread wheat under different water regimes using genome-wide association study. **Scientific Reports**, v.10, n.14034, 2020.
- BLARY, A.; JENCZEWSKI, E. Manipulation of crossover frequency and distribution for plant breeding. **Theoretical and Applied Genetics**, v.132, p. 575-592, 2019.
- BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. **Instrução Normativa 38/2010**. República Federativa do Brasil, Brasília-DF, 2010.
- CAMARGO, C.E.O. Wheat breeding, XIII: variance, heritability and correlations in wheat crosses for grain yield and tolerance to aluminum toxicity. Qualidade industrial de cultivares de trigo e triticales submetidos à adubação nitrogenada no sistema de plantio direto. **Bragantia**, v.46, n.1, p. 73-89, 1987.
- CAMARGO, C.E.O.; FELÍCIO, J.C.; FERREIRA FILHO, A.W.P.; FREITAS, J.G.; BARROS, B.C.; CASTRO, J.L.; SABINO, J.C.; ROCHA JUNIOR, L.S. Melhoramento do trigo: XXI. Avaliação de linhagens em diferentes regiões paulistas. **Bragantia**, v.48, n.1, p. 53-71, 1989.
- CAMARGO, C.E.O.; OLIVEIRA, O.F. Melhoramento do trigo: V. Estimativas da herdabilidade e correlações entre altura, produção de grãos e outros caracteres agrônômicos em trigo. **Bragantia**, v.42, n.1, p. 131-148, 1983.

CAZETTA, D.A.; FORNASIERI FILHO, D.; ARF, O.; GERMANI, R. Qualidade industrial de cultivares de trigo e triticales submetidos à adubação nitrogenada no sistema de plantio direto. **Bragantia**, v.67, n.3, p. 741-750, 2008.

CHEN, H.; BEMISTER, D.H.; IQBAL, M.; STRELKOV, S.E.; SPANER, D.M. Mapping genomic regions controlling agronomic traits in spring wheat under conventional and organic managements. **Crop Science**, v.60, n.4, p. 2038-2052, 2020.

CHOUARD, P. Vernalization and its relations to dormancy. **Annual Review of Plant Physiology**, v.11, p.191-238, 1960.

COELHO, M.A.O.; TORRES, G.A.M.; CECON, P.R.; SANTANA, F.M. Época de semeadura reduz a incidência da brusone do trigo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 51, n. 5, p.631-637, 2016.

COSTA, M.G.; SOUZA, E.L.; STAMFORDI, T.L.M.; ANDRADE, S.A.C. Qualidade tecnológica de grãos e farinhas de trigo nacionais e importados. **Ciência e Tecnologia de Alimentos**, v.28, n.1, p. 220-225, 2008.

CRUZ, C.D. Genes - a software package for analyses in experimental statistics and quantitative genetics. **Acta Scientiarum. Agronomy**. v. 35 p. 271-276, 2013.

CUI, F.; ZHAO, C.; LI, J.; XINGFENG L.I.; BAO, Y.; LI, J.; JI, J.; WANG, H. Kernel weight per spike: what contributes to it at the individual QTL level? **Molecular Breeding**, v.31, p. 265-278, 2013.

DE LEON, N. JANNINK, J.L.; EDWARDS, J.W.; KAEPLER, S.M. Introduction to a Special Issue on Genotype by Environment Interaction. **Crop Science**, v.56, n.5, p. 2081-2089, 2016.

DEMŠAR, J.; CURK, T.; ERJAVEC, A.; GORUP, Č.; HOČEVAR, T.; MILUTINOVIČ, M.; MOZINA, M.; POLAJNAR, M.; TOPLAK, M.; STARI, A.; STAJDOHAR, M.; UMEK, L.; ZAGAR, L.; ZBONTAR, J.; ZITNIK, M.; ZUPAN, B. Orange: data mining toolbox in Python. **The Journal of Machine Learning Research**, v. 14, n. 1, p. 2349-2353, 2013.

DENCIC, S.; KASTORI, R.; KOBILJSKI, B.; DUGGAN, B. Evaluation of grain yield and its components in wheat cultivars and landraces under near optimal and drought conditions. **Euphytica**, v.113, p. 43-52, 2000.

DENG, M.; WU, F.; ZHOU, W.; LI, J.; SHI, H.; WANG, Z.; LIN, Y.; YANG, X.; WEI, Y.; ZHENG, Y.; LIU, Y. Mapping of QTL for total spikelet number per spike on chromosome 2D in wheat using a high-density genetic map. **Genetics and Molecular Biology**, v.42, n.3, p. 603-610, 2019.

EMBRAPA. **Trigo com boas perspectivas para 2020**. Disponível em <https://www.embrapa.br/en/busca-de-noticias/-/noticia/52395260/artigo-trigo-com-boas-perspectivas-para-2020>. Acesso em 04 de março de 2021.

FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F.C. **Introduction to Quantitative Genetics**. Pearson Prentice Hall, Harlow, Ed.4, 2005.

FENG, F.; HAN, Y.; WANG, S.; YIN, S.; PENG, Z.; ZHOU, M.; GAO, W.; WEN, X.; QIN, X.; SIDDIQUE, K.H.M. The Effect of Grain Position on Genetic Improvement of Grain Number and Thousand Grain Weight in Winter Wheat in North China. **Frontiers in Plant Science**, v.9, p.129, 2018.

FLOHR, B.M.; HUNT, J.R.; KIRKEGAARD, J.A.; RHEINHEIMER, B.; SWAN, T.; GOWARD, L.; EVANS, J.R.; BULLOCK, M. Deep Soil Water-Use Determines the Yield Benefit of Long-Cycle Wheat. **Frontiers in Plant Science**, v.11, p. 548, 2020.

GALLAGHER, J.N.; BISCOE, P.V.; SCOTT, R.K.; Barley and its environment. V Stability of grain weight. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v.12, p.319-336, 1975.

GAN, Y., STOBBE, E.H.; MOE, J. Relative Date of Wheat Seedling Emergence and Its Impact on Grain Yield. **Crop Science**. v.32, p. 1275-1281, 1992.

GAO, L.L.; TURNER, M.K.; CHAO, S. M.; KOLMER, J.; ANDERSON, J.A.; Genome wide association study of seedling and adult plant leaf rust resistance in elite spring wheat breeding lines. **PLoS One**, v.11, n. 2, e0148671, 2016.

GASHAW, A.; MOHAMMED, H.; SINGH, H. Genotypic variability, heritability, genetic advance and associations among characters in Ethiopian durum wheat (*Triticum durum* Desf.) accessions. **East African Journal of Sciences**, v.4, n.1, p. 27-33, 2010.

GEGAS, V.C.; NAZARI, A.; GRIFFITHS, S.; SIMMONDS, J.; FISH, L.; ORFORD, S.; SAYERS, L. DOONAN, J.H.; SNAPE, J.W. A genetic framework for grain size and shape variation in wheat. **The Plant cell**, v.22, n.4, p. 1046-56, 2010.

GENAEV, M.A.; KOMYSHEV, E.G.; SMIRNOV, N.V.; KRUCHININA, Y.V.; GONCHAROV, N.P.; AFONNIKOV, D.A. Morphometry of the Wheat Spike by Analyzing 2D Images. **Agronomy**. v.9, n.7, p.390, 2019.

GIRI, G.S.; SCHILLINGER, W.F. Seed Priming Winter Wheat for Germination, Emergence, and Yield. **Crop Science**, v.43, p. 2135-2141, 2003.

GOEL, S.; SINGH, K.; SINGH, B.; GREWAL, S.; DWIVEDI, N.; ALQARAWI, A.A.; ABD ALLAH, E.F.; AHMAD, P.; SINGH, N.K. Analysis of genetic control and QTL mapping of essential wheat grain quality traits in a recombinant inbred population. **PLoS One**, v.14, n.3, e0200669, 2019.

GOVINDARAJ, M.; VETRIVENTHAN, M.; SRINIVASAN, M. Importance of Genetic Diversity Assessment in Crop Plants and Its Recent Advances: An Overview of Its Analytical Perspectives. **Genetics Research International**, v.2015, 2015.

GRASSINI, P.; ESKRIDGE, K.M.; CASSMAN, K.G. Distinguishing between yield advances and yield plateaus in historical crop production trends. **Nature Communications**, v.4, n.1 p. 1-11, 2013.

GUTKOSKI, L.C.; DURIGONII, A.; MAZZUTTI, S.; SILVA, A.C.T.; ELIAS, M.C. Efeito do período de maturação de grãos nas propriedades físicas e reológicas de trigo. **Ciência e Tecnologia de Alimentos**, v.28, n.4, p. 888-894, 2008.

HAYDAR, F.M.A.; AHAMED, M.S.; SIDDIQUE, A.B.; UDDIN, G.M.; BISWAS, K.L.; ALAM, M.F. Estimation of genetic variability, heritability and correlation for some quantitative traits in wheat (*Triticum aestivum* L.). **Journal of Bio-Science**, v.28, p. 81-86, 2020.

HE, M.R.; WANG, Z.L.; ZHANG, J.C. Distribution of photoassimilate to different parts of wheat ear after anthesis and its relation to kernel weight per ear. **Acta Agronomica Sinica**, v.2, p. 190-194, 2000.

HOLLAND, J.B.; CERVANTES-MARTINEZ, C.T. Estimating and interpreting heritability for plant breeding. **Plant Breeding Reviews**, v.22, p. 9-112, 2003.

HYLES, J.; BLOOMFIELD, T.; HUNT, J.R.; TRETOWAN, R.M.; TREVASKIS, B. Phenology and related traits for wheat adaptation. **Heredity**, v.125, p. 417-430, 2020.

IJAZ, U.S.; KASHIF, M. Genetic study of quantitative traits in spring wheat through generation means analysis. **American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences**, v.13, p. 191-197, 2013.

KAMRAN, A.; IQBAL, M.; SPANER, D. Flowering time in wheat (*Triticum aestivum* L.): a key factor for global adaptability. **Euphytica**, v.197, p. 1-26, 2014.

KAYA, Y.; AKCURA, M. Effects of genotype and environment on grain yield and quality traits in bread wheat (*T. aestivum* L.). **Food Science and Technology**, v.34, n.2, p. 386-393, 2014.

KHOBRA, R.; SAREEN, S.; MEENA, B. K.; KUMAR, A.; TIWARI, V.; SINGH, G. P. Exploring the traits for lodging tolerance in wheat genotypes: a review. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, p. 1-12, 2019.

KNEŽEVIĆ, D.; RADOSAVAC, A.; ZELENKA, M. Variability of grain weight per spike in wheat grown in different ecological conditions. **Acta Agriculturae Serbica**, v.20, n.39, p. 85-95, 2015.

KUMAR, N.; KULWAL, P. L.; BALYAN, H. S.; GUPTA, P. K. QTL mapping for yield and yield contributing traits in two mapping populations of bread wheat. **Molecular Breeding**, v.19, p. 163-177, 2007.

KUMAR, N.; MARKAR, S.; KUMAR, V. Studies on heritability and genetic advance estimates in timely sown bread wheat (*Triticum aestivum* L.). **Bioscience Discovery**, v.5, n.1, p. 64-69, 2014.

KUMARI, S.; JAISWAL, V.; MISHRA, V.K.; PALIWAL, R.; BALYAN, H.S.; GUPTA, P.K.; QTL mapping for some grain traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). **Physiology and Molecular Biology of Plants: an international journal of functional plant biology**, v.24, n.5, p. 909-920, 2018.

LAFOND, G.P.; FOWLER, B.D. Soil Temperature and Water Content, Seeding Depth, and Simulated Rainfall Effects on Winter Wheat Emergence. **Agronomy Journal**, v.81, n.4, p. 609-614, 1989.

LOZADA, D.N.; MASON, R.E.; SARINELLI, J.M.; BROWN-GUEDIRA, G. Accuracy of genomic selection for grain yield and agronomic traits in soft red winter wheat. **BMC Genet**, v.20, n.1, p. 1-12, 2019.

LUSH, J. L. Intrasire correlations or regressions of offspring on dam as a method of estimating heritability of characteristics. **Journal of Animal Science**, v.1940, n.1, p. 293-301, 1940.

MARCUSSEN, T.; SANDVE, S.R.; HEIER, L.; SPANNAGL, M.; PFEIFER, M.; INTERNATIONAL WHEAT GENOME SEQUENCING CONSORTIUM; JAKOBSEN, K.S.; WULFF, B.B.H.; STEUERNAGEL, B.; MAYER, K.F.X.; OLSEN, O-A. Ancient hybridizations among the ancestral genomes of bread wheat. **Science**, n.345, 2014.

MELLERS, G.; AGUILERA, J.G.; BIRD, N.; BONATO, A.L.V.; BONOW, S.; CAIERÃO, E.; CONSOLI, L.; SANTANA, F.M.; SIMMONDS, J.; STEED, A.; TORRES, G.A.M.; UAUY, C.; WRIGHT, T.I.C.; SCHEEREN, P.L.; NICHOLSON, P.; COCKRAM, J. Genetic Characterization of a Wheat Association Mapping Panel Relevant to Brazilian Breeding Using a High-Density Single Nucleotide Polymorphism Array. **G3: Genes, Genomes, Genetics**, v.10, n.7, p. 2229-2239, 2020.

MOJENA R. Hierarchical grouping methods and stopping rules: an evaluation. **The Computer Journal**, v. 20, p. 359-363, 1977.

OKUYAMA, L.A.; FEDERIZZI, L.C.; NETO, J.F.B. Plant traits to complement selection based on yield components in wheat. **Ciência Rural**, v.35, n.5, p. 1010-1018, 2005.

OSÓRIO, E. A.; WENDT, W. Duration of the grain filling period in wheat. **Scientia Agricola**, v. 52, n. 2, p. 395-398, 1995.

PEREIRA, J.F.; CUNHA, G.R.; MORESCO, E.R. Improved drought tolerance in wheat is required to unlock the production potential of the Brazilian Cerrado. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v.19, p.217-225, 2019.

PHILIPP, N.; WEICHERT, H.; BOHRA, U.; WESCHKE, W.; SCHULTHESS, A.W.; WEBER, H. Grain number and grain yield distribution along the spike remain stable despite breeding for high yield in winter wheat. **PLoS One**, v.13, n.10, e0205452, 2018.

POURSAREBANI, N.; SEIDENSTICKER, T.; KOPPOLU, R.; TRAUTEWIG, C.; GAWRONSKI, P.; BINI, F.; GOVIND, G.; RUTTEN, T.; SAKUMA, S.; TAGIRI, A.; WOLDE, G.M.; YOUSSEF, H.M.; BATTAL, A.; CIANNAMEA, S.; FUSCA, T.; NUSSBAUMER, T.; POZZI, C.; BORNER, A.; LUNDQVIST, U.; KOMATSUDA, T.; SALVI, S.; TUBEROSA, R.; UAUY, C.; SREENIVASULU, N.; ROSSINI, L.; SCHNURBUSCH, T. The genetic basis of composite spike form in barley and 'miracle-wheat'. **Genetics**, v.201, p. 155-165, 2015.

RADOSEVICH, S.; HOLT, J.; GHERSA, C. **Weed ecology**: Implications for vegetation management. New York-Wiley, 589 p., 2.ed., 1997.

RAY, D.K.; MUELLER, N.D.; WEST, P.C.; FOLEY, J.A. Yield trends are insufficient to double global crop production by 2050. **PLoS One** n.8, 2013.

RCBPTT. **Reunião da Comissão Brasileira de Pesquisa de Trigo e Triticale - 12ª edição**. Londrina-Embrapa Soja, 2018.

REIF, J.C.; ZHANG, P.; DREISIGACKER, S.; WARBURTON, M.L.; VAN GINKEL, M.; HOISINGTON, D.; BOHN, M.; MELCHINGER, A.E. Wheat genetic diversity trends during domestication and breeding. **Theoretical and Applied Genetics**, v.110, p. 859-864, 2005.

REIS, E.M.; CASA, R.T. **Doenças dos cereais de inverno**: diagnose, epidemiologia e controle. 2. ed. Lages: Graphel, 2007. 176p.

RIBEIRO, T.L.P.; DA CUNHA, G.R.; PIRES, J.L.F.; PASINATO, A. Respostas fenológicas de cultivares brasileiras de trigo à vernalização e ao fotoperíodo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.44, n.11, p. 1383-1390, 2009.

RIGOLI, R.P.; AGOSTINETTO, D.; VAZ DA SILVA, J.M.B.; FONTANA, L.C.; VARGAS, L. Competitive potential of wheat cultivars as affected by emergence time. **Planta daninha**, v.27, n.1, P. 41-47, 2009.

RIKIISHI, K.; MAEKAWA, M. Seed Maturation Regulators Are Related to the Control of Seed Dormancy in Wheat (*Triticum aestivum* L.). **PLoS One**, v.9, n.9, e107618, 2014.

ROBINSON, H.F.; COMSTOCK, R.E.; HARVEY, P.H. Estimates of heritability and degree of dominance in corn. **Agronomy Journal**, v.41, p. 253-259, 1949.

ROUSSET, M.; BONNIN, I.; REMOUÉ, C.; FALQUE, M.; RHONÉ, B.; VEYRIERASJ-B; MADURD; MURIGNEUX, A.; BALFOURIER, F.; LE GOUIS, J.; SANTONI, S.; GOLDRINGER, I. Deciphering the genetics of flowering time by an association study on candidate genes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, v.123, n. 6, p. 907, 2011.

SAID, A.; AHMAD, I.; HUSSAIN, T. Performance of different wheat genotypes under environmental conditions of Peshawar Valley. **Sarhad Journal of Agriculture**, v.23, n. 3, p. 545-548, 2007.

SAKUMA, S.; GOLAN, G.; GUO, Z.; OGAWA, T.; TAGIRI, A.; SUGIMOTO, K.; BERNHARDT, N.; BRASSAC, J.; MASCHER, M.; HENSEL, G.; OHNISHI, S.; JINNO, H.; YAMASHITA, Y.; AYALON, I.; PELEG, Z.; SCHNURBUSCH, T.; KOMATSUDA, T. Unleashing floret fertility in wheat through the mutation of a homeobox gene. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.116, n.1, p. 5182-5187, 2019.

SANSALONI, C.; FRANCO, J.; SANTOS, B.; PERCIVAL-ALWYN, L.; SINGH, S.; PETROLI, C.; CAMPOS, J.; DREHER, K.; PAYNE, T.; MARSHALL, D.; KILIAN, B.; MILNE, I.; RAUBACH, S.; SHAW, P.; STEPHEN, G.; CARLING, J.; PIERRE, C.S.; BURGUEÑO, J.; CROSA, J.; LI, H.; GUZMAN, C.; KEHEL, Z.; AMRI, A.; KILIAN, A.; WENZL, P.; UAUY, C.; BANZIGER, M.; CACCAMO, M., PIXLEY, K. Diversity analysis of 80,000 wheat accessions reveals consequences and opportunities of selection footprints. **Nature Communications**, v.11, n.1, p. 1-12, 2020.

SCHERLOSKY, A.; MARCHIOROVIS; FRANCO, F.A.; BRACCINI, A.L.; SCHUSTER, I. Genetic variability of Brazilian wheat germplasm obtained by high-density SNP genotyping. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v.18, p. 399-408, 2018.

SCHILLINGER, W.F.; DONALDSON, E.; ALLAN, R.E.; JONES, S.S. Winter Wheat Seedling Emergence from Deep Sowing Depths. **Agronomy Journal**, v.90, p. 582-586, 1998.

SCHMIDT, P.; HARTUNG, J.; BENNEWITZ, J.; PIEPHO, H.P. Heritability in Plant Breeding on a Genotype-Difference Basis. **Genetics**, v.212, n.4, p. 991-1008, 2019.
SHARMA, S.N.; SAIN, R.S.; SHARMA RK. Genetics of spike length in durum wheat. **Euphytica**, v.130, p. 155-161, 2003.

SIDWELL, R.J.; SMITH, E.L.; MCNEW, R.W. Inheritance and Interrelationships of Grain Yield and Selected Yield-Related Traits in a Hard Red Winter Wheat Cross. **Crop Science**, v.16, n.5, p. 650-654, 1976.

SILVA, J.A.G.; ARENHARDT, E.G.; KRÜGER, C.A.M.B.; LUCCHESI, O.A.; METZ, M.; MAROLL, A. A expressão dos componentes de produtividade do trigo pela classe tecnológica e aproveitamento do nitrogênio. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.19, n.1, p. 27-33, 2015.

SILVA, R.R.; BENIN, G.; MARCHESE, J.A.; DA SILVA, E.D.B.; MARCHIORO, V.S. The use of photothermal quotient and frost risk to identify suitable sowing dates for wheat. **Acta Scientiarum Agronomia**, v.36, n.1, p. 99-110, 2014.

SLAFER, G.A.; SAVIN, R.; SADRAS, V.O. Coarse and fine regulation of wheat yield components in response to genotype and environment. **Field Crops Research**, v. 157, p. 71-83, 2014.

SOARES, G.F.; RIBEIRO JÚNIOR, W.Q.; PEREIRA, L.F.; DE LIMA, C.A.; SOARES, D.S.; MULLER, O.; RASCHER, U.; RAMOS, M.L.G. Characterization of wheat genotypes for drought tolerance and water use efficiency. **Scientia Agricola**, v. 78, n. 5, 2021.

SOHAIL, A.; RAHMAN, H.; ULLAH, F.; SHAH, S.M.A.; BURNI, T.; ALI, S. Evaluation of F4 bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes for genetic variability, heritability, genetic advance and correlation studies. **Journal of Plant Breeding and Genetics**, v. 6, n. 1, p. 01-07, 2018.

SUKUMARAN, S.; LOPES, M.; DREISIGACKER, S.; REYNOLDS, M. Genetic analysis of multi-environmental spring wheat trials identifies genomic regions for locus-specific trade-offs for grain weight and grain number. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 131, n. 4, p. 985-998, 2018.

TADESSE, W.; SANCHEZ-GARCIA, M.; ASSEFA, S.G.; AMRI, A.; BISHAW, Z.; OGBONNAYA, F.C.; BAUM, M. Genetic Gains in Wheat Breeding and Its Role in Feeding the World. **Crop Breeding Genetics and Genomics**, v. 1, e190005, 2019.

THIRY, D.E.; SEARS, R.G.; SHROYER, J.P.; PAULSEN, G.M. Relationship between Tillering and grain yield of Kansas wheat varieties. **Kansas State University: Agricultural Experiment Station and Cooperative Extension Service**, p. 1-6, 2002.
THORNE, G.N. Photosynthesis of ears and flag leaves of barley and wheat. **Annals of Botany**, v. 29, n. 3, p. 2317-329, 1965.

TIAN, X.; WEN, W.; XIE, L.; FU, L.; XU, D.; FU, C.; WANG, D.; CHEN, X.; XIA, X.; CHEN, Q.; HE, Z.; CAO, S. Molecular Mapping of Reduced Plant Height Gene Rht24 in Bread Wheat. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 1379, 2017.

TSHIKUNDE, N.M.; MASHILO, J.; SHIMELIS, H.; ODINDO, A. Agronomic and Physiological Traits, and Associated Quantitative Trait Loci (QTL) Affecting Yield Response in Wheat (*Triticum aestivum* L.): A Review. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, p. 1428, 2019.

VENSKÉ, E., DOS SANTOS, R.S., BUSANELLO, C., GUSTAFSON, P., COSTA DE OLIVEIRA, A. Bread wheat: a role model for plant domestication and breeding. **Hereditas**, v. 156, n.1, p. 1-11, 2019.

- WANG, H., CUTFORTH, H.; MCCAIG, T.; MCLEOD, G.; BRANDT, K.; LEMKE, R.; GODDARD, T.; SPROUT, C. Predicting the time to 50% seedling emergence in wheat using a Beta model. **NJAS - Wageningen Journal of Life Sciences**, v. 57, n. 1, p. 65-71, 2009.
- WINFIELD, M.O.; ALLEN, A.M.; WILKINSON, P.A.; BURRIDGE, A.J.; BARKER, G.L.A.; COGHILL, J.; WATERFALL, C.; WINGEN, GRIFFITHS, L.U.; EDWARDS, K.J. High-density genotyping of the A.E. Watkins Collection of S.; hexaploid landraces identifies a large molecular diversity compared to elite bread wheat. **Plant Biotechnology Journal**, v. 16, p. 165-175, 2018.
- WOLDE, G.M., TRAUTEWIG, C., MASCHER, M. ET AL. Genetic insights into morphometric inflorescence traits of wheat. *Theor Appl Genet* 132, 1661-1676, 2019.
- WOLDE, G.M.; MASCHER, M.; SCHNURBUSCH, T. Genetic modification of spikelet arrangement in wheat increases grain number without significantly affecting grain weight. **Molecular Genetics and Genomics**, v. 294, p. 457-468, 2019.
- WOYANN, L.G.; ZDZIARSKI, A.D.; ZANELLA, R.; ROSA, A.C.; DE CASTRO, R.L.; CAIERÃO, E.; TOIGO, M.C.; STORCK, L.; WU, J.; BENIN, G. Genetic Gain Over 30 Years of Spring Wheat Breeding in Brazil. **Crop Science**, v. 59, n. 5, p. 2036-2045, 2019.
- WRAY, N.; VISSCHER, P. Estimating trait heritability. **Nature Education**, v. 1, n. 1, p. 29, 2008.
- XU, S. **Principles of Statistical Genomics**. Springer - New York, 2013.
- XU, Y.; LI, P.; ZOU, C.; LU, Y.; XIE, C.; ZHANG, X.; PRASANNA, B.M.; OLSEN, M.S. Enhancing genetic gain in the era of molecular breeding. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, n. 11, p. 2641-2666, (2017).
- YANG, X.; TAN, B.; LIU, H.; ZHU, W.; XU, L.; WANG, Y.; FAN, X.; SHA, L.; ZHANG, H.; ZENG, J.; WU, D.; JIANG, Y.; HU, X.; CHEN, G.; ZHOU, Y.; KANG, H. Genetic Diversity and Population Structure of Asian and European Common Wheat Accessions Based on Genotyping-By-Sequencing. **Frontiers in Genetics**, v. 11, p. 1157, 2020.
- ZANKE, C.D.; LING, J.; PLIESKE, J.; KOLLERS, S.; EBMEYER, E.; KORZUN, V.; ARGILLIER, O.; STIEWE, G.; HINZE, M.; NEUMANN, K.; GANAL, M.W.; RÖDER, M.S. Whole Genome Association Mapping of Plant Height in Winter Wheat (*Triticum aestivum* L.) **PloS One**, v. 9, n. 11, e113287, 2014.
- ZHOU, Y.; CONWAY, B.; MILLER, D.; MARSHALL, D.; COOPER, A.; MURPHY, P.; CHAO, S.; BROWN-GUEDIRA, G.; COSTA, J. Quantitative trait loci mapping for spike characteristics in hexaploid wheat. **Plant Genome**, v. 10, n. 2, plantgenome2016-10, 2017.

CAPÍTULO III – Envolvimento de compostos com atividade antioxidante na tolerância a seca em plântulas de trigo

1. INTRODUÇÃO

O Brasil possui um potencial de exportação em diversas culturas como soja, café, milho, laranja para suco, entre outros, porém quando se fala em trigo (*Triticum aestivum*) o país ainda está como um dos principais importadores do grão. A estimativa, de acordo com a CONAB (2021) para a safra de 2021, é que esta demanda de importação sofra uma queda de ±400 mil ton, devido ao aumento da área plantada e da produtividade.

Estima-se que 90% da área brasileira destinada para a triticultura compreende a região Sul, sendo o Paraná o estado com maior área cultivada, seguido por Rio Grande do Sul e Santa Catarina. Na região sudeste, nos estados de Minas Gerais e São Paulo, também há cultivo de trigo, com áreas de manejo irrigado. Da mesma forma, na região centro-oeste também é feito cultivo de trigo. Ainda, na Bahia o trigo foi introduzido e está sendo cultivado pelo sistema irrigado (CONAB 2021).

Nas áreas de sequeiro, normalmente ocorre irregularidade das chuvas, impactando os diferentes estádios de desenvolvimento do trigo. O uso de irrigação é uma alternativa para lidar com esse problema, entretanto, representa um custo elevado para os agricultores, além impactar o ambiente. Nesse sentido, desenvolver genótipos de trigo com maior capacidade de tolerância à seca é uma estratégia econômica e sustentável.

O déficit hídrico é prejudicial em qualquer estágio de desenvolvimento do trigo. Existem estudos que ressaltam a ocorrência de danos severos nas fases de germinação e no período de floração até o enchimento de grãos, sendo desta forma, os períodos de maior sensibilidade da cultura (PEREIRA, et al., 2019). Estudos desenvolvidos Zhang et al. (2018) mostraram que a seca severa causa diminuição de mais de 27% da produtividade de trigo. Os autores verificaram que a seca ocasionou redução no número de grãos, no número de espiguetas férteis e no número de grãos por espiga, devido ao comprometimento no sistema fotossintético da planta. Existem poucos estudos que relacionam déficit hídrico na fase de germinação e o impacto no rendimento de grãos (revisado por KHADKA et al., 2020). Kızılgöç et al., (2017) verificou que déficit hídrico durante o estágio de germinação ocasionou redução da taxa de germinação, vigor de

mudas e comprimento de coleóptilo, broto e/ou raiz. Sabe-se que alterações na taxa de germinação resulta em estandes inferiores e maturação desigual, o que impacta diretamente a produtividade de grãos.

As plantas por serem organismos sésseis necessitam apresentar estratégias para superar as condições inadequadas ao seu desenvolvimento. Para que isso ocorra, uma série de respostas moleculares, fisiológicas e bioquímicas acontecem de forma a evitar os danos severos ou a morte da planta quando exposta a condições prolongadas de estresses, como no caso do déficit hídrico. Dentre essas respostas pode-se citar a alteração na composição proteica, produção de antioxidantes, ajuste osmótico, síntese de fitohormônios, abertura e fechamento dos estômatos alterando a taxa de transpiração, espessura da cutícula, inibição da fotossíntese com a redução do teor de clorofila, conseqüentemente, redução do crescimento dos seus órgãos, entre tantos outros efeitos (revisado por CARVALHO, 2008; revisado por NEZHADAHMAD et al., 2013)

Espécies reativas de oxigênio (EROs) são subprodutos do metabolismo normal da célula, e sob condições de estresse seus níveis são extremamente elevados. As EROs podem atuar como sinalizadores quando encontrados em baixas quantidades nas plantas, porém em quantidades elevadas são prejudiciais. As EROs são o resultado da redução parcial de O_2 , e existem três tipos principais, o radical superóxido, o peróxido de hidrogênio e o radical hidroxila, que causam danos oxidativos em constituintes celulares, como proteínas, lipídios, DNA e RNA. Desta forma, ao longo da evolução das plantas, sistemas de defesa contra EROs foram sendo incorporados e aperfeiçoados. As plantas possuem antioxidantes enzimáticos e não enzimáticos destinados a lidar com a produção das EROs. No sistema enzimático pode-se citar as enzimas superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT), ascorbato peroxidase (APX) e glutathione redutase (GR) (revisado por CARVALHO, 2008; revisado por CAVERZAN et al., 2018). Dentre os compostos não enzimáticos pode-se destacar ácido ascórbico, fenóis totais, α -tocoferol, carotenoides, flavonoides (um grupo de fenóis) e prolina (DAS e ROYCHOUDHURY, 2014).

Além de atuar no crescimento e desenvolvimento, compostos fenólicos são de extrema importância para auxiliar na redução de concentração dos EROs em plantas que estão expostas a estresses abióticos severos. Compostos fenólicos são divididos em ácidos fenólicos, flavonoides, estilbenos, lignanas e ligninas poliméricas (HAN et al. 2007;

ŠAMEC et al., 2021). A capacidade antioxidante dos compostos fenólicos é decorrente da sua capacidade de inibir a oxidação de diversas substâncias presentes no substrato, de simples moléculas a polímeros complexos, por meio de dois mecanismos. O primeiro se refere a capacidade de inibir a formação de radicais livres. O segundo mecanismo se refere a eliminação desses radicais através de doações de elétrons para estas moléculas, interrompendo a reação em cadeia causada pelos EROs, pois se sabe que essas possuem um elétron isolado o que as torna reativas com outras moléculas que apresentam elétrons livres em suas estruturas (revisado por SOARES, 2002). Fenóis conferem tolerância as plantas contra vários estresses, incluindo a seca. O acúmulo de fenóis é importante para neutralizar os impactos negativos ocasionados pelo déficit hídrico e atuar como antioxidantes (revisado por SHARMA et al. 2019).

Os flavonoides são o grupo mais estudado de polifenóis, compondo uma gama de mais de 6000 estruturas. Apresentam atividade antioxidante, e são encontrados livremente nas plantas (revisado por ŠAMEC et al., 2021). Os grupos hidroxila nas posições 3' e 4' dos flavonoides participam da eliminação dos radicais livres, aliviando o dano oxidativo induzido por estresses (LI et al., 2021). Flavonoides apresentam função importante na tolerância a seca em plântulas de milho pois são capazes de mitigar os danos induzidos pelas EROs produzidas na seca. Além disso, previnem o fechamento estomático através da redução de peróxido de hidrogênio nas células guardas (LI et al., 2021).

A prolina é um aminoácido osmoprotetor crucial, apresentando um importante papel na tolerância ao estresse por déficit hídrico (HONG-BO et al., 2006). Essas moléculas possuem a função de aumentar a atividade de enzimas de defesa antioxidante que capturam as EROs, auxiliando a manter a homeostase que foi desbalanceada pelas condições do estresse. Além disso, auxilia como solução tampão do pH do citosol para a manutenção redox (revisado por DEY e BHATTACHARJEE., 2020). Ainda não existem dados suficientes que mostrem sua total funcionalidade, porém, sabe-se que a prolina atua no ajuste osmótico, além de ser importante na síntese de proteínas dentro das células vegetais. Apresenta, na sua estrutura, um grupo amino secundário o que lhe garante uma característica de neutralidade, desta forma a prolina possui a capacidade de minimizar a acidez do citoplasma, e manter as taxas de NADP+/NADPH de forma que

ainda ocorra a fotofosforilação oxidativa na mitocôndria (SZABADOS e SAVOURÉ, 2011). Desta forma, a prolina se torna um importante indicador de estresse e a presença de níveis elevados nas plantas está intimamente ligada a genótipos que possuem tolerância a déficit hídrico. Alguns estudos mostram que genótipos de trigo que apresentam características fenotípicas de tolerância a seca, apresentam um aumento no teor de prolina de $\pm 54\%$ quando essas foram submetidas as condições de estresse em comparação com 0,17% de prolina em plantas que estavam em condições adequadas de desenvolvimento (MWADZINGENI et al., 2016).

Diante do exposto, este estudo teve como objetivo elucidar o envolvimento de compostos fenólicos totais, flavonoides e prolina na resposta a seca em plântulas de trigo.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Material vegetal

Foram utilizados quatro genótipos de trigo presentes no banco de germoplasma do Centro de Genômica e Fitomelhoramento (CGF). Estes genótipos foram selecionados devido à sua resposta contrastante em relação à tolerância ao déficit hídrico no período de germinação, determinado em pesquisas anteriores (FERNANDES et al. 2020). Os genótipos LG Supra (Limagrain – 2015) e CD 120 [Coodetec (DowDupont - Corteva) - 2009] são sensíveis ao déficit hídrico durante a germinação enquanto que os genótipos FPS Nitron (Biotrigo OR Sementes – 2011) e CD 1705 [Coodetec (DowDupont - Corteva) - 2016] apresentam maior tolerância ao déficit hídrico nesse estágio.

2.2. Condição experimental

Para desinfestação as sementes foram mantidas em álcool 70% por 1 minutos e posteriormente foram lavadas em água destilada. Na sequência, as sementes foram transferidas para solução de NaClO a 2% durante 5 minutos. Por fim, as sementes foram lavadas 3 vezes com água destilada.

As sementes foram acondicionadas em papel de germinação (*Germitest*) umedecidos na proporção de 2,5 vezes o seu peso. Para o tratamento controle o papel foi embebido com água e para o tratamento déficit hídrico foi utilizada solução PEG-6000 simulando potencial osmótico de -0,5 MPa (FERNANDES et al. 2020). Os rolos foram

mantidos em câmara de germinação sob temperatura constante de 20 °C, fotoperíodo de 12/12h, durante 10 dias. O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, com quatro genótipos, dois tratamentos, e quatro repetições. Cada repetição foi composta de 50 sementes.

Parte das plântulas foi utilizada para caracterização morfológica e parte foi fixada em N líquido e armazenada em ultra freezer para caracterização química.

2.3. Caracterização morfológica

A caracterização morfológica foi realizada em 10 plântulas. Os caracteres avaliados foram comprimento de parte aérea (CPA); comprimento de raiz (CR); número de raízes (NR); massa seca de parte aérea (MSPA) e massa seca de raiz (MSR). Para mensuração de CPA e CR foi utilizado régua graduada e os valores foram expressos em centímetros (cm). Posteriormente, as partes aéreas foram separadas das raízes e secas em estufa de ar forçado a 80 °C por 96 horas, e em seguida foram pesadas em balança analítica com precisão de 0.001 g para obtenção das medidas de MSPA e MSR, que foram expressas em gramas (g).

2.4. Análises químicas

As análises químicas foram realizadas nos laboratórios do Departamento de Ciência e Tecnologia Agroindustrial (DCTA) e do Centro de Herbologia (CEHERB) da Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel – UFPel. Para o preparo do extrato inicial foi utilizado amostras trituradas (parte aérea + raízes). Ao material vegetal (0,1 g) foi adicionado 100 mL de acetona 80%. As amostras foram mantidas no escuro durante 5 minutos, e posteriormente foram centrifugadas a 1200 rpm por 10 minutos. Após a centrifugação o sobrenadante foi separado e mantido em microtubos, armazenados sob refrigeração, até o momento das análises posteriores.

2.5. Teor de Fenóis Totais (TPC)

A determinação do teor de fenóis totais foi feita com base no método de Julkunen-Tiitto (1985), com adaptações. Ao extrato (150 µL) adicionou-se 500 µL do reagente Folin-Ciocalteu 0,25 N e 2 mL de Na₂CO₃ 20%, e o volume foi ajustado para 5 mL com água

destilada. Esta mistura foi agitada em vórtex por 5–10 s e a absorbância das amostras foi medida a 750 nm usando um espectrofotômetro. Uma curva padrão de ácido gálico foi utilizada para os cálculos. Os resultados foram expressos em mg de ácido gálico g⁻¹ em base úmida.

2.6. Teor Flavonoides (TFC)

Para a determinação dos teores de flavonoides das amostras utilizou-se o método descrito por Singleton e Rossi (1965), com adaptações. Para isso, 30 µL do extrato cetônico foi transferido para microplacas e posteriormente foram adicionados 120 µL de água destilada, seguido de agitação por 10 s. Logo em seguida foi acrescentado 9 µL de solução de NaNO₂ 10%, agitado por 10 s, com posterior incubação em temperatura ambiente durante 5 minutos. Após essa etapa foram adicionados 9 µL de AlCl₃ 20%, realizando novamente uma agitação de 10 s, com incubação de 6 minutos e posterior adição 60 µL de NaOH 1 M. As leituras foram realizadas a 510 nm. Uma curva padrão de catequinas foi utilizada para os cálculos. Os resultados foram expressos em mg de equivalentes de catequinas g⁻¹ de amostra.

2.7. Determinação da atividade antioxidante

A determinação da atividade antioxidante pelo método ABTS (ácido 2,2'-azino-bis(3-etilbenzotiazolin) 6-ácido sulfônico) foi feita com base no protocolo descrito por Re et al. (1991). O radical ABTS é formado por uma reação química com persulfato de potássio em uma relação estequiométrica de 1: 0,5. Uma vez formado, o radical ABTS foi diluído em etanol até obter-se uma medida de absorbância de 0,70 (± 0,05) nm em um comprimento de onda de 734 nm e a uma temperatura de equilíbrio de 30 °C. Uma alíquota de 280 µL do radical ABTS diluído foi transferido para um poço da microplaca e 20 µL do extrato foi adicionado. A absorbância foi medida em comprimento de onda 734 nm. Para determinação da capacidade antioxidante pelo método ABTS foi realizado a porcentagem de inibição. Os resultados foram expressos em porcentagem.

A determinação da atividade antioxidante utilizando o método DPPH• (2,2- difenil-1-picrilhidrazilo) foi feita com base no protocolo desenvolvido por Brand-Williams et al. (1995). Esse método tem como base a redução da absorbância na região visível de

comprimento de onda de 517 nm do radical DPPH• por meio da atuação de antioxidantes em uma amostra. Para o preparo da solução I (estoque) o radical de DPPH• foi dissolvido em metanol 80%. Em seguida foi feita a solução II (uso), que consiste em diluir a solução II em metanol de forma a apresentar absorvância em 517 nm de 1,1 ($\pm 0,02$) nm. Em 200 μ L do extrato foi adicionado 2,8 mL da solução II de DPPH, misturado cuidadosamente e mantido em local escuro, à temperatura ambiente, por 24 horas. A medida de absorvância foi realizada no comprimento de onda de 517 nm. Para determinação da capacidade antioxidante foi utilizado a porcentagem de inibição, e os resultados foram expressos porcentagem.

2.8. Prolina

Conteúdo de prolina foi determinado pelo método Troll e Lindsley (1995), com adaptações. Para extração foi utilizado 200 mg do tecido vegetal macerado com N líquido adicionado de 1,5 mL de ácido sulfossalicílico a 3%. As amostras foram centrifugadas a 1000 rpm durante 10 minutos. Em seguida, 1 mL do sobrenadante foi recuperado e transferido para tubos do tipo falcon com capacidade para 15 mL, ao qual foram adicionados 2 mL de ácido acético glacial, 2 mL de ácido de ninhidrina e 2 mL de água destilada. Posteriormente, as amostras foram fervidas em banho-maria a 100 °C durante 1 h e, após esfriarem a temperatura ambiente, foi adicionado 4 mL de tolueno. Logo em seguida, as amostras foram agitadas no vortex por 1 minutos e deixadas em repouso. O sobrenadante foi transferido para cubetas de quartzo, e a leitura feita em comprimento de onda de 590 nm no espectrofotômetro UV Ultrospec. Para determinação foi utilizada uma curva padrão de prolina. Os resultados foram expressos em μ g g⁻¹.

2.9. Análise estatística

Os resultados foram submetidos a análise de variância (Tabela 4) e ao teste de *lsmeans* ($P \leq 0,05$). Posteriormente foi feita uma análise correlação entre todos os caracteres agrônômicos avaliados no estudo. As análises estatísticas foram feitas utilizando o programa R (RIPLEY, 2001)

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Devido à importância do estágio reprodutivo na produtividade de grãos, os programas de melhoramento têm dado mais atenção para tolerância a seca em estádios finais de desenvolvimento. Porém, a ocorrência de seca em qualquer fase pode reduzir a produtividade final (SALLAM et al., 2018), e sabe-se que a germinação e o estabelecimento de plântulas de trigo são sensíveis à seca (FARAJI e SEPEHRI, 2019). As plantas apresentam diferentes mecanismos para tolerar a seca, incluindo adaptação no crescimento e desenvolvimento, alterações no sistema radicular, ajuste osmótico, otimização do uso da água, e manejo das espécies reativas de oxigênio (MAHMOUDI et al., 2019). Experimentos de seca em estufas ou câmaras de crescimento são importantes porque os fatores ambientais podem ser controlados e as plantas são expostas principalmente ao estresse por déficit hídrico, permitindo uma fenotipagem precisa (SALLAM et al., 2018).

Neste estudo, foram avaliadas algumas respostas morfológicas e bioquímicas em plântulas de diferentes genótipos de trigo germinadas e mantidas em câmara de crescimento sob condição de seca simulada. Foi observado que a interação entre tratamento (seca simulada) e genótipo foi significativa para número de raízes (NR), comprimento de raiz (CR), comprimento de parte aérea (CPA), massa seca de raiz (MSR), massa seca de parte aérea (MSPA), teor de flavonoides (TFP), e teor de prolina (Prol) (Tabela 4).

Tabela 4. Resumo da análise de variância.

F.V.	G.L.	Quadrado Médio									
		NR	CR	CPA	MSR	MSPA	TCP	TFP	DPPH	ABTS	Prol
Tratamento	1	20,3*	250,9*	32,7*	0,012*	0,004*	0,89*	3,7*	9,3 ^{ns}	4,7 ^{ns}	73,8*
Genótipo	3	0,1 ^{ns}	2,6*	0,9 ^{ns}	0,0004*	0,0005*	0,12*	5,3*	110,9 ^{ns}	1,6 ^{ns}	0,3 ^{ns}
Tratamento*Genótipo	3	0,53*	20,6*	11,4*	0,0004*	0,0005*	0,03 ^{ns}	5,5*	82,1 ^{ns}	3,5 ^{ns}	0,6*
Resíduo	24	0,10	0,21	0,5	0,00004	0,0001	0,02	0,11	38,5	2,9	0,2
Média Geral	-	3,9	4,8	7,3	0,04	0,05	1,4	3,0	76,7	92,8	2,6
C.V.(%)	-	8,4	9,5	9,5	13,4	19,1	10,5	11,1	8,1	1,8	18,2

Número de raízes (NR), comprimento de raiz (CR), comprimento de parte aérea (CPA), massa seca de raiz (MSR), massa seca de parte aérea (MSPA), teor de compostos fenólicos (TCP), teor de flavonoides (TFP), capacidade antioxidante pelo método 2,2- difenil-1-picrilhidrazilo (DPPH), capacidade antioxidante pelo método ácido 2,2'-azino-bis 3-etilbenzotiazolin 6-ácido sulfônico (ABTS) e teor de prolina (Prol) em plântulas de genótipos de trigo submetidas a condição de seca simulada com PEG-6000 (-0,5 MPa). F.V.: Fonte de Variação; G.L.: Graus de liberdade; C.V. coeficiente de variação

A condição de seca simulada ocasionou redução significativa do número de raízes das plântulas de todos os genótipos de trigo avaliados, e plântulas do genótipo LG Supra apresentaram o menor número de raízes nessa condição. Similarmente, o comprimento das raízes foi significativamente reduzido em plântulas de todos os genótipos sob condição de seca simulada. CD 1705 e FPS Nitron foram os genótipos que apresentaram maior comprimento de raízes na condição estressante. Da mesma forma, a massa seca da raiz foi significativamente reduzida quando as plântulas de todos os genótipos foram mantidas na seca simulada, e genótipo que apresentou maior massa seca de raiz nessa condição foi o FPS Nitron, que não diferiu significativamente de CD1705 (Tabela 5). Resultados similares aos encontrados nesse estudo foram obtidos por Faisal et al. (2017) e Faraji e Sepehri (2019), que verificaram que a seca induzida por PEG ocasionou redução significativa no comprimento das raízes de plântulas de trigo. A redução do comprimento da raiz em condição de seca pode ser atribuída a reduzida divisão e alongação celular durante a germinação (FRASER et al., 1990)

As raízes são responsáveis pela captação de água e nutrientes, assim desempenha papel crítico em condição de déficit hídrico. Em algumas plantas ocorre maior crescimento das raízes para obtenção de água em camadas profundas do solo, e tem sido demonstrado que a capacidade de penetração, comprimento, peso, volume e densidade das raízes apresenta correlação positiva com o grau de tolerância à seca. A maior profundidade das raízes permite manter maior potencial hídrico e manutenção da transpiração por mais tempo em condição de seca, proporcionando vantagens para o crescimento e desenvolvimento das plantas (FANG e XIONG, 2015; WASAYA et al. 2018). Por outro lado, há uma visão alternativa, que considera que a redução da biomassa da raiz aumenta a disponibilidade de assimilados para a parte aérea, já que a raiz é um dos principais drenos de assimilados. Além disso, a maior massa de raízes pode agravar os efeitos de déficit hídrico devido ao aumento de ácido abscísico (ABA), reduzindo a condutância estomática e a fotossíntese (FANG et al., 2017). Nesse estudo, os genótipos considerados tolerantes a seca em estudo prévio (FERNANDES et al., 2020) apresentaram maior comprimento e massa de raízes na seca, sugerindo que a

tolerância seria ocasionada pela estratégia de captação de água em camadas mais profundas do solo.

Plântulas dos genótipos CD 1705 e FPS Nitron (tolerantes à seca) não apresentaram diferença significativa no comprimento da parte aérea quando mantidas nas condições controle e seca simulada. Por outro lado, o comprimento da parte aérea de plântulas dos genótipos LG Supra e CD 120 (sensíveis à seca) foi significativamente reduzido na seca simulada. O genótipo LG Supra foi o que teve menor comprimento de parte aérea na condição estressante. Do mesmo modo, a massa seca da parte aérea também não foi afetada significativamente pelo estresse nos genótipos CD 1705 e FPS Nitron, enquanto foi reduzida significativamente em LG Supra e CD 120. Os genótipos com maior massa seca de parte aérea na seca simulada foram CD 1705, FPS Nitron e CD 120 (Tabela 5). A redução do comprimento e da massa seca da parte aérea em plântulas de trigo sob condição de seca induzida por PEG também foi observada por Faisal et al. (2017) e Faraji e Sepehri (2019). A redução do crescimento da parte aérea em condição de seca pode ocorrer devido à redução do transporte de nutrientes (LEE et al., 2020).

Os estômatos são poros que controlam a troca de gases e água entre a planta e o ambiente externo, assegurando máxima absorção de CO₂ para fotossíntese enquanto controla transpiração. Células guarda controlam a abertura e fechamento dos estômatos. Em plantas que economizam água (evitam desidratação através da redução da transpiração) ocorre o fechamento dos estômatos em condições de déficit hídrico. O movimento dos estômatos é controlado pelo potencial osmótico nas células guarda e pela sinalização por ABA, que é aumentado nas raízes em solos secos. O fechamento dos estômatos ocasiona a redução da entrada de CO₂, conseqüentemente redução da fotossíntese e do acúmulo de assimilados na parte aérea (FANG e XIONG, 2015). Esse mecanismo, juntamente com a redução do comprimento da parte aérea, pode explicar a redução da massa seca da parte aérea em alguns genótipos de trigo.

Tabela 5. Efeitos da interação tratamento (seca simulada com PEG-6000 -0,5 MPa) e genótipo no número de raízes (NR), comprimento de raiz (CR), comprimento de parte aérea (CPA), massa seca de raiz (MSR) e massa seca de parte aérea (MSPA) em plântulas de diferentes genótipos de trigo.

Genótipo	NR		CR		CPA		MSR		MSPA	
	0 Mpa	-0.5 MPa	0 Mpa	-0.5 MPa	0	-0.5 MPa	0	-0,5 MPa	0 MPa	-0,5 MPa
CD 1705	4,7 Aa	3,1 Ba	6,9 Ab	2,4 Bb	7,1 Ac	6,6 Aa	0,052 Ac	0,027 Bab	0,05 Ab	0,04 Aab
FPS Nitron	4,4 Aa	3,5 Ba	7,1 Ab	3,1 Ba	7,7 Abc	7,5 Aa	0,068 Ab	0,033 Ba	0,06 Aab	0,05 Aa
LG Supra	4,8 Aa	2,7 Bb	9,1 Aa	1,0 Bc	9,9 Aa	4,5 Bb	0,080 Aa	0,023 Bbc	0,07 Aa	0,03 Bb
CD 120	4,9* Aa	3,3 Ba	7,3 Ab	1,5 Bc	8,5 Ab	6,5 Ba	0,059 Ac	0,018 Bc	0,07 Aa	0,05 Ba

* Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na linha e mesma letra minúscula na coluna, dentro de mesma variável, não diferem entre si pelo teste de *lsmeans* ($P \leq 0,05$).

A seca simulada ocasionou o aumento do teor de flavonoides em plântulas do genótipo CD 1705 e a redução desses compostos em plântulas dos genótipos FPS Nitron e LG Supra. Os genótipos com maior teor de flavonoides na seca simulada foram CD 1705 e FPS Nitron, que não diferiram significativamente de LG Supra (Tabela 6). Esse perfil não permite estabelecer uma relação direta entre o acúmulo de flavonoides e a tolerância à seca. Esse resultado não era esperado, visto que estresses bióticos e abióticos induzem o acúmulo de flavonoides, que podem aumentar a tolerância a esses estresses. Flavonoides apresentam capacidade antioxidante, e por isso são capazes de mitigar os efeitos do acúmulo de espécies reativas de oxigênio, que são produzidas durante a seca e estresse oxidativo (NAKABAYASHI et al, 2014).

Ma et al., (2014) detectaram aumento de flavonoides em folhas de trigo durante tratamento com seca, e sugerem que esses compostos estão intimamente relacionados a tolerância a seca em trigo. Entretanto, os autores afirmam que a resposta dos flavonoides pode ser diferente entre os genótipos, o que pode explicar os resultados obtidos nesse estudo.

Tabela 6. Efeitos da interação tratamento (seca simulada com PEG-6000 -0,5 MPa) e genótipo no teor de flavonóides (TFP) e no teor de prolina (Prol) em plântulas de diferentes genótipos de trigo.

Genótipo	TFP		Prolina	
	0 Mpa	-0,5 MPa	0 Mpa	-0,5 MPa
CD 1705	1,5 Bd	2,8 Aa	1,06 Ba	3,56 Ab
FPS Nitron	3,8 Ab	2,9 Ba	1,13 Ba	4,04 Aab
LG Supra	5,4 Aa	2,6 Bab	0,90 Ba	4,71 Aa
CD 120	2,8 Ac	2,3 Ab	1,02 Ba	3,91 Ab

* Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na linha e mesma letra minúscula na coluna, dentro de mesma variável, não diferem entre si pelo teste de *Ismeans* ($P \leq 0,05$).

Embora a análise de variância tenha indicado efeito significativo de genótipo sobre o teor de compostos fenólicos (Tabela 4), o teste de médias não detectou diferença significativa (Tabela 7). O tratamento (seca simulada com PEG-6000 -0,5 MPa) teve efeito significativo sobre teor de compostos fenólicos (Tabela 4), havendo redução desses compostos na condição de seca simulada (Tabela 7). Essa resposta difere do que normalmente é observado em genótipos tolerantes, pois as plantas apresentam aumento na síntese de polifenóis como ácidos fenólicos e flavonoides sob condições de estresses abióticos, os quais a ajudam a lidar com as condições adversas. A rota fenilpropanoide é ativada sob condições de estresses abióticos como

seca, resultando no acúmulo de vários compostos fenólicos, que além de outras funções, atuam na neutralização das espécies reativas de oxigênio (SHARMA et al., 2019).

Em estudo desenvolvido por Guo et al., (2020), foi observado que em condição de seca houve maior acúmulo de compostos fenólicos em genótipo de trigo tolerante do que em genótipo sensível. De modo similar, Outoukarte et al., (2019) também verificaram aumento no acúmulo de compostos fenólicos em alguns genótipos de trigo duro sob seca, enquanto que em outros genótipos nenhum aumento foi detectado. Os genótipos com maior acúmulo de fenóis também apresentaram maior estabilidade de membranas. Os autores relacionam acúmulo de compostos fenólicos com tolerância à seca.

Tabela 7. Efeitos do genótipo e do tratamento (seca simulada com PEG-6000 -0,5 MPa) no teor de compostos fenólicos (TCP) em plântulas de trigo.

Genótipo	TCP
CD 1705	1,4 a
FPS Nitron	1,4 a
LG Supra	1,5 a
CD 120	1,2 a
0 Mpa	-0,5 Mpa
1,6 A	1,2 B

* Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na linha e mesma letra minúscula na coluna, dentro de mesma variável, não diferem entre si pelo teste de *lsmeans* ($P \leq 0,05$).

De modo interessante, a capacidade antioxidante dos tecidos das plântulas não foi influenciada nem pelo genótipo e nem pelo tratamento (seca simulada com PEG-6000 -0,5 MPa) (Tabela 4). Nesse sentido, acredita-se que os tipos de fenóis totais e flavonoides presentes nas plântulas de trigo sob condição de seca não apresentam elevada capacidade antioxidante. A capacidade antioxidante dos compostos fenólicos em geral e dos flavonoides varia de acordo com a estrutura dessas moléculas. Compostos fenólicos incluem mais de 8000 moléculas, com estrutura muito variável, tendo em comum a presença de um (fenóis simples) ou mais (polifenóis) substituintes hidroxil, ligados a um ou mais anéis aromáticos ou de benzeno (ŠAMEC et al. 2021). A maioria dos flavonoides livres é antioxidante eficiente, e o aumento de hidroxil no anel B tende a aumentar a sua atividade. Por outro lado, a glicosilação dos flavonoides diminuiu sua atividade antioxidante e esse efeito é mais marcante quando a substituição ocorre no anel B (ŠAMEC et al. 2021).

Na condição de seca simulada o teor de prolina aumentou significativamente em plântulas de trigo de todos os genótipos avaliados. Entretanto, não foi possível estabelecer uma relação clara entre maior acúmulo de prolina e tolerância ao estresse ocasionado pela seca nos genótipos avaliados (Tabela 6). A variação na concentração de prolina de acordo com o genótipo e o acúmulo de prolina em genótipos de trigo submetidos a déficit hídrico já foi observado em diferentes estudos (RAMPINO et al., 2006; VENDRUSCOLO et al., 2007; NIO et al., 2011; BOWNE et al., 2012; QAYYUM et al., 2013; MWADZINGENI et al., 2016). A prolina é a molécula chave que acumula em quantidades significativas no déficit hídrico. Sob condição de seca o teor de prolina aumenta mais rápido e em maior proporção nos genótipos tolerantes do que nos genótipos sensíveis, demonstrando seu potencial no melhoramento de plantas para tolerância à seca (MWADZINGENI et al., 2016).

Para suportar o déficit hídrico algumas plantas têm como estratégia a mobilização de metabólitos para ajuste osmótico e defesa celular. O acúmulo de solutos compatíveis não tóxicos sob condição de seca confere osmoproteção. Osmoprotetores podem mitigar os danos oxidativos causados pelas EROs sob condição de seca, sem interferir no metabolismo normal da planta, e além disso, podem atuar como antioxidantes. Os osmoprotetores como a prolina também atuam na manutenção da homeostase de íons e do turgor, induzem a expressão das enzimas do sistema antioxidante, estabilizam e protegem a estrutura dessas enzimas e outras proteínas, e atuam na manutenção da integridade das membranas (DEY et al., 2020).

Todos os caracteres morfológicos apresentam correlação positiva significativa entre si (Tabela 8). QTLs (locos de caracteres quantitativos) co-localizados para características de raiz e caule, incluindo biomassa de raiz, volume de raiz, biomassa de caule e altura da planta foram identificados em uma população de linhagens endogâmicas recombinantes (RIL) de trigo (IANNUCCI et al., 2017). Esses achados indicam que um loco específico regula os traços morfológicos da parte aérea ou da raiz por meio de uma forte ligação de vários genes que controlam caracteres individuais, ou por meio de um único gene pleiotrópico que controla várias características (KHASANOVA et al., 2019).

O teor de prolina apresentou correlação negativa significativa com todos os caracteres morfológicos analisados (Tabela 8), indicando que a síntese de prolina tem prioridade em detrimento ao crescimento e desenvolvimento de raízes e parte aérea em plântulas de trigo. Sugere-se que as reservas da semente são utilizadas como

energia e fonte de carbono para síntese de prolina sob condição de estresse por seca. E após o período de estresse a prolina pode ser usada como fonte de energia, podendo ser metabolizada como fonte de nitrogênio prontamente disponível para recuperação da planta (QUEIROZ e CAZETTA, 2016).

Tabela 8. Correlação entre caracteres número de raízes (NR), comprimento de raiz (CR), comprimento de parte aérea (CPA), massa seca de raiz (MSR), massa seca de parte aérea (MSPA), teor de compostos fenólicos (TCP), teor de flavonoides (TFP), capacidade antioxidante pelo método 2,2- difenil-1-picrilhidrazilo (DPPH), capacidade antioxidante pelo método ácido 2,2'-azino-bis 3-etilbenzotiazolin 6-ácido sulfônico (ABTS) e teor de prolina (Prol) em plântulas de genótipos de trigo submetidas a condição de seca simulada com PEG-6000 (-0,5 MPa).

	NR	CR	CPA	MSR	MSPA	TCP	TFP	DPPH	ABST	Prol
NR	1	0,90*	0,70*	0,82*	0,69*	0,68*	0,28 ^{ns}	0,15 ^{ns}	0,13 ^{ns}	-0,88*
CR		1	0,80*	0,95*	0,71*	0,69*	0,47*	0,17 ^{ns}	0,16 ^{ns}	-0,92*
CPA			1	0,77*	0,79*	0,44*	0,57*	0,28 ^{ns}	0,04 ^{ns}	-0,64*
MSR				1	0,69*	0,66*	0,59*	0,13 ^{ns}	0,11 ^{ns}	-0,86*
MSPA					1	0,34 ^{ns}	0,44*	0,20 ^{ns}	-0,09 ^{ns}	-0,65*
TCP						1	0,46*	0,52*	0,44*	-0,63*
TFP							1	0,46*	0,13 ^{ns}	-0,33 ^{ns}
DPPH								1	0,47*	-0,03 ^{ns}
ABST									1	-0,18 ^{ns}
Prol										1

*significativo ($P \leq 0,05$) pelo teste t; ^{ns}não significativo

4. CONCLUSÃO

Características morfológicas são impactadas de modo diferencial entre os genótipos submetidos a seca simulada, indicando genótipos com maior tolerância (CD 1705 e FPS Nitron) e maior sensibilidade (LG Supra e CD 120) a essa condição. No entanto, não foi possível estabelecer uma relação direta entre os teores de compostos fenólicos, flavonoides, prolina e capacidade antioxidante com tolerância ou sensibilidade à seca em plântulas dos genótipos de trigo estudados. Por isso, novos estudos devem ser conduzidos para comprovar a resposta desses genótipos de trigo em relação à seca.

REFERÊNCIAS

- BRAND-WILLIAMS, W.; CUVELIER, M. E.; BERSET, C. Use of a free radical method to evaluate antioxidant activity. **Food Science and Technology**. v. 28, n. 1, p. 25–30, 1995.
- CARVALHO, C.; Helena, M. Drought stress and reactive oxygen species: production, scavenging and signaling. **Plant signaling & behavior**, v. 3, n. 3, p. 156-165, 2008.
- CAVERZAN, A.; CASASSOLA, A.; BRAMMER, S.P. Antioxidant responses of wheat plants under stress. **Genetics and molecular biology**, v. 39, p. 1-6, 2016.
- CONAB. **Acompanhamento da safra brasileira de grãos**. Safra 2020/21, v.8, n.10, 2021.
- DAS, K.; ROYCHOUDHURY, A. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. **Frontiers in Environmental Science**. v. 2, p. 53, 2014.
- DEY, N.; BHATTACHARJEE, S. Accumulation of polyphenolic compounds and osmolytes under dehydration stress and their implication in redox regulation in four indigenous aromatic rice cultivars. **Rice Science**, v. 27, n. 4, p. 329-344, 2020.
- FERNANDES, R.C.; OLIVEIRA, V.F.; SCHOROEDER, L.D.; JESUS, A.P.; BUSANELLO, C.; SANTOS, M.F.; VIANA, V.E.; OLIVEIRA, A.C.; PEGORARO, C. Morphologically accessing wheat genotypes in response to Drought on early stages of development. **Communications in Plant Sciences**. N 10, p. 105-113, 2020.
- HAN, X.; SHEN, T.; LOU, H. Dietary Polyphenols and Their Biological Significance. **International journal of molecular sciences**. v. 8, n. 9, p. 950-988. 2007.
- HONG-BO, S.; XIAO-YAN, C.; LI-YE, C.; XI-NING, Z.; GANG, W.; YONG-BING, Y.; CHANG-XING, Z.; ZAN-MINF, H. Investigation on the relationship of proline with wheat anti-drought under soil water deficits. **Colloids and Surfaces B: Biointerfaces**, v. 53, n. 1, p. 113–119, 2006.
- JULKUNEN-TIITTO R. Phenolic constituents in the leaves of northern willows: methods for the analysis of certain phenolics. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**. n. 33, p. 213–217, 1985.
- KHADKA, K.; EARL, H.J.; RAIZADA, M.N.; NAVABI, A. A physio-morphological trait-based approach for breeding drought tolerant wheat. **Frontiers in plant Science**. v. 11, p. 715. 2020.
- KIZILGEÇİ, F.; TAZEBAY, N.; NAMLI, M.; ALBAYRAK, Ö.; YILDIRIM, M. The drought effect on seed germination and seedling growth in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). **International Journal of Agriculture Environment and Food Sciences**. v. 1, n. 1, p. 33-37, 2017.
- LESK, C.; ROWHANI, P.; RAMANKUTTY, N. Influence of extreme weather disasters on global crop production. **Nature**, v. 529, p. 84–87, 2016.

LI, B.; FAN, R.; SUN, G.; SUN, T.; FAN, Y.; BAI, S.; GUO, S.; HUANG, S.; LIU, J.; ZHANG, H.; WANG, P.; ZHU X.; SONG, C. Flavonoids improve drought tolerance of maize seedlings by regulating the homeostasis of reactive oxygen species. **Plant Soil**. v. 461, p. 389–405, 2021.

MWADZINGENI, L.; SHIMELIS, H.; TEFAY, S.; TSILO, T.J. Screening of bread wheat genotypes for drought tolerance using phenotypic and proline analyses. **Frontiers in plant science**, v. 7, p. 1276, 2016.

NEZHADAHMADI, A.; PRODHAN, Z.H.; FARUQ, G. Drought Tolerance in Wheat. **The Scientific World Journal**, v. 2013, ID 610721, 2013.

PEREIRA, J.F.; CUNHA, G.R.; MORESCO, E.R. Improved drought tolerance in wheat is required to unlock the production potential of the Brazilian Cerrado. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 19, p. 217-225, 2019.

RE, R. Antioxidant activity applying an improved ABTS radical cation decolorization assay. **Free Radical Biology & Medicine**. v. 26, p. 1231-1237, 1999.

ŠAMEC, D.; KARALIJA, E.; ŠOLA, I.; VUJČIĆ BOK, V.; SALOPEK-SONDI, B. The Role of polyphenols in abiotic stress response: The influence of molecular structure. **Plants**. v. 10, n. 1, p. 118, 2021.

SCHEEREN, P.L., CAIERÃO, E.; SILVA, M.S.; NASCIMENTO, A.J.; CAETANO, V.R.; BASSOI, M.C.; BRUNETTA, D.; ALBRECHT, J.C.; QUADROS, W.J.; SOUSA, P.G.; TRINDADE, M.G.; SOBRINHO, J.S.; WIETHÖLTER, S.; CUNHA, G.R. Challenges to wheat production in Brazil. In: REYNOLDS M.P., PIETRAGALLA J.; BRAUN H.J. **International symposium on wheat yield potential: challenges to international wheat breeding**. CIMMYT, México, p. 167-170, 2008.

SHARMA, A.; SHAHZAD, B.; REHMAN, A.; BHARDWAJ, R.; LANDI, M.; ZHENG B. Response of Phenylpropanoid Pathway and the Role of Polyphenols in Plants under Abiotic Stress. **Molecules**. v. 24, n. 13, p. 2452, 2019.

SINGLETON, V.I.L. ROSSI, J.A.J.R. Colorimetry of total phenolics with phosphomolybdic phosphotungstic acid reagents. **American Journal of Enology and Viticulture**. v. 16, p. 144-158, 1965.

SOARES, S. E. Ácidos fenólicos como antioxidantes. **Revista de Nutrição**. v. 15, n. 1, p. 71-81, 2002.

SZABADOS, L.; SAVOURÉ, A. Proline: a multifunctional amino acid. **Trends in Plant Science**. v. 15, n. 2, p. 89-97, 2010.

TROLL, Walter; LINDSLEY, John. A photometric method for the determination of proline. **Journal of biological chemistry**, v. 215, n. 2, p. 655-660, 1955.
ZHANG, J.; ZHANG, S.; CHENG, M.; JIANG, H.; ZHANG, X.; PENG, C.; LU, X.; ZHANG, M.; JIN J. Effect of drought on agronomic traits of rice and wheat: a meta-

analysis. **International Journal of Environmental Research and Public Health**, v. 15, n. 839, 2018.

BOWNE, J.B.; ERWIN, T.A.; JUTTNER, J.; SCHNURBUSCH, T.; LANGRIDGE, P.; BACIC, A.; ET AL. Drought responses of leaf tissues from wheat cultivars of differing drought tolerance at the metabolite level. **Molecular Plant**, v.5, p. 418–429, 2012.

FAISAL, S.; MUJTABA, S.M.; KHAN, M.; MAHBOOB, W. Morpho-physiological assessment of wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes for drought stress tolerance at seedling stage. **Pakistan Journal of Botany**, v.49, p. 445-452, 2017.

FANG, Y.; XIONG, L. General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants. **Cellular and Molecular Life Sciences**, v.72, p. 673–689, 2015.

FANG, Y.; DU, Y.; WANG, J.; WU, A.; QIAO, S.; XU, B.; ZHANG, S.; SIDDIQUE, K.H.M.; CHEN Y. Moderate Drought Stress Affected Root Growth and Grain Yield in Old, Modern and Newly Released Cultivars of Winter Wheat. **Frontiers in Plant Science**, v.1, n.8, p. 672, 2017.

FARAJI, J.; SEPEHRI, A. Ameliorative effects of TiO₂ nanoparticles and sodium nitroprusside on seed germination and seedling growth of wheat under PEG-stimulated drought stress. **Journal of Seed Science**, v.41, n.3, p. 309-317, 2019.

FRASER, T.E.; SILK, W.K.; ROST, T.L. Effects of low water potential on cortical cell length in growing regions of maize roots. **Plant Physiology**, v.93, p. 648–651, 1990.

LEE, S.G.; LEE, H.; LEE, B.C.; LEE, H.; MOON, J.C.; CHOI, C.; CHUNG, N. Effect of sodium silicate on early growth stages of wheat under drought stress. **Applied Biological Chemistry**, v.63, p. 48, 2020.

GUO, X.; XIN, Z.; YANG, T.; MA, X.; ZHANG, Y.; WANG, Z.; REN, Y.; LIN, T. Metabolomics response for drought stress tolerance in chinese wheat genotypes (*Triticum aestivum*). **Plants**, v.9, n.4, p. 520, 2020.

IANNUCCI, A.; MARONE, D.; RUSSO, M. A.; VITA, P.; DE MIULLO, V.; FERRAGONIO, P.; BLANCO, A.; GADALETA, A.; MASTRANGELO, A.M. Mapping QTL for root and shoot morphological traits in a durum wheat × *T. dicoccum* segregating population at seedling stage. **International Journal of Genomics**, v.3, p. 1–17, 2017.

KHASANOVA, A.; LOVELL, J. T.; BONNETTE, J.; WENG, X.; JENKINS, J.; YOSHINAGA, Y.; SCHMUTZ, J.; JUENGER, T.E. The Genetic Architecture of Shoot and Root Trait Divergence Between Mesic and Xeric Ecotypes of a Perennial Grass. **Frontiers in plant science**, v.10, p. 366, 2019.

MA, D.; SUN, D.; WANG, C.; LI, Y.; GUO, T. Expression of flavonoid biosynthesis genes and accumulation of flavonoid in wheat leaves in response to drought stress. **Plant Physiology Biochemistry**, v.80, p. 60–66, 2014.

MAHMOUDI, T.R.; YU, J.M.; LIU, S.; PIERSON, L.S.; PIERSON, E.A. Drought-Stress Tolerance in Wheat Seedlings Conferred by Phenazine-Producing Rhizobacteria. **Frontiers Microbiology**, v.10, n.10, p. 1590, 2019.

NAKABAYASHI, R.; YONEKURA-SAKAKIBARA, K.; URANO, K.; SUZUKI, M.; YAMADA, Y.; NISHIZAWA, T.; MATSUDA, F.; KOJIMA, M.; SAKAKIBARA, H.; SHINOZAKI, K.; MICHAEL, A.J.; TOHGE, T.; YAMAZAKI, M.; SAITO, K. Enhancement of oxidative and drought tolerance in Arabidopsis by overaccumulation of antioxidant flavonoids. **The Plant Journal**, v.77, n.3, p. 367-379, 2014.

NIO, S.A.; CAWTHRAY, G.R.; WADE, L.J.; AND COLMER, T.D. Pattern of solutes accumulated during leaf osmotic adjustment as related to duration of water deficit for wheat at their productive stage. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.49, p. 1126–1137, 2011.

OUTOUKARTE, I.; EL KEROUMI, A.; DIHAZI, A.; NAAMANI, K. Use of morpho-physiological parameters and biochemical markers to select drought tolerant genotypes of durum wheat. **Journal of Plant Stress Physiology**, v.5, p. 1-7, 2019.

QAYYUM, A.; RAZZAQ, A.; AHMAD, M.; JENKS, M.A. Water stress causes Differential effects on germination indices, total soluble sugar and proline content in wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes. **African Journal of Biotechnology**, v.10, p. 14038–14045, 2013.

QUEIROZ, R.J.B.; CAZETTA, J.O. Proline and trehalose in maize seeds germinating under low osmotic potentials. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 20, n. 1, p. 22-28, 2016.

RAMPINO, P.; PATALEO, S.; GERARDI, C.; MITA, G.; PERROTTA, C. Drought stress response in wheat: physiological and molecular analysis of resistant and sensitive genotypes. **Plant, Cell & Environment**, v.29, p. 2143–2152, 2006.

RIPLEY, B.D. The R project in statistical computing. **MSOR Connections. The newsletter of the LTSN Maths, Stats & OR Network**, v. 1, n. 1, p. 23-25, 2001.

SALLAM, A., MOURAD, A.M.I., HUSSAIN, W.; BAENZIGER P.S. Genetic variation in drought tolerance at seedling stage and grain yield in low rainfall environments in wheat (*Triticum aestivum* L.). **Euphytica**, v. 214, p. 169, 2018.

SHARMA, A.; SHAHZAD, B.; REHMAN, A.; BHARDWAJ, R.; LANDI, M.; ZHENG, B. Response of Phenylpropanoid Pathway and the Role of Polyphenols in Plants under Abiotic Stress. **Molecules**, v.24, n.13, p. 2452, 2019.

VENDRUSCOLO, E.C.G.; SCHUSTER, I.; PILEGGI, M.; SCAPIM, C.A.; MOLINARI, H.B.C.; MARUR, C.J.; VIEIRA, L.G.E. Stress-induced synthesis of proline confers tolerance to water deficit in transgenic wheat. **Journal of Plant Physiology**, v.164, p. 1367–1376. 2007.

WASAYA, A.; ZHANG, X.; FANG, Q.; YAN, Z. Root Phenotyping for Drought Tolerance: A Review. **Agronomy**, v.8. n.11, p. 241, 2018.