

# BASES GENÉTICAS DA DEISCÊNCIA NATURAL DE GRÃOS DE TRIGO: ESTIMATIVA ARTIFICIAL ENVOLVENDO O CARÁTER VIGOR DE GLUMAS E LEMAS<sup>1</sup>

MATIAS A. DE O. MATOS<sup>2</sup> e F.I.F. DE CARVALHO<sup>3</sup>

**RESUMO** - A perda do rendimento de grãos através de debulha natural merece uma atenção especial por parte dos melhoristas para o desenvolvimento de genótipos resistentes à deiscência. A tolerância à debulha em trigo (*Triticum aestivum* L.) foi estimada através de uma força requerida para livrar glumas e lemas do raquis. Medidas foram feitas em plantas individuais nas seis gerações (P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>, F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, RC<sub>1</sub>F<sub>1</sub> e RC<sub>2</sub>F<sub>1</sub>), provenientes dos cruzamentos envolvendo quatro diferentes genótipos. Foi observada a existência de uma alta variabilidade genética. Aditividade para suscetibilidade do vigor de glumas e lemas, como também efeitos de epistasia foram observados nos genótipos em estudo. Em geral, os resultados sugerem que não há muita complexidade na herança da resistência à debulha e a expressão do efeito dos genes parece ser pouco afetado pelas condições ambientais. Contudo, visto que o vigor das glumas e lemas é recessivo e que genes com grande efeito estão presentes nestes cruzamentos, a orientação de seleção para a resistência à debulha em gerações segregantes poderá ser efetiva.

Termos para indexação: *T. aestivum* L., bases genéticas, herdabilidade, fatores efetivos.

## GENETIC BASES OF WHEAT GRAINS NATURAL DEHISCENCE: AN ARTIFICIAL ESTIMATE INVOLVING THE GLUME AND LEMMA VIGOR CHARACTER

**ABSTRACT** - Grain yield losses from natural shattering require the development of shatter resistant genotypes, and breeding methods depend on the type of variability and genetic conditioning the trait under study. Shatter tolerance was measured in wheat (*Triticum aestivum* L.) as the force required to free a glume and lemma from the raquis. Measurements were made on single, random plants of six generations (P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>, F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, RC<sub>1</sub>F<sub>1</sub> and RC<sub>2</sub>F<sub>1</sub>) from crosses among four parental lines. All populations were grown at the Experimental Agronomic Station/UFRGS, Guaíba, RS, in 1978. High genetic variability was detected. Additive for glume and lemma vigor susceptibility as well as epistatic effects separating the parents were observed. In general, the results suggest that the inheritance of shattering resistance is not too complex and the expression of gene effects appears not to be sensitive to environmental conditions. However, because glume and lemma vigor is recessive and because genes with large effects were present in these crosses, direct selection for shattering resistance in early generations should be effective.

Index terms: natural shattering, *T. aestivum* L., heritability, effective factors.

## INTRODUÇÃO

O trigo é uma cultura de grande importância econômica, não só por ser uma fonte básica de proteína na alimentação humana, como também, por não ter sido ainda descoberto um outro cereal com suas características panificáveis, qualidades nutricionais e palatabilidade, que o substitua nas proporções de seu consumo. Portanto, todos os

esforços devem ser aplicados no sentido da obtenção de maiores colheitas.

O desgrane natural pode ser um caráter de importância fundamental para assegurar altos rendimentos na cultura de trigo. O controle da perda de grãos por debulha pode proporcionar um aumento bastante expressivo na produtividade, principalmente em anos favoráveis em nosso meio para a cultura de trigo. Dependendo da cultivar utilizada, reduções no rendimento por desgrane natural podem alcançar índices alarmantes. Conseqüentemente, a introdução de genes que induzem uma resistência apreciável à perda natural de grãos poderá contribuir significativamente para o aumento de produtividade dos trigos brasileiros.

Talvez, pela complexidade do mecanismo genético e um possível envolvimento com outras caracte-

- <sup>1</sup> Aceito para publicação em 19 de agosto de 1980. Parte do trabalho de Dissertação de Mestrado em Agronomia (Melhoramento Fitogenético) do primeiro autor - UFRGS.
- <sup>2</sup> Eng.<sup>o</sup> Agr.<sup>o</sup> M.Sc., Unidade de Execução de Pesquisa de Âmbito Estadual - UEPAE/EMBRAPA, Caixa Postal 01, CEP 64.000 - Teresina, PI.
- <sup>3</sup> Eng.<sup>o</sup> Agr.<sup>o</sup> Ph.D., Universidade Federal do Rio Grande do Sul - UFRGS, CEP 90.000 - Porto Alegre, RS.

terísticas e fatores ambientais, o caráter de debilidade vinha sendo manipulado de uma maneira superficial e subjetiva. O estudo do potencial dos genótipos quanto ao desgrane natural, a avaliação da debilidade por mecanismos artificiais, a estimativa da ação gênica e o número de fatores envolvidos na determinação do caráter "tenacidade" das glumas e lemas, permitirão um acúmulo de conhecimentos que poderão auxiliar o melhorista em uma seleção menos empírica de genótipos mais resistentes à deiscência natural de grãos.

#### REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

As informações disponíveis sobre o estudo de debilidade em trigo não são muitas, apesar de, algumas décadas atrás, já ter havido maior divulgação sobre o assunto.

Vários métodos foram testados, alguns procurando avaliar diretamente em campo a perda de grãos na maturação plena, e outros usando procedimentos artificiais com o fim de estimar a debilidade natural. A estimativa do desgrane a campo foi realizado por Fajersson & Kraniz (1965), Mirzinski & Jestrovic (1970), Jestrovic (1971) e Fajersson (1972). Por outro lado, a avaliação artificial foi feita por diferentes processos, considerando a existência de diversos caracteres morfofisiológicos. Porter (1959), citando o equipamento desenvolvido por Duncles em 1934/1935, que submetia as espigas à ação de duas escovas sobrepostas com uma rotação de, aproximadamente, 50 r.p.m., afirmou ser um sistema muito bom para avaliar a deiscência de grãos. Chang (1943) usou outro processo em que as partes reprodutivas do trigo eram submetidas a uma determinada rotação contra placas, de modo a provocar a liberação dos grãos. Métodos similares, mas com algumas diferenças, foram usados por Mirzinski & Jestrovic (1970) e Jestrovic (1971), enquanto que Szot & Grundas (1973) usaram um aparelho eletromagnético vibrador, considerado por estes pesquisadores como muito eficiente.

Entre os componentes florais mais usados como estimadores da debilidade estão as glumas, quer pelo estudo de sua constituição anatômica, quer pela aferição direta de sua tenacidade. O uso do vigor das glumas e/ou das lemas com um bom parâme-

tro de avaliação da deiscência natural consta dos trabalhos de Vogel (1941), Lebsock & Smith (1957), Smith (1957), Porter (1959), Rizincek (1974) e Atashi-Rang & Lucken (1978). Quanto à constituição anatômica, a influência da lignificação e a espessura dos tecidos basais das espiguetas foram referenciadas por Vogel (1938) e Chang (1943), e a importância do número e espessura dos feixes vasculares constam dos trabalhos realizados por Soloshenko (1971 e 1975), Il'Inskaya-Tsenilovich & Soloshenko (1975).

A identificação das diferenças de tenacidade entre as cultivares de uma mesma espécie, como sendo devido a fatores genéticos, foram observados por muitos pesquisadores entre eles Fajersson & Kraniz (1965), Fajersson (1972) e Szot & Grundas (1973), que não só identificaram variabilidades intervarietais, como também observaram diferentes picos de maior debilidade entre os genótipos em relação com o período em dias após a floração.

O número mínimo de fatores efetivos que estejam ligados à debilidade de modo geral são poucos, conforme a quase-unanimidade dos pesquisadores consultados; entretanto, nem sempre as mesmas estimativas foram encontradas. Segundo Howard e Howard (1972) e Goulden et al. (1928), citados por Porter (1959) e Ausemus et al. (1967), a debilidade é fundamentada na herança monogênica. Porter (1959), por sua vez quando comparou uma cultivar suscetível com duas outras consideradas resistentes, observou resultados diferentes; no cruzamento entre as cultivares consideradas resistentes, concluiu ser mínimo o número de fatores genéticos que os diferenciavam. Por outro lado, o mesmo autor estimou como sendo muito maior o número de genes envolvidos quando cruzou o suscetível com o mais resistente; a estimativa de dois pares de genes maiores e o envolvimento de um terceiro gene modificador foi admitida para a combinação do menos resistente com o genótipo suscetível. Fato semelhante foi registrado por Narulá et al. (1965), onde, nos cruzamentos em que a cultivar Yaqui-53 participou como genitor, o número de genes estimados foi de dois pares, enquanto que na combinação NP-824 vs. Kentana-Bagé-Frontana a debilidade apresentou ser controlada por três locus independentes.

A herdabilidade do caráter desgrane em trigo,

computada por Porter (1959) e Atashi-Rang & Lucken (1978), revelou índices bastante baixos; por outro lado, o componente genético de maior importância na diferenciação dos genótipos foi a aditividade, apesar da observação de frequentes modificações causadas por efeitos epistáticos.

Estes mesmos autores verificaram intenso efeito do ambiente na manifestação do caráter debulha natural, principalmente a umidade relativa do ar, que, quando se apresenta em menor percentagem, favorece uma intensa deiscência de grãos.

### MATERIAL E MÉTODOS

O estudo sobre o caráter tenacidade das glumas e lemas foi desenvolvido nos genótipos E-7414, IAS-20 Iassul, Frontana e Lagoa-Vermelha, sendo os dois primeiros considerados suscetíveis, e os dois últimos, resistentes. Foram estudados seis diferentes combinações de cruzamentos contendo cada uma seis gerações -  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $RC_1F_1$  e  $RC_2F_1$ , que foram semeadas na Estação Experimental Agrônômica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (EEA/UFRGS), em Guaíba, RS, em 1978. As linhas tinham um comprimento de três metros e espaçadas de 0,30 metros, enquanto que entre plantas dentro de cada linha a distância era de apenas 0,20 metros.

Cada espiga foi individualmente colhida da haste principal (a de maior estatura) de cada planta, 45 dias após a antese. Suas glumas e lemas foram testadas para a tenacidade com o auxílio de uma balança marca Marte, adaptada com um ponteiro marcador e uma pinça de prender glumas e lemas. Este equipamento teve também sua escala transformada para umidade de grama força (gf), com auxílio de um dinamômetro de mola. Foram testadas todas as partes florais das espiguetas situadas na face onde estava localizada a segunda espiguetas a partir do ápice.

A análise da variância e a distribuição de frequência das médias e variâncias foram calculadas usando-se o modelo matemático de Steel & Torrie (1960), com o auxílio de computador pelo programa "minitab". As variâncias fenotípicas, genéticas e ambiental foram estimadas conforme os procedimentos de Allard (1960) e Falconer (1976). Os componentes da variância genética foi feita segundo o método de Hayman (1958). A herdabilidade, desvio da dominância, heterose, depressão endogâmica e número mínimo de fatores foram estimados de igual maneira empregada por Carvalho (1974) e Dotto (1976).

### RESULTADOS

Pela análise da variância, quando comparadas as médias dos quatro genótipos estudados, com auxílio do teste de Tukey (5%), o E-7414 e o IAS-20

Iassul demonstraram possuir menor vigor de glumas e lemas, sem diferirem estatisticamente entre si. O Frontana revelou tenacidade intermediária, diferindo significativamente dos genótipos mais suscetíveis e do Lagoa-Vermelha, que mostrou ser o mais vigoroso (Tabela 1). Dentro de cada espiga foi constatada diferença de vigor de glumas e lemas localizadas no ápice e na base da inflorescência. Os resultados observados pelos desvios-padrões revelam que os genótipos mais tenazes eram os que possuíam maior variabilidade de vigor dentro da espiga (Tabela 1).

As estimativas das variâncias fenotípicas, genéticas e ambientais estão incluídas na Tabela 2. A variância genética teve participação acentuada na expressão da variância fenotípica, exceto para o cruzamento E-7414 vs. IAS-20 Iassul. Foram destacados os valores detectados para a herdabilidade no sentido amplo e restrito do caráter tenacidade de glumas e lemas, os quais variaram entre 0,33 a 0,85 e 0,34 a 1,00 respectivamente.

O exame da distribuição de frequência de cada população inseridas na Tabela 3 indica que as gerações  $F_1$  e  $F_2$  não são intermediárias entre os genitores e que existe uma evidência acentuada de predominância de genes dominantes para menor tenacidade de glumas e lemas, com exceção para os resultados obtidos nos cruzamentos envolvendo E-7414 vs. IAS-20 Iassul e Frontana vs. Lagoa-Vermelha. Em geral, as médias observadas revelaram maior aproximação dos cálculos médios geométricos do que das médias aritméticas, indicando que os efeitos gênicos são tão próximos do aditivo

TABELA 1. Tenacidade média (gf) das glumas e lemas provenientes de 80 espigas e desvio-padrão das espiguetas dentro das espigas dos genótipos E-7414, IAS-20 Iassul, Frontana e Lagoa-Vermelha, EEA/UFRGS, 1978.

	Médias	Desvio-padrão (S)
E-7414	19,40 a*	2,51
IAS-20 Iassul	19,46 a	2,74
Frontana	44,71 b	9,72
Lagoa-Vermelha	69,62 c	19,08

\* Médias seguidas da mesma letra não diferem significativamente ao nível de 5% (Tukey).

TABELA 2. Estimativa da variância fenotípica (VF), variância ambiental (VE), variância genética (VG), da herdabilidade no sentido restrito ( $h_r^2$ ) e no sentido amplo ( $h_a^2$ ) de seis cruzamentos, EEA/UFRGS, 1978.

	VF	VE	VG	$h_a^2$	$h_r^2$
E-7414 x IAS-20 Iassul	11,15	7,45	3,70	0,33	0,86
E-7414 x Frontana	180,02	29,28	150,74	0,84	1,00
E-7414 x Lagoa-Vermelha	175,06	26,40	148,66	0,85	1,00
IAS-20 Iassul x Frontana	92,62	18,69	73,93	0,80	0,81
IAS-20 Iassul x Lagoa-Vermelha	101,12	28,27	72,85	0,72	0,34
Frontana x Lagoa-Vermelha	253,64	82,50	173,14	0,82	1,00

como também do geométrico. Desta maneira, pode ser admitido, pela distribuição de frequência nos cruzamentos E-7414 vs. Frontana e IAS-20 Iassul vs. Frontana a proporção 11:5 com uma probabilidade de 0,10 a 0,25 e 0,25 a 0,50 pelo  $X^2$ , respectivamente; da mesma modalidade para os cruzamentos E-7414 vs. Lagoa-Vermelha e IAS-20 Iassul vs. Lagoa-Vermelha as proporções 15:1 e 5:10:1 ou 15:1 foram detectadas, com um ajuste respectivo de 0,25 a 0,50 e 0,50 a 0,75 pelo  $X^2$ . A combinação de E-7414 vs. IAS-20 Iassul mostrou alta similaridade entre todas as gerações (Tabela 4).

A ação gênica, calculada pelo método desenvolvido por Hayman (1958), identificou a aditividade com o componente de maior expressão em quase todos os cruzamentos envolvidos neste experimento. Na combinação do Frontana vs. Lagoa-Vermelha, o efeito epistático foi o mais significativo (Tabela 5), sendo a interação aditividade x aditividade, e aditividade x desvios da dominância, os efeitos mais expressivos.

Os dados estimados para heterose e endogamia foram destacados e em sua maioria significativos (Tabela 6). Os desvios de dominância também foram altos ou intermediários em  $d_1$  e  $d_2$ , e o número de fatores efetivos computados pelos três métodos variaram de nenhum a quatro fatores.

## DISCUSSÃO

Para o estudo da herança do caráter debulha foi necessário identificar a origem da variabilidade observada nas condições naturais dos quatro genó-

tipos utilizados neste trabalho. As observações feitas na lavoura mostraram que as cultivares E-7414 e IAS-20 Iassul, revelam uma perda considerável de grãos na maturação, comparada com os genótipos Frontana e Lagoa-Vermelha.

O teste de vigor de glumas e lemas permitiu, quando comparadas as médias das cultivares estudadas, estabelecer uma classificação fenotípica onde o E-7414 e IAS-20 Iassul foram considerados suscetíveis, em virtude do reduzido vigor das partes florais; a cultivar Frontana mostrou uma maior tenacidade para o caráter, sendo considerado moderadamente tolerante e o genótipo Lagoa-Vermelha revelou ser o mais tenaz e foi classificado como tolerante (Tabela 1).

As diferenças observadas de tenacidade entre as espiguetas da base e do ápice mostram que a diferenciação entre os genótipos é mais nítida nas cultivares que revelam maior tenacidade (Vogel 1941, Porter 1959).

A variabilidade detectada entre as cultivares para este caráter é, em grande parte, atribuído às diferenças genéticas dos germoplasmas observados. O efeito ambiental foi reduzido (Tabela 2). As pequenas diferenças entre os indivíduos pertencentes aos genótipos E-7414 e IAS-20 Iassul, assim como a insignificante variabilidade observada nas gerações híbridas, permitem o estabelecimento da hipótese de que a tenacidade das glumas e lemas para as duas cultivares seja controlada pelas mesmas bases genéticas.

A dominância da suscetibilidade é expressiva nas gerações  $F_1$  e  $F_2$  de todos os cruzamentos, com exceção do Frontana vs. Lagoa-Vermelha, cu-

TABELA 3. Distribuição de frequência do caráter tenacidade das glumas e lemas dos genótipos (P<sub>1</sub> e P<sub>2</sub>) e das gerações F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, RC<sub>1</sub> e RC<sub>2</sub> envolvendo os genótipos E-7414, IAS-20 Iassul, Frontana e Lagoa-Vermelha, EEA/UFRGS, Guaíba (RS), 1978.

Genótipos e gerações	Limite superior da classe (gf)																				Total							
	10	13	16	19	22	25	28	31	34	37	40	43	46	49	52	55	58	61	64	67		70	73	76	79	82	85	88
E-7414 x IAS-20 Iassul																												
P <sub>1</sub>	3	3	10	2	2																							20
P <sub>2</sub>	3	10	6	1																								20
F <sub>1</sub>	3	11	14	10	2																							40
F <sub>2</sub>	12	52	56	51	14	5																						190
RC <sub>1</sub>	1	7	13	8	1																							30
RC <sub>2</sub>	2	6	11	10	1																							30
E-7414 x Frontana																												
P <sub>1</sub>			2	7	5	3	2	1																				20
P <sub>2</sub>									1	1	1	4	6	3	1	1	2											20
F <sub>1</sub>									3	2	1	4	5	6	3	2												30
F <sub>2</sub>	5	7	25	26	17	17	23	7	5	15	7	5	4	5	5	2			1	1	1	1	1	1	1	1	1	180
RC <sub>1</sub>			4	7	8	8	2	1																				30
RC <sub>2</sub>							2	1	2	4	2	1	1	3	5	2			2	2	1	2						30
E-7414 x Lagoa-Vermelha																												
P <sub>1</sub>			3	4	8	4	1																					20
P <sub>2</sub>																												20
F <sub>1</sub>	2		2	2	4	9	12	5	5	1									1	3	3	3	4	2	2	1	1	32
F <sub>2</sub>	3	6	13	24	9	26	14	11	14	9	10	6	8	4	3	2	2	2	1						1	1	1	180
RC <sub>1</sub>			1	5	7	6	3	1	1	4	2	1	2	1	2	3	3	1	1	3	1	1	2	1	1	1	1	30
RC <sub>2</sub>																												25

TABELA 3. Continuação

Genótipos e gerações	Limite superior da classe (gf)																				Total								
	13	16	19	22	25	28	31	34	37	40	43	46	49	52	55	58	61	64	67	70		73	76	79	82	85	88	91	
IAS-20 Iassul x Frontana																													
P <sub>1</sub>	1	10	7	1	1																								20
P <sub>2</sub>																													20
F <sub>1</sub>	3	11	10	20	7	7	1	1	3	4	3	4	4	4	1													60	
F <sub>2</sub>	1	3	10	12	13	23	7	15	8	11	3	3	2	1														123	
RC <sub>1</sub>	2	2	1	8	2	8	5	1	1																			30	
RC <sub>2</sub>					3	5	6	3	4	3	1	3	2	1														30	
IAS-20 Iassul x L.-Vermelha																													
P <sub>1</sub>	4	8	3	1	1	1	2																					20	
P <sub>2</sub>																												20	
F <sub>1</sub>	5	7	9	4	3	2																						30	
F <sub>2</sub>	5	20	31	37	25	15	10	6	5	9	5	4	1	2	3	1												180	
RC <sub>1</sub>	1	2	10	7	3	3	2	1	1	1																		30	
RC <sub>2</sub>					4	1	2	2	2	2	2	4	2	4	1	2	2											30	
Frontana x Lagoa-Vermelha																													
P <sub>1</sub>																												20	
P <sub>2</sub>																												20	
F <sub>1</sub>																												30	
F <sub>2</sub>	1	3	12	19	30	16	20	11	6	10	9	11	8	2	2	3	1	4	3	2	1	2	1	1	2	1	1	180	
RC <sub>1</sub>																												11	
RC <sub>2</sub>																												30	

TABELA 4. Teste de ajustamento  $\chi^2$  (Qui-quadrado) para as proporções do número de espigas observadas e esperadas no caráter tenacidade das glumas e lemas, de seis cruzamentos, EEA/EFGRS, Guaíba (RS), 1978.

Cruzamentos e populações	Número de espigas observadas				Total	Proporção esperada	Probabilidade (P)
	Suscetível	Moderadamente tolerante	Tolerante	Total			
E-7414 x IAS-20 lassul	F <sub>2</sub>	190	-	-	190		
	RC <sub>1</sub>	30	-	-	30		
	RC <sub>2</sub>	30	-	-	30		
E-7414 x Frontana	F <sub>2</sub>	132	-	48	180	11:5	0,10 - 0,25
	RC <sub>1</sub>	30	-	0	30	1:0	1,00
	RC <sub>2</sub>	5	-	25	30	1:3	0,25 - 0,50
E-7414 x L.-Vermelha	F <sub>2</sub>	55	118	7	180	5:10:1	0,25 - 0,50
	RC <sub>1</sub>	30	-	0	30	1:0	1,00
	RC <sub>2</sub>	16	-	9	25	3:1	0,25 - 0,50
IAS-20 lassul x Frontana	F <sub>2</sub>	79	-	44	123	11:5	0,25 - 0,50
	RC <sub>1</sub>	29	-	1	30	1:0	0,75 - 0,90
	RC <sub>2</sub>	14	-	16	30	1:1	0,50 - 0,75
IAS-20 lassul x L.-Vermelha	F <sub>2</sub>	172	-	8	180	15:1	0,75 - 0,90
	RC <sub>1</sub>	30	-	0	30	1:0	1,00
	RC <sub>2</sub>	21	-	9	30	3:1	0,50 - 0,75
Frontana x L.-Vermelha	F <sub>2</sub>	137	-	43	180	12:4	0,50 - 0,75
	RC <sub>1</sub>	1	-	10	11	1:1	0,005
	RC <sub>2</sub>	30	-	0	30	1:0	1,00

TABELA 5. Médias das gerações P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>, F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, RC<sub>1</sub> e RC<sub>2</sub> e ação gênica para três ou seis parâmetros, segundo Hayman (1958), EEA/UFRGS, Guaíba, (RS), 1978.

Gerações ou parâmetros	E-7414		E-7414		E-7414		IAS-20 lassul		IAS-20 lassul		Frontana	
	IAS-20 lassul	x	Frontana	x	L.-Vermelha	x	Frontana	x	L.-Vermelha	x	L.-Vermelha	
P <sub>1</sub>	18,29 ± 3,24		21,79 ± 3,94		18,30 ± 3,47		20,46 ± 2,91		18,64 ± 5,54		42,06 ± 6,18	
P <sub>2</sub>	16,77 ± 2,33		46,73 ± 5,89		74,95 ± 6,28		48,07 ± 5,65		62,88 ± 6,20		66,55 ± 8,87	
F <sub>1</sub>	15,69 ± 2,69		34,84 ± 6,82		28,29 ± 6,22		27,45 ± 4,92		25,05 ± 4,38		64,78 ± 13,74	
F <sub>2</sub>	16,16 ± 3,34		28,08 ± 13,42		32,93 ± 13,23		31,97 ± 9,62		26,19 ± 10,06		39,88 ± 15,93	
RC <sub>1</sub>	16,61 ± 2,47		22,27 ± 4,36		26,37 ± 7,23		24,96 ± 5,95		22,80 ± 6,05		34,17 ± 5,08	
RC <sub>2</sub>	16,04 ± 2,57		48,53 ± 12,28		58,47 ± 10,63		38,27 ± 8,65		39,83 ± 11,45		60,74 ± 8,98	
m	16,32 ± 1,14		32,62 ± 2,88		38,32 ± 3,03		31,12 ± 2,46		32,29 ± 2,57		48,28 ± 3,83	
a	0,56 ± 1,73		13,65 ± 3,39		-23,29 ± 3,45		-13,81 ± 3,03		-21,56 ± 3,91		-15,57 ± 4,77	
d <sub>2</sub>	1,95 ± 3,26		-2,56 ± 6,89		-17,51 ± 6,82		-6,53 ± 5,63		-15,70 ± 6,03		-8,67 ± 11,12	
P	0,07		1,75		0,63		0,03		0,55		5,09	
m	0,75 - 0,90		0,10 - 0,25		0,25 - 0,50		0,75 - 0,90		0,25 - 0,50		0,010 - 0,025	
a	-		-		-		-		-		39,88 ± 15,93	
h	-		-		-		-		-		-26,57 ± 10,32	
i	-		-		-		-		-		40,79 ± 68,57	
j	-		-		-		-		-		30,30 ± 66,96	
l	-		-		-		-		-		-14,33 ± 11,65	
l	-		-		-		-		-		18,07 ± 81,45	

TABELA 6. Estimativa da heterose, da depressão endogâmica, do grau de dominância das populações  $F_1$  ( $d_1$ ) e  $F_2$  ( $d_2$ ), do número mínimo de fatores efetivos segundo os métodos de Wright (1) Wright (2) e Weng e do número médio de fatores efetivos ao caráter tenacidade das glumas e lemas de seis cruzamentos, EEA/UFRGS, Guaíba (RS), 1978.

Cruzamento	Heterose (%)	Depressão endogâmica (%)	$d_1$	$d_2$	Número de fatores efetivos			
					Wright (1)	Wright (2)	Weng	Média
E-7414 x IAS-20 Iassul	- 11*	- 2,55	- 2,42	- 3,79	0,07	0,79	0,11	0,32
E-7414 x Frontana	+ 2	+ 19,40*	- 0,05	- 1,00	0,58	0,58	0,87	0,68
E-7414 x L.-Vermelha	- 39*	- 16,40*	- 0,65	- 0,97	2,94	3,52	4,41	3,62
IAS-20 Iassul x Frontana	- 20*	- 16,47*	- 0,49	- 0,33	1,39	1,56	2,09	1,68
IAS-20 Iassul x L.-Vermelha	- 39*	- 4,55	- 0,71	- 1,32	2,98	3,76	4,48	3,74
Frontana x L.-Vermelha	+ 19*	+ 38,45*	0,86	- 2,36	1,16	1,58	1,74	1,49

\* Significância ao nível de 5% pelo t-teste.

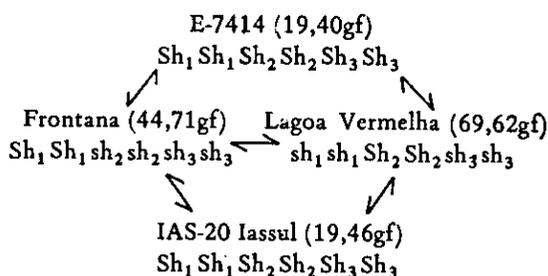
jo  $F_1$  mostrou dominância parcial em relação ao genitor resistente. A ação gênica principal foi a aditiva, caracterizada por uma significativa heterose, uma expressiva herdabilidade, e pelos resultados da decomposição dos componentes genéticos estimados pelo método desenvolvido por Hayman (1958). Efeitos não-aditivos (dominância e epistasia) também foram observados, principalmente nos cruzamentos envolvendo o genótipo Lagoa-Vermelha. Resultados estes, até certo ponto, similares àqueles observados, respectivamente, por Atashi-Rang & Lucken (1978) e Porter (1959).

Nos cruzamentos entre E-7414 e IAS-20 Iassul com a cultivar Frontana, a relação 11:5 observada em  $F_2$  induz a aceitação da hipótese da participação de dois genes independentes (Tabela 4).

O efeito genético principal foi o de aditividade, confirmado através da detecção da alta herdabilidade, no sentido restrito, do valor expresso pela heterose, e da significativa participação observada pelo emprego do método criado por Hayman (1958). O efeito epistático aparente não se ajustou à estimativa da constituição gênica dos indivíduos observados (Tabela 5). Os resultados mostram que, quando a cv. Frontana é um dos genitores, a presença de um só alelo dominante não é suficiente para expressar a suscetibilidade à deiscência. Nos cruzamentos envolvendo o E-7414 e IAS-20 Iassul com a cultivar mais tolerante, Lagoa-Vermelha apresentou uma proporção de 15:1 e 5:10:1 ou 15:1, que também se ajusta à estimativa da ação de

dois fatores. O efeito aditivo foi o componente genético principal, apesar de haver pequeno efeito da dominância, que também é acusado pelos valores dos desvios da dominância intermediária e alta heterose. A distribuição de frequência possibilitou admitir que nestes cruzamentos, onde participa a cv. Lagoa-Vermelha, um simples alelo dominante é suficiente para reduzir a tolerância. O cruzamento entre a cv. Frontana e Lagoa-Vermelha pela análise da distribuição de frequência permite estimar uma diferença de dois fatores. O efeito epistático foi o efeito principal, comprovado principalmente pelos resultados do procedimento de Hayman (1958).

Com base neste resultado, pode ser admitido que a diferença genética entre as cultivares seja devida a dois fatores, mas que pelo menos três genes estão envolvidos na expressão do caráter tenacidade. Assim sendo, com base na distribuição da frequência e diferenças médias de tenacidade entre as cultivares, é possível sugerir como mais provável a seguinte constituição genética:



É provável que a explicação da maior tenacidade da cv. Lagoa-Vermelha esteja relacionada com a presença do gene  $Sh_2Sh_2$ , que teria uma menor capacidade de expressão do caráter que o  $Sh_1Sh_1$ . Outra hipótese seria a de um efeito complementar maior entre os alelos dos genes  $sh_1sh_1sh_3sh_3$  do que nos genes  $sh_2sh_2sh_3sh_3$ . A substituição de um só alelo  $sh_1$  ou  $sh_3$  por  $Sh_1$  ou  $Sh_3$  anularia o alto efeito complementar e os recombinantes tenderiam a ter uma maior semelhança com o genitor mais suscetível.

### CONCLUSÕES

1. A tenacidade da gluma e lema é um caráter herdável e que a alta variabilidade detectada seja devido principalmente a variância genética;

2. O reduzido efeito ambiental e a expressiva herdabilidade, permitiu formular a hipótese da existência de genes com grande efeito sobre o caráter;

3. A análise detalhada da constituição genética sobre o vigor no germoplasma estudado revelou a existência de três grupos distintos, E-7414 e IAS-20 Iassul, Frontana e Lagoa-Vermelha;

4. A constatação da diferencial de dois genes para as três diferentes constituições genéticas, possibilitou caracterizar a existência de três genes maiores e independentes, no controle do caráter tenacidade das glumas e lemas;

5. A identificação de uma expressiva herdabilidade e de uma significativa ação gênica aditiva admitem formular a hipótese de que o caráter tenacidade seja de fácil manipulação no melhoramento de plantas.

### AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao Projeto Integrado de Genética (PIG - CNPq) e Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA) pelo suporte financeiro utilizado no desenvolvimento deste trabalho.

### REFERÊNCIAS

ALLARD, R.W. *Principles of plant breeding*. New York, John Wiley & Sons, Inc., 1960. 485p.

- ATASHI-RANG, G. & LUCKEN, K.A. Variability, combining ability, and interrelationships of anther length, anther extrusion, glume tenacity, and shattering in spring wheat. *Crop. Sci.*, Madison, 18(2): 267-72, 1978.
- AUSEMUS, E.R.; MCNEAL, F.H. & SCHMIDT, J.W. Genetics and inheritance. In: QUISENBERRY, K.S. & REITZ, L.P. *Wheat and wheat improvement*. Madison, American Society Agronomy, 1967. 560p.
- CARVALHO, F.I.F. de. Use of a sphaerococcum type in wheat breeding: inheritance and relationships of flag leaf angle and other morpho-physiological characters. University of California, 1974. 108p. Tese Doutorado.
- CHANG, S.C. Morphological causes for varietal differences in shattering of wheat. *J. Am. Soc. Agron.*, New York, 35(5):435-41, 1943.
- DOTTO, S.R. Estudo da herança do caráter estatura da planta envolvendo genótipos de trigo (*Triticum aestivum* L.) de porte alto e baixo. Porto Alegre, UFRGS, Fac. Agron., 1976. 119p. Tese Mestrado.
- FAJERSSON, F. Shattering studies in wheat varieties a weigullsholn in 1971. *Agric. Hortique Genet.*, 30(8/4):294-311, 1972.
- FAJERSSON, F. & KRANIZ, M. Studies on resistance to shattering in varieties of winter and spring wheat at weigullsholn during the period (1952-56). *Agric. Hortique Genet.*, 23(3/4):101-71, 1965.
- FALCONER, D.S. *Introducción a la genética quantitativa*. México, Com. Ed. Continental, 1976. 430p.
- HAYMAN, B.I. The separation of epistatic from additive and dominance variation in generations means. *Heredity*, London, 12:371-90, 1958.
- IL'INSKAYA-TSENTILOVICH, M.A. & SOLOSHENKO, A.V. Anatomical evaluation of varieties of winter wheat for grain shedding. *Plant Breeding Abstr.*, Cambridge, 42(3):546, 1972.
- JESTROVIC, T. Investigation on the heritability of shedding and some components in connexion with the shedding of wheat kernels. *Plant Breeding Abstr.*, Cambridge, 41(2):125, 1971.
- LEBSOCK, K.L. & SMITH, G.S. The inheritance of head characters in tetraploid wheat hybrids. II Rachis bristles, awns, glume tenacity clavete head, and seed color. *Agron. J.*, Madison, 49(3):202-5, 1957.
- MIRZINSKI, J. & JESTROVIC, Z. Investigation of shattering in wheat. *Plant Breeding Abstr.*, Cambridge, 40(1):66, 1970.
- NARULA, P.N.; MATHUR, U.S. & SRIVASTAVA, S. L. Shattering and its inheritance in wheat. *Sci. Cult.*, 31(3):148-9, 1965.
- PORTER, K.B. The inheritance of shattering in wheat. *Agron. J.*, Madison, 51(3):173-7, 1959.
- RIZINCEK, R.; PATOCKA, K. & KADRMAS, J. The energy of the grain attachment in ear in spring and winter wheat varieties. *Zem. Technika*, 20(7): 369-78, 1974.
- SMITH, G.S. Inheritance of head characters in tetraploid wheat hybrids: I Glume tenacity and head type in *Mindum durum* x *Vernal emmer*. *Agron. J.*, Madison, 49(4):138-41, 1957.

- SOLOSHENKO, A.V. Characteristics of anatomical structure of spikelet glumes of winter wheat in relation to shattering. *Field Crop. Abstr.*, London, 24(2):235, 1971.
- SOLOSHENKO, A.V. A method of determining the degree of shedding in winter wheat. *Plant Breeding Abstr.*, Cambridge, 45(9):564, 1975.
- STEEL, R.G. & TORRIE, J.H. *Principles and procedures of statistics*. New York, McGraw-Hill Book Comp. In., 1960. 481p.
- SZOT, B. & GRUNDAS, S. Test of the application of a simulator to the assessment of the liability to shedding in cereals. *Bioletim Inst. Hodowli Aklim. Rosl.*, 3(4):25-7, 1973.
- VOGEL, O.A. Relation of glume Strength and other characters to shattering in wheat. *J. Am. Soc. Agron.*, New York, 33(7):583-89, 1941.
- VOGEL, O.A. The relation of signification of the outer glume to resistance to shattering in wheat. *J. Am. Soc. Agron.*, 30:599-603, 1938.