

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
FACULDADE DE AGRONOMIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FITOTECNIA

HERANÇA GENÉTICA E MAPEAMENTO MOLECULAR DO CARÁTER NUDA
EM AVEIA HEXAPLOIDE

Itacir de Pierri Ubert
Engenheiro Agrônomo/Faculdade IDEAU

Dissertação apresentada como um dos requisitos
à obtenção do Grau de Mestre em Fitotecnia
Ênfase em Melhoramento e Biotecnologia Vegetal

Porto Alegre, (RS), Brasil
Março de 2016

CIP - Catalogação na Publicação

Ubert, Itacir de Pierri
Herança genética e mapeamento molecular do caráter
nuda em aveia hexaploide / Itacir de Pierri Ubert. --
2016.
112 f.

Orientador: Itamar Cristiano Nava.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal do
Rio Grande do Sul, Faculdade de Agronomia, Programa
de Pós-Graduação em Fitotecnia, Porto Alegre, BR-RS,
2016.

1. Aveia nuda. 2. Herança genética. 3.
Herdabilidade. 4. Mapeamento molecular. I. Nava,
Itamar Cristiano, orient. II. Título.

ITACIR DE PIERRI UBERT
Bacharel em Agronomia - IDEAU

DISSERTAÇÃO

Submetida como parte dos requisitos
para obtenção do Grau de

MESTRE EM FITOTECNIA

Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia
Faculdade de Agronomia
Universidade Federal do Rio Grande do Sul
Porto Alegre (RS), Brasil

Aprovado em: 01.03.2016
Pela Banca Examinadora

Homologado em: 12.08.2016
Por

ITAMAR CRISTIANO NAVA
Orientador - PPG Fitotecnia

SIMONE MUNDSTOCK JAHNKE
Coordenadora do Programa de
Pós-Graduação em Fitotecnia

MARCELO TEIXEIRA PACHECO
PPG Fitotecnia/UFRGS

LUIZ CARLOS FEDERIZZI
PPG Fitotecnia/UFRGS

RICARDO LIMA DE CASTRO
EMBRAPA Trigo
Passo Fundo/RS

PEDRO ALBERTO SELBACH
Diretor da Faculdade de
Agronomia

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), pela oportunidade, estrutura e excelência em ensino.

Ao professor Itamar Cristiano Nava, pela orientação, confiança, ensinamentos e pelo exemplo de comprometimento e ética profissional.

Aos professores do departamento de Plantas de Lavoura, em especial aos professores Luiz Carlos Federizzi e Marcelo Teixeira Pacheco, pelos ensinamentos teóricos e práticos.

Aos meus colegas, em especial ao Marcos Fipke, Natan Pagliarini, Marcos Turra, Andrew Rerison, Ernandes Monfroi e Rodrigo Oliboni, pela amizade, troca de conhecimentos e momentos de descontração.

Ao colega Cristiano Mathias Zimmer, pela amizade e auxílio no desenvolvimento da pesquisa, principalmente na minuciosa avaliação fenotípica.

Aos colegas Nicole Barros, Matias Fuhr e Francisco Gnocato, pelo auxílio na execução e na avaliação dos experimentos de campo.

Aos meus pais Jovildo Ubert e Nelci de Pierri Ubert, pelos ensinamentos de valores essenciais, como a honestidade, integridade e pelo apoio constante em todos os meus projetos.

À minha irmã Eliane Sbeghen, meu cunhado Leodimar Sbeghen e minha sobrinha Luiza Sbeghen, pelo incentivo constante.

Aos amigos da Housing 158, pela amizade e principalmente pelas boas conversas.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos.

“Excelência nunca é um acidente. É sempre resultado de muita intenção, esforço sincero e execução inteligente. Representa a escolha sábia de diversas alternativas. É a escolha, e não a sorte, que determina o seu destino” – Aristóteles.

HERANÇA GENÉTICA E MAPEAMENTO MOLECULAR DO CARÁTER NUDA EM AVEIA HEXAPLOIDE¹

Autor: Itacir de Pierri Ubert
Orientador: Itamar Cristiano Nava

RESUMO

A aveia nuda apresenta a formação de grãos com lema pouco lignificada. Esta característica facilita a separação dos grãos da lema e da pálea durante o processo de trilha. Embora, estudos sobre o caráter nuda iniciaram aproximadamente um século atrás, o controle genético deste caráter ainda não é totalmente compreendido em aveia. Os objetivos deste estudo foram avaliar o caráter nuda em duas populações de linhagens de aveia, determinar o número de genes e mapear regiões genômicas associadas a este caráter. Linhagens obtidas dos cruzamentos simples 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1' e 'URS Taura x UFRGS 017004-2', foram avaliadas nas gerações F_{5:6} e F_{5:7}. Os genitores de cada população são contrastantes para a formação de grãos com casca e sem casca. Com base nos resultados fenotípicos observados, as linhagens foram classificadas em nuda, parcialmente nuda, parcialmente casca e casca. As hipóteses genéticas de quatro e cinco genes controlando o caráter foram testadas. A análise de QTL foi realizada através do mapeamento por intervalo simples, utilizando os dados fenotípicos e o mapa genético de ligação desenvolvido para cada população. Nas duas populações e gerações avaliadas, um grande número de linhagens apresentou expressividade variável, sendo que o maior percentual de grãos sem casca foi observado no terço superior da panícula. Com base no modelo genético proposto, o caráter nuda deve ser controlado por um gene principal *N1* com atuação de genes modificadores, os quais desempenham um papel importante no grau de lignificação da lema. A análise de QTL detectou uma única região genômica com grande efeito sobre o caráter nuda nas populações de mapeamento. O marcador 'GMI_ES14_c19259_657' apresentou efeito significativo nas duas populações e gerações de autofecundação avaliadas. Estudos complementares serão necessários para confirmar a associação deste marcador com o caráter nuda em diferentes germoplasmas e investigar o potencial de uso deste marcador no melhoramento genético de aveia nuda.

¹Dissertação de Mestrado em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil. (112f.) Março, 2016.

GENETICS AND MAPPING OF THE NAKED TRAIT IN HEXAPLOID OAT¹

Author: Itacir de Pierri Ubert
Adviser: Itamar Cristiano Nava

ABSTRACT

Naked oat presents the formation of grains with a less lignified lemma. This feature allows the grain to be easily separated from palea and lemma during the thresh process. However, studies regarding the formation of naked grains began approximately a century ago; genetic control of this characteristic is not yet fully understood in oats. The objectives of this study were to evaluate the naked trait in two populations of oat lines, to determine the number of genes and to map genomic regions associated with this trait. Lines obtained from the simple crosses 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1' and 'URS Taura x UFRGS 017004-2' were evaluated at the F_{5:6} and F_{5:7} generations. Parents of each population show the contrasting phenotypes hulled and naked grains. Based on the phenotypic data observed in this study, oat lines were classed as naked, partially naked, partially hulled and hulled. The genetic hypothesis of four and five genes controlling the trait were tested. QTL analysis was performed through simple interval mapping, using the phenotypic data and the genetic linkage map developed for each population. In both populations and generations, a great number of lines exhibited variable expressivity, with the highest percentage of naked grains observed in the upper third of the panicle. Based on the proposed genetic models, the formation of naked grains must be controlled by a principal or major gene (*N1*) acting with modifier genes, which plays an important role in the degree of lemma lignification. QTL analysis detected a unique genomic region with high association with the naked trait in the mapping populations. The SNP marker 'GMI_ES14_c19259_657' presented a significant effect in both populations and generations analyzed. Further studies are needed in order to confirm the association of this marker with the formation of naked grains in different germplasm and to investigate the potential of use this marker in breeding naked oat varieties.

¹Master dissertation in Plant Science, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brazil. (112p.) March, 2016.

SUMÁRIO

	Página
1 INTRODUÇÃO.....	1
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	4
2.1 Origem e evolução da aveia	4
2.2 Composição química dos grãos de aveia	6
2.3 Origem e evolução da aveia nuda	7
2.4 Características morfológicas da aveia nuda	8
2.5 Estudos genéticos do caráter nuda em aveia	12
2.6 Relação dos caracteres nuda e espiguetas multiflora em aveia	14
2.7 Expressividade variável do caráter nuda em aveia.....	16
2.8 Fatores ambientais envolvidos na expressão do caráter nuda	17
2.9 Expressão do caráter nuda em outras espécies cultivadas	19
2.10 Regulação epigenética do caráter nuda em aveia	24
2.11 Bases moleculares do caráter nuda em aveia	25
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	27
3.1 Material vegetal.....	27
3.2 Condução dos experimentos em condições de campo.....	28
3.2.1 Obtenção de panículas na geração F _{5:6}	28
3.2.2 Obtenção de panículas na geração F _{5:7}	29
3.3 Dados meteorológicos	30
3.4 Análise fenotípica do caráter nuda em aveia	31
3.5 Análises estatísticas	33
3.6 Análise genética do caráter nuda em aveia	34
3.7 Herdabilidade do caráter nuda em aveia	35
3.8 Análise molecular do caráter nuda em aveia	36
3.8.1 Análise genotípica	36
3.8.2 Desenvolvimento do mapa genético de ligação.....	37
3.8.3 Análise de QTL	38
3.8.4 Ancoragem dos grupos de ligação ao mapa consenso da aveia.....	39
4 RESULTADOS.....	41
4.1 Dados meteorológicos	41
4.2 Análise fenotípica do caráter nuda em aveia	42
4.2.1. População UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-	42
4.2.2 População URS Taura x UFRGS 017004-2	48
4.3 Análise genética do caráter nuda em aveia	52
4.3.1 População UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1	53
4.3.2 População URS Taura x UFRGS 017004-2	56
4.4 Herdabilidade do caráter nuda em aveia	59
4.4.1 População UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1	59

	Página
4.4.2 População URS Taura x UFRGS 017004-2	60
4.5 Análise molecular do caráter nuda em aveia	62
4.5.1 Desenvolvimento do mapa genético de ligação	62
4.5.2 Ancoragem dos grupos de ligação no mapa consenso de aveia	69
4.5.3 Análise de QTL	70
5 DISCUSSÃO	77
6 CONCLUSÕES	93
7 REFERÊNCIAS.....	94

RELAÇÃO DE TABELAS

Página

1.	Genealogia e tipo de grãos quanto à presença ou ausência de casca dos genitores utilizados no desenvolvimento das populações de linhagens de aveia avaliadas.....	27
2.	Análise de variância para as linhagens derivadas do cruzamento UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1, considerando a variável observada percentual de grãos sem casca em panículas inteiras.....	45
3.	Resumo da análise de variância dos genitores e da população de linhagens recombinantes provenientes do cruzamento 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1 para a variável percentual de grãos sem casca, no ano de 2014.....	46
4.	Percentual de grãos sem casca produzido em cada terço da panícula nas linhagens recombinantes e no genitor nuda da população UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1, nas gerações F _{5:6} e F _{5:7}	47
5.	Análise de variância das linhagens recombinantes do cruzamento URS Taura x UFRGS 017004-2, considerando a variável observada percentual de grãos sem casca em panículas inteiras.....	50
6.	Análise de variância das linhagens recombinantes do cruzamento URS Taura x UFRGS 017004-2, considerando a variável observada percentual de grãos sem casca considerando os terços da panícula, no ano de 2014.....	51
7.	Percentual de grãos sem casca produzido em cada terço da panícula, pelas linhagens recombinantes e pelo genitor nuda da população URS Taura x UFRGS 017004-2, nas gerações F _{5:6} e F _{5:7}	52
8.	Teste de ajustamento das frequências fenotípicas observadas e esperadas para o caráter nuda na população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1', avaliada nas gerações F _{5:6} (2013) e F _{5:7} (2014).....	54
9.	Teste de ajustamento das frequências fenotípicas observadas e esperadas para o caráter nuda na população 'URS Taura x UFRGS 017004-2', avaliada na geração F _{5:6} (2013).....	57
10.	Teste de ajustamento das frequências fenotípicas observadas e esperadas para o caráter nuda na população 'URS Taura x UFRGS 017004-2', avaliada na geração F _{5:7} (2014).....	58

11. Análise de variância, partição da variação fenotípica total em componentes da variação genética e variação ambiental e estimativa do coeficiente de herdabilidade no sentido amplo para o caráter nuda na população UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1.....	60
12. Análise de variância, partição da variação fenotípica total em componentes da variação genética e variação ambiental e estimativa do coeficiente de herdabilidade no sentido amplo para o caráter nuda na população URS Taura x UFRGS 017004-2.....	61
13. Ancoragem dos grupos de ligação obtidos do mapa genético para as populações 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1' e 'URS Taura x UFRGS 017004-2', com os 21 cromossomos do mapa consenso da aveia.....	70
14. Resumo da análise de QTL para o caráter nuda na população de mapeamento UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1.....	71
15. Resumo da análise de QTL para o caráter nuda na população de mapeamento URS Taura x UFRGS 017004-2.....	73
16. Sequência de nucleotídeos dos marcadores moleculares ligados a QTL associados com o caráter nuda em aveia.....	74

RELAÇÃO DE FIGURAS

	Página
1. Avaliação fenotípica do caráter nuda em linhagens de aveia. A) Panícula inteira apresentando os terços: infeior (TI), médio (TM) e superior (TS). B) Fenótipo 100% dos grãos com casca. C) Fenótipo variável com grãos com e sem casca na mesma espiguetas. D) Fenótipo 100% dos grãos sem casca produzidos em espiguetas multiflora.....	32
2. Temperatura média diária observada no ano de 2013 (geração F _{5:6}) e no ano de 2014 (geração F _{5:7}).....	42
3. Distribuição de frequências das linhagens de aveia avaliadas nas gerações F _{5:6} (2013) e F _{5:7} (2014) para o percentual de grãos sem casca produzido em panículas inteiras. O percentual de grãos sem casca produzido pelos genitores 'UFRGS 01B7114-1-3 e UFRGS 006013-1' nas duas gerações avaliadas está indicado pelas setas.....	44
4. Distribuição de frequências das linhagens recombinantes de aveia avaliadas nas gerações F _{5:6} (2013) e F _{5:7} (2014) para o percentual de grãos sem casca em panículas inteiras. O percentual de grãos sem casca produzido pelos genitores 'URS Taura e UFRGS 017004-2' nas gerações avaliadas está indicado na figura pelas setas.....	49
5. Mapa genético de ligação desenvolvido com base em marcadores SNP para a população de mapeamento 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1'.....	63
6. Mapa genético de ligação desenvolvido com base em marcadores SNP para a população de mapeamento molecular 'URS Taura x UFRGS 017004-2'.....	67
7. Grupos de ligação contendo um QTL de grande efeito associado com o caráter nuda em aveia hexaploide. A) Grupo de ligação 47 derivado da população de mapeamento 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1'. B) Grupo de ligação 35 derivado da população de mapeamento 'URS Taura x UFRGS 017004-2'. Círculos azuis indicam a localização aproximada do QTL.....	75

1 INTRODUÇÃO

A aveia cultivada (*Avena sativa* L.) apresenta elevada qualidade nutricional de seus grãos, os quais proporcionam diversos benefícios para a saúde humana. Entre os principais aspectos nutricionais, destacam-se a composição adequada de aminoácidos essenciais, de lipídeos e os altos níveis de β -glicana. A β -glicana é uma fibra solúvel que auxilia na redução da glicemia, colesterol sanguíneo, prevenção de doenças cardiovasculares, diabetes, hipertensão e obesidade.

Por outro lado, os grãos de aveia possuem uma elevada proporção de casca, sendo constituída essencialmente por celulose e hemicelulose. A presença da casca nos grãos de aveia é um fator limitante do ponto de vista industrial, uma vez que reduz a qualidade nutricional e limita a utilização na alimentação animal, especialmente de monogástricos. Além disso, a presença da casca aumenta o custo final do produto pela necessidade de descasque industrial, menor eficiência no transporte e maior volume de armazenagem, uma vez que a casca confere baixa densidade ao grão.

A fim de minimizar os efeitos limitantes ocasionados pela presença da casca e melhorar a qualidade nutricional dos grãos, a utilização de cultivares de aveia nuda representa uma alternativa promissora. A aveia nuda (*Avena sativa* L. subsp. *nudisativa*) caracteriza-se como uma subespécie da aveia hexaploide cultivada. A principal diferença da aveia nuda em relação à aveia cultivada consiste na facilidade de separação dos grãos da lema e da pálea durante o processo de trilha.

Além disso, a aveia nuda apresenta algumas vantagens em relação à aveia com casca, incluindo: (i) maior eficiência logística e industrial, reduzindo custos operacionais, (ii) utilização direta dos grãos na alimentação de animais monogástricos e, (iii) utilização em processos de malteação.

Todavia, a aveia nuda também apresenta alguns fatores que limitam a sua exploração em larga escala no Brasil e no mundo. Dentre eles, a expressividade variável do caráter assume grande importância. A expressividade variável é observada pela presença de grãos com e sem casca em uma mesma panícula. Esta expressividade variável está presente na maioria dos genótipos de aveia nuda. Uma estratégia para superar esta limitação é a seleção de genótipos mais estáveis, quanto à expressão de grãos nuda pelos programas de melhoramento genético. No entanto, os fatores genéticos e ambientais envolvidos com a expressividade variável do caráter nuda não são totalmente compreendidos em aveia, resultando em uma baixa eficiência de seleção.

Estudos genéticos envolvendo o caráter nuda em aveia iniciaram a mais de um século. Entretanto, os resultados obtidos até o momento não permitem concluir de forma precisa sobre o número de genes que efetivamente controlam este caráter. Muitos dos estudos sugerem que o caráter nuda seja governado por um único gene de grande efeito. Outros trabalhos descrevem a presença de até três genes modificadores, além do gene principal.

Recentemente, a regulação epigenética do caráter nuda em aveia foi proposta, onde moléculas pequenas de RNA não codificante, denominadas microRNAs ou RNAs de interferência participam na modulação deste caráter. Portanto, o entendimento dos fatores ambientais, genéticos e moleculares envolvidos na expressão do caráter nuda em aveia é de extrema importância para a adoção de estratégias eficientes pelos programas de melhoramento. Para que

isso seja possível, os avanços científicos e tecnológicos alcançados pela biologia molecular nas últimas décadas serão fundamentais para promover um maior entendimento dos mecanismos que controlam o caráter nuda em aveia.

Desta forma, os principais objetivos deste trabalho foram:

- i) avaliar fenotipicamente o caráter nuda em duas populações de linhagens recombinantes de aveia, derivadas do cruzamento entre genitores contrastantes para este caráter;
- ii) comparar a formação de grãos sem casca em cada terço da panícula e em panículas inteiras, em duas populações de linhagens de aveia;
- iii) determinar o número de genes envolvidos no controle do caráter nuda;
- iv) estimar os componentes da variação fenotípica e o coeficiente de herdabilidade no sentido amplo para o caráter nuda;
- v) identificar marcadores moleculares associados com regiões genômicas que controlam o caráter nuda em duas populações de mapeamento de aveia através da análise de QTLs.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 Origem e evolução da aveia

O centro de origem da aveia (*Avena sativa* L.) ainda não está completamente esclarecido. Alguns autores propõem a região Norte da África (Malzev, 1930), enquanto estudos mais recentes sugerem a parte ocidental da região mediterrânea como provável centro de origem e diversidade (Loskutov, 2005). A partir destas regiões, a aveia migrou para a Ásia Menor e para o Norte da Europa como uma espécie invasora na cultura do trigo. Nestas regiões, caracterizadas por baixas temperaturas e clima úmido, a aveia apresentou um nível de adaptação superior em relação aos demais cereais cultivados, sendo favorecida pela seleção natural e, posteriormente, domesticada pelos agricultores locais (Tiwari, 2009).

Historicamente, a aveia foi cultivada por diversas razões, desde a produção de grãos para consumo humano e animal, até a utilização para pastoreio e produção de forragem (Coffman, 1977). A aveia também foi empregada como complemento de alfafa na dieta de cavalos e na alimentação de outras espécies de animais (Hoffman & Livesey, 1987).

A aveia pertence à família *Poaceae*, subfamília *Poideae*, tribo *Aveneae* e ao gênero *Avena*, com o número básico de cromossomos igual a sete. O gênero *Avena* pode ser classificado em três grupos, conforme o nível de ploidia: (i) diploide ($2n = 2x = 14$), incluindo as espécies *A. canariensis*, *A. clauda*, *A. pilosa*, *A. longiglumis*, *A. strigosa* e *A. ventricosa*; (ii) tetraploide ($2n = 4x = 28$), sendo este grupo

representado pelas espécies *A. abyssinica*, *A. barbata*, *A. insularis*, *A. vaviloviana* e *A. wiestti* e, (iii) hexaploide ($2n = 6x = 42$) com as espécies *A. fatua*, *A. sativa*, *A. sativa* L. subsp. *nudisativa*, *A. sterilis*, *A. byzantina*, *A. orientalis* e *A. ludoviciana*. Destas, a *Avena sativa* L. é a espécie que apresenta maior importância econômica no mundo (Loskutov, 2005).

A *Avena sativa* L. é uma espécie alohexaploide, originada a partir da agregação dos genomas AA, CC e DD. Os progenitores ancestrais que contribuíram para a formação da aveia hexaploide ainda não são completamente conhecidos (Loskutov, 2008). Evidências morfológicas indicam a espécie *Avena canariensis* como provável doadora do genoma AA, enquanto resultados citológicos apontam a espécie *Avena longiglumis* (Jellen & Leggett, 2006). A espécie *Avena ventricosa* é sugerida como a doadora do genoma CC, já a espécie tetraploide *Avena insularis* é indicada como a doadora de ambos os genomas CC e DD (Loskutov, 2008). Porém, estudos citogenéticos recentes demonstraram que a espécie *Avena insularis* é a provável doadora dos genomas AA e CC (Jellen & Leggett, 2006).

Atualmente, o cultivo de aveia vem perdendo espaço para outros cereais, como milho, trigo e cevada. Entretanto, a aveia ainda é amplamente cultivada em diversas regiões do mundo, adaptando-se melhor em países de clima frio e úmido (de Mori *et al.*, 2012). Atualmente, a aveia é cultivada em regiões localizadas entre 19° (México) e 61° (Suécia) de latitude Norte e 20° (Brasil) e 40° (Nova Zelândia) de latitude Sul. A produção da aveia tem maior destaque em regiões do Hemisfério Norte, sendo que a maior produção se situa nos países pertencentes à União Européia, América do Norte e antiga União Soviética. Atualmente, a cultura da aveia é utilizada como adubação verde, pastoreio e, principalmente, para consumo humano e animal, devido à sua elevada qualidade nutricional.

2.2 Composição química dos grãos de aveia

A aveia cultivada é reconhecida pela elevada qualidade nutricional de seus grãos, apresentando vantagens para o consumo humano em relação aos demais cereais. Dentre os componentes nutricionais, a aveia destaca-se pela excelente composição de aminoácidos, de lipídeos e altos níveis de β -glicana. A β -glicana é uma fibra solúvel que auxilia na diminuição da glicemia e dos níveis de colesterol sanguíneo (Ma *et al.*, 2012).

O teor de proteína dos grãos descascados varia de 12 a 24%. O teor de lipídeos se concentra entre 3 e 11%, sendo superior aos teores encontrados no trigo (2 a 4%), arroz (2 a 2,5%), milho (4 a 6%), cevada (3 a 5%) e centeio (2 a 3,5%) (Peterson, 1992). Além disso, o teor de ácidos graxos insaturados também é elevado na aveia (Sá *et al.*, 2000), enquanto o teor de carboidratos é considerado baixo em comparação com outros cereais, como trigo, cevada e centeio, devido à elevada concentração de lipídeos, fibras e proteínas. O amido é o componente encontrado em maior quantidade nos grãos de aveia, variando de 43,7 a 61% (Weber *et al.*, 2002).

Os grãos de aveia contém cerca de 3,9 a 6,8% de β -glicana, uma molécula linear composta de ligações β (1-3) e β (1-4) entre as unidades D-glicopirasonil, que são constituintes das fibras solúveis. Além disso, os grãos de aveia contém a presença de pectinas, mucilagens, hemicelulose e amido resistente (carboidrato não digerível pelas enzimas gástricas) (Aspinal & Carpenter, 1984). Estes elementos possuem grande importância para a alimentação humana, pois reduzem o colesterol sanguíneo, doenças cardiovasculares, diabetes, hipertensão e obesidade (Sá *et al.*, 2000). A cariopse da aveia é constituída por aproximadamente 21 a 41% de casca, dependendo do genótipo (Ronald *et al.*, 1999).

As cascas são constituídas basicamente por parede celular (83%), com teores semelhantes de celulose e hemicelulose (30 a 35%) (Welch *et al.*, 1983). Devido a isso, a casca da aveia é um elemento de baixa qualidade nutricional, sendo constituída por apenas 1,6 a 5% de proteínas e 1,0 a 2,2% de lipídeos (Salo & Kotilainen, 1970). A quantidade de amido situa-se em torno de 2% e não ultrapassa 1% de carboidratos solúveis em água (Welch *et al.*, 1983). No entanto, a composição química pode variar de genótipo para genótipo, dependendo das condições edafoclimáticas, como, por exemplo, temperatura, disponibilidade de água e nutrientes (Kirkkari, 2008).

Considerando que a casca possui baixa qualidade nutricional, a sua presença nos grãos de aveia representa uma desvantagem nutricional, impedindo que os mesmos sejam fornecidos diretamente aos animais. Além disso, outra desvantagem é o aumento no custo final de produção, pela diminuição da eficiência de transporte e armazenagem, já que a casca condiciona baixa densidade ao grão (Burrows, 1986; Cabral *et al.*, 2000). Neste sentido, a utilização de genótipos de aveia nuda representa uma alternativa viável para superar estes entraves ocasionados pela presença de casca nos grãos. Os grãos da aveia nuda apresentam a separação facilitada da pálea e da lema, durante o procedimento de trilha.

2.3 Origem e evolução da aveia nuda

Estudos buscando compreender o local de origem e os principais aspectos evolutivos da aveia nuda são escassos na literatura. A aveia nuda (*Avena sativa* L. subsp. *nudisativa*) é uma espécie alohexaploide, caracterizada como uma subespécie da aveia cultivada (*Avena sativa* L.). Os prováveis centros de origem e de diversidade da aveia nuda são a Mongólia e o Noroeste da China. Registros

arqueológicos evidenciam que a aveia nuda já era explorada na China a aproximadamente 500 anos d.C (Vavilov, 1926, apud Valentini, 2012).

Em meados do século VI, a aveia nuda expandiu-se do seu centro de origem para a Europa como uma espécie invasora. De acordo com escavações arqueológicas recentes, a aveia nuda foi cultivada na Grã-Bretanha em torno do século XVI (Valentine, 1995). Nos Estados Unidos, a cultivar de aveia nuda 'Chinese' foi introduzida na primeira metade do século IX, sendo que diversas introduções como esta foram realizadas posteriormente (Stanton, 1995). A aveia nuda, referida como 'pilcorn', 'peelcorn', 'piley' ou 'pillas' era conhecida como uma aveia diploide. A principal característica desta aveia era o tamanho reduzido dos grãos, os quais eram semelhantes aos grãos de gramas. Esta espécie se adaptou bem a regiões marginais de cultivo da Grã-Bretanha, sendo cultivada na Irlanda até 1930 (Biffen, 1937).

Na Cornualha (condado localizado ao Sudoeste da Inglaterra), a aveia nuda foi utilizada essencialmente para a alimentação de vitelos, fortificante para o malte, enquanto a palha era utilizada para tecer chapéus (Valentine, 1995). Atualmente, a aveia nuda ainda continua sendo cultivada em algumas regiões da China, em uma área superior a 800 mil hectares (Peltonen-Sainio *et al.*, 2004).

2.4 Características morfológicas da aveia nuda

A principal diferença entre a aveia nuda e a aveia com casca está na facilidade com que os grãos são separados da lema e da pálea durante o procedimento de trilha. Em ambos os tipos de aveia, o acúmulo de lignina na pálea é uniforme. A lignificação da lema também ocorre de maneira semelhante nos estádios avançados de desenvolvimento da panícula. No entanto, na aveia nuda, a deposição de lignina na lema é mais restrita ao redor dos feixes vasculares,

resultando em uma lema com menor espessura e rigidez para acondicionar o grão, favorecendo a debulha livre (Ougham *et al.*, 1996).

As espiguetas da aveia nuda são morfologicamente diferentes da aveia com casca (Valentine, 1995). Na aveia com casca, o número de flósculos (antécios) férteis por espiguetas varia de um a três e raramente quatro flósculos são observados na mesma espiguetas. Já na aveia nuda, a espiguetas é composta por quatro a sete flósculos férteis, sendo que a ocorrência de até 12 flósculos férteis por espiguetas já foi descrita na literatura (Burrows, 1986; Valentine, 1995). Além disso, as ráquias da aveia nuda são mais compridas e mais espessas no ponto de união com a lema em comparação com a aveia com casca. Esta diferenciação ocorre nas fases iniciais de desenvolvimento da espiguetas (Ougham *et al.*, 1996).

A aveia nuda, na maioria das vezes produz uma pequena quantidade de espiguetas por panícula. Em contrapartida, há uma compensação no número de grãos por espiguetas na aveia nuda, em comparação à aveia com casca, o que poderia resultar em um maior potencial produtivo (Peltonen-Sainio, 1994). Entretanto, o elevado número de flósculos por espiguetas tem um efeito prejudicial no tamanho dos grãos. Os primeiros grãos formados em cada espiguetas apresentam melhor desenvolvimento e maior tamanho, quando comparados com os últimos grãos a serem formados (Moudrý, 2003). Embora, a diferenciação dos estames e pistilos ocorra em quase todos os flósculos, a frequência de flósculos inférteis e pequenos, a partir do segundo flósculo da espiguetas é elevada em genótipos de aveia nuda (Bonnett, 1937). Desta forma, a aveia nuda apresenta menor potencial de rendimento de grãos, em comparação à aveia com casca.

Por outro lado, a aveia nuda apresenta maior qualidade nutricional de grãos, sendo atraente para o agricultor, para a indústria e para o consumidor final (Ren *et al.*, 2007; Valentine, 1995). Outra vantagem proporcionada pela aveia nuda é a

redução considerável do trabalho e do custo de beneficiamento, uma vez que não há necessidade de realizar o descasque industrial (Batalova *et al.*, 2010). Neste sentido, devido à ausência de casca, os grãos da aveia nuda podem ser fornecidos diretamente na alimentação de animais monogástricos. Os grãos da aveia nuda apresentam aproximadamente 12% a mais de energia verdadeira metabolizável, em comparação com os grãos de trigo, resultado decorrente dos efeitos combinados da ausência de casca e do elevado conteúdo de lipídeos. A digestibilidade dos demais elementos é similar à encontrada no trigo (Macleod *et al.*, 2008).

As características químicas e nutricionais de duas cultivares de aveia nuda e de duas cultivares de aveia com casca foram avaliadas por Givens *et al.* (2004). Os autores detectaram teores mais elevados de energia, lipídeos, ácido linoléico e aminoácidos essenciais nas cultivares de aveia nuda em comparação às cultivares de aveia com casca. Por possuir elevado teor de proteína, a aveia nuda poderia substituir parcialmente a soja e outras espécies vegetais utilizadas como fonte de proteínas na dieta de animais (Valentine *et al.*, 1995).

Apesar da aveia nuda apresentar características nutricionais desejadas, diversos fatores restringem a sua exploração comercial em grande escala no Brasil e no mundo, entre eles: (i) maior suscetibilidade do grão a danos mecânicos e, conseqüentemente, maior sensibilidade a patógenos, como fungos do gênero *Fusarium*; (ii) maior quantidade de sementes para o estabelecimento das lavouras em uma densidade adequada, devido à baixa germinação ocasionada pela presença de fungos e a danos mecânicos ao embrião durante a trilha; (iii) as linhagens atualmente em teste pelos programas de melhoramento genético apresentam menor potencial produtivo em comparação à aveia com casca, devido à elevada infertilidade das espiguetas multiflora; (iv) ocorrência da rancificação dos

grãos durante o armazenamento, devido à atividade da enzima lipase e, (v) expressividade variável do caráter nuda, que consiste na presença de grãos com casca e grãos sem casca em uma mesma panícula (Peltonen-Sainio *et al.*, 2004).

A ocorrência de ambos os fenótipos, grãos com casca e grãos sem casca em uma mesma panícula, não deve estar associada somente à presença de locos gênicos em heterozigose. Isto foi demonstrado em um estudo recente desenvolvido por Valentini *et al.* (2014), onde genótipos homozigotos para o caráter nuda produziram grãos com casca e grãos sem casca na mesma panícula. A expressividade variável do caráter nuda não representa um entrave quando o produto final é utilizado para a alimentação de animais ruminantes. Todavia, quando a aveia nuda é destinada para a alimentação humana, a presença de grãos com casca representa uma grande limitação, uma vez que a indústria e os consumidores finais não toleram a presença de casca junto com a aveia processada (Kirkkari *et al.*, 2004; Peltonen-Sainio *et al.*, 2004).

Uma estratégia para superar estas limitações existentes no cultivo da aveia nuda consiste na seleção de genótipos estáveis (com o fenótipo 100% dos grãos sem casca) pelos programas de melhoramento genético. O entendimento de como os fatores ambientais, genéticos e moleculares alteram a expressão do caráter nuda em aveia irá contribuir para o aumento na eficiência da seleção e no desenvolvimento de genótipos com expressividade completa deste caráter. Todavia, estes fatores ainda não estão totalmente compreendidos. Neste sentido, estudos genéticos e moleculares complementares são indispensáveis para a elucidação do caráter nuda em aveia.

2.5 Estudos genéticos do caráter nuda em aveia

Os primeiros estudos realizados com o objetivo de compreender a herança genética do caráter nuda em aveia iniciaram a mais de um século. No entanto, os resultados obtidos até o momento não permitem uma conclusão precisa sobre a herança genética deste caráter, uma vez que diferentes modelos genéticos foram descritos na literatura. A ausência de um modelo genético consenso até o momento, pode estar associada às diferentes metodologias empregadas na avaliação do caráter nuda, ao germoplasma utilizado em cada estudo ou devido à expressividade variável do caráter (Valentini *et al.*, 2014).

Muitos dos estudos genéticos desenvolvidos até o momento sugerem que o caráter nuda em aveia seja controlado por um gene de grande efeito. Esse modelo genético foi inicialmente proposto por Zinn & Surface (1917), ao avaliar uma população derivada do cruzamento entre uma cultivar de *Avena sativa* L. subsp. *patula* var. Victor (grãos com casca e com coloração escura), e uma cultivar de *Avena sativa* L. subsp. *nudisativa* (grãos sem casca e com coloração clara). Os resultados obtidos neste estudo demonstraram que os caracteres nuda e coloração do grão apresentaram herança monogênica e segregaram de maneira independente.

Ao avaliar duas populações segregantes desenvolvidas a partir do cruzamento entre genitores com casca e sem casca, Love & McRostie (1919), observaram que as proporções fenotípicas observadas se ajustaram às proporções fenotípicas esperadas de 3:1 (sem casca:com casca) na geração F₂. Estes resultados indicaram que o caráter nuda em aveia hexaploide apresenta herança monogênica. Quando os mesmos autores estudaram diversas populações derivadas do cruzamento entre genitores de aveia nuda com as cultivares de aveia com casca “Swedish Select” e “Sixty Days” e genitores de *Avena fatua*, os

resultados obtidos foram semelhantes aos encontrados no estudo anterior. No entanto, neste trabalho, a forma de avaliação das populações foi aperfeiçoada, onde os fenótipos foram classificados em grãos sem casca, mosaico (grãos sem casca e grãos com casca na mesma panícula) e grãos com casca. A proporção fenotípica observada se ajustou à proporção fenotípica esperada de 1:2:1 (sem casca:mosaico:com casca) na geração F_2 , em todas as populações avaliadas, indicando um modelo de herança monogênica.

Além dos estudos descritos acima, Simons *et al.* (1978) também demonstraram que o caráter nuda em aveia é governado por um gene maior, o qual atua na lignificação da lema, denominado *N1*. Posteriormente, Kibite & Taylor (1994), ao avaliar populações segregantes de aveia derivadas do cruzamento entre genitores sem casca e com casca, observaram a proporção fenotípica de 3:1 (sem casca:com casca) na geração F_2 e a proporção fenotípica de 1:2:1 (sem casca:mosaico:com casca) em famílias da geração $F_{2:3}$. A partir destes resultados, os autores sugeriram que o caráter nuda deve ser controlado por um único gene, com ação gênica de dominância completa, onde o caráter nuda ($N1N1$ ou $N1n1$) é dominante sobre o caráter grãos com casca ($n1n1$).

Ao estudar a herança do caráter nuda em uma população segregante nas gerações F_2 (avaliada no ano de 2005) e $F_{2:3}$ (avaliada no ano de 2006), Brenner (2007) concluiu que o caráter nuda é governado por um único gene de grande efeito sobre o fenótipo. Todavia, ao observar a presença de casca nos grãos produzidos pelo genitor UFRGS 995080-1 (linhagem nuda) no ano de 2005, o autor considerou que fatores ambientais devem ter contribuído para a expressividade variável do caráter nuda.

Apesar do grande número de estudos genéticos indicarem a existência de um gene maior controlando o caráter nuda em aveia, a participação de genes

modificadores influenciando a expressão deste caráter já foi descrita por outros autores. Um modelo genético incluindo genes modificadores foi descrito por Cabral *et al.* (2000), onde os autores reportaram a ação independente de genes modificadores e do gene de efeito principal. Proteínas sintetizadas a partir da expressão dos genes modificadores devem interferir na ação do gene *N1* e, conseqüentemente, modificar o grau de lignificação da lema. Assim, genótipos que produzem grãos com casca podem apresentar níveis variáveis de lignificação da lema, favorecendo a manifestação da expressividade variável do caráter nuda (Cabral *et al.*, 2000).

Em um experimento conduzido por Boland & Lawes (1973), avaliando as gerações F_1 , F_2 e F_3 , derivadas de um cruzamento entre genitores com casca (BO 1/11) e sem casca (Caesar), os autores constataram que o caráter nuda é controlado por um gene principal com influência de genes modificadores. Os autores não descreveram a forma ou em qual nível de regulação os genes modificadores influenciaram a ação do gene principal. No entanto, os genes modificadores influenciaram na lignificação da lema, tanto nos genótipos heterozigotos quanto nos genótipos homozigotos. Estes genes (modificadores) devem apresentar efeito epistático sobre o gene principal, no genótipo com loco gênico em homozigose dominante (grãos sem casca), mascarando a ação deste gene, uma vez que grãos com e sem casca foram observados na mesma panícula.

2.6 Relação dos caracteres nuda e espiguetas multiflora em aveia

Os resultados obtidos a partir de diversos estudos envolvendo o caráter nuda em aveia indicam a existência de uma forte associação fenotípica com o caráter espiguetas multiflora. Espiguetas normais apresentam de um a três flósculos férteis e ráquila curta, enquanto espiguetas multiflora são constituídas por pelo menos

quatro flósculos na mesma espiguetas, com a presença de ráquila alongada. Alguns estudos consideraram que o gene *N1* além de controlar o caráter nuda, apresenta efeitos pleiotrópicos sobre outras características, como espiguetas multiflora e ráquila alongada (Jenkins & Hanson, 1976; Ougham, 1996). No entanto, Burrows *et al.* (2001) concluíram que o caráter tamanho da ráquila é herdado de forma independente dos caracteres nuda e espiguetas multiflora.

A característica espiguetas multiflora está presente tanto em aveia com casca, como em aveia sem casca na fase inicial de desenvolvimento da panícula. Nas fases mais avançadas de desenvolvimento da espiguetas normal (grãos com casca), mecanismos genéticos atuam inibindo a formação de flósculos superiores que já haviam sido iniciadas nas espiguetas (Bonnett, 1937). Estudos microscópicos, conduzidos por Ougham *et al.* (1996), confirmaram que a diferenciação da espiguetas normal ocorre na fase inicial de desenvolvimento da panícula, onde o meristema floral que originaria um maior número de flósculos na espiguetas torna-se determinado. Pesquisas recentes sugerem que moléculas pequenas de RNA não codificante, denominadas microRNAs, regulam a determinação floral em espécies modelo e de interesse agrônomico (Aukerman & Sakai, 2003; Zhu *et al.*, 2009).

A ligação entre genes envolvidos no controle dos caracteres nuda (*N1*) e espiguetas multiflora (*Mf1*) em aveia também foi analisada por Kibite & Taylor (1994). A partir dos resultados da frequência de recombinação, os autores estimaram que os genes *N1* e *Mf1* estão localizados a uma distância genética aproximada de 10,5 cM. No entanto, ao avaliar milhares de progênies resultantes de cruzamentos entre genitores de aveia com casca e sem casca, Ougham *et al.* (1996) não encontraram plantas com espiguetas normais apresentando grãos completamente sem casca. Da mesma forma, grãos com casca em espiguetas

multiflora não foram observados, sugerindo que os genes que controlam estas características devem estar ligados a uma distância genética inferior a 10,5 cM. Fatores como a constituição genética ou a classificação fenotípica incorreta podem ter contribuído para a elevada distância genética entre os genes *N1* e *Mf1* estimada anteriormente por Kibite & Taylor (1994).

A formação de espiguetas multiflora representa uma característica importante da espécie *Avena sativa* L. subsp. *nudisativa*. No entanto, a formação de espiguetas multiflora também pode ocorrer em outras espécies, como *Avena strigosa* subsp. *nudibrevis* e *Avena byzantina* subsp. *denudata*, que teriam dado origem a *Avena sativa* L. subsp. *nudisativa* (Germeier, 2008). Desta forma, grãos sem casca são produzidos em espiguetas multiflora, enquanto grãos com casca são produzidos em espiguetas normais.

2.7 Expressividade variável do caráter nuda em aveia

A expressividade variável é definida como a manifestação desuniforme de um determinado caráter entre os indivíduos que apresentam o genótipo adequado para expressá-lo de forma uniforme (Snustad & Simmons, 2012). Inúmeros trabalhos conduzidos com genótipos de aveia nuda relataram a ocorrência da expressividade variável. A partir da análise genética do caráter nuda realizada por Jenkins & Hanson (1976), com plantas da geração F_1 derivadas do cruzamento entre genitores com e sem casca, a expressão do caráter nuda não ocorreu de maneira uniforme na panícula. Neste estudo, grãos sem casca foram observados na porção superior da panícula, enquanto a prevalência de grãos com casca ocorreu na base da panícula. Já na segunda geração filial (F_2), o caráter nuda apresentou dominância incompleta, constatada a partir da presença de plantas com

produção de 100% dos grãos nuda, plantas com o fenótipo 100% dos grãos com casca e plantas apresentando o fenótipo intermediário (mosaico).

A variação na expressão do caráter nuda também foi observada por Brenner (2007), onde o autor observou que mesmo em genótipos homozigotos para o caráter nuda, a expressão do caráter foi variável, ocorrendo a presença de grãos com casca, principalmente na base da panícula. Estudando a formação de grãos sem casca ao longo da panícula, Valentini *et al.* (2014) observaram que a maior expressão deste caráter ocorreu no terço superior das panículas. Resultado semelhante foi obtido por Kirkkari *et al.* (2004), onde os autores observaram uma variação de 9,84% a 29,59% de grãos com casca em genótipos nuda. A expressividade variável observada foi atribuída principalmente a fatores ambientais.

2.8 Fatores ambientais envolvidos na expressão do caráter nuda

As dificuldades na elaboração de um modelo genético preciso, capaz de definir o padrão de herança genética do caráter nuda em aveia, indicam que os fatores ambientais exercem um papel importante na expressão deste caráter. Em um grande número de estudos, a influência de fatores ambientais na expressão do caráter nuda em aveia foi atribuída como a principal causa de distorção da segregação fenotípica observada (Boland & Lawes, 1973; Jenkins & Hanson, 1976; Kirkkari *et al.*, 2004; Lanoie *et al.*, 2010; Valentini *et al.*, 2014). Todavia, os fatores ambientais e a magnitude com que estes influenciam a expressividade variável do caráter nuda em aveia ainda não são compreendidos (Valentini *et al.*, 2014). Fatores ambientais como fotoperíodo, temperatura, condições do solo e intensidade luminosa devem ser considerados (Lawes & Boland, 1974).

Com o propósito de compreender o efeito da temperatura na expressão do caráter nuda, Lawes & Boland (1974) avaliaram oito cultivares de aveia nuda e uma cultivar controle (com casca), em duas épocas de semeadura. As nove cultivares foram conduzidas durante todo o ciclo em câmara de crescimento sob três condições de temperatura: 15, 20 e 25°C e fotoperíodo de 16 horas. Diferenças significativas entre os genótipos, ambientes e interação genótipo x ambiente foram observadas. Na temperatura de 25°C, todas as cultivares nuda expressaram o fenótipo 100% dos grãos sem casca. Quando a temperatura foi reduzida para 20°C, a maioria das cultivares apresentou níveis variáveis de expressão para o caráter nuda, enquanto na condição de 15°C, a expressão do caráter nuda foi reduzida drasticamente em sete das oito cultivares nuda avaliadas. Apenas uma das cultivares (Cc 6301 NOS Nackthafer) produziu o fenótipo 100% dos grãos sem casca em todas as temperaturas.

Resultados similares foram obtidos por Lanoie *et al.* (2010), onde os autores observaram o efeito da temperatura sobre a expressão do caráter nuda, porém em menor intensidade quando comparado aos resultados de Lawes & Boland (1974). Ao avaliar oito cultivares de aveia nuda, em dois locais e dois anos de cultivo, um aumento no número de grãos com casca de 1,4% foi observado no ano que apresentou temperaturas mais baixas (Lanoie *et al.*, 2010). No entanto, neste estudo, a temperatura não foi considerada um fator determinante para a expressão do caráter nuda entre os genótipos avaliados. Uma das possíveis justificativas sugere que não ocorreu grandes diferenças na temperatura média entre os anos avaliados (1,1°C). Os autores observaram que genótipos com percentual de grãos com casca superior a 5% apresentaram maior variação entre os locais avaliados, enquanto os genótipos com menor percentual de grãos com casca (2,3 a 5%) apresentaram menor variação (Lanoie *et al.*, 2010).

2.9 Expressão do caráter nuda em outras espécies cultivadas

O caráter nuda já foi relatado em outras espécies cultivadas de cereais como trigo, arroz e cevada. Em trigo tetraploide (*Triticum durum* L.), dois QTL (*Quantitative Trait Loci*) de grande efeito foram associados à produção de grãos sem casca (Jantasuriyarat *et al.*, 2004). Um dos QTL explicou 44% da variação fenotípica observada para a formação de grãos sem casca. Este QTL abriga o loco gênico *tg* (*tenacious glume*), o qual está localizado no braço curto do cromossomo 2B. O outro QTL identificado explicou 10% da variação fenotípica observada para o caráter nuda, sendo que neste QTL está abrigado o loco gênico *Q*, que está localizado no cromossomo 5A (Jantasuriyarat *et al.*, 2004). Estes locos interagem de forma epistática, sendo que, quando os alelos do gene *tg* encontram-se em homozigose recessiva e os alelos do gene *Q* em homozigose dominante (*QQtg*), o fenótipo grãos sem casca é observado (Matsuoka, 2011). O gene *Q* de trigo apresenta efeito pleiotrópico sobre outras características, incluindo o comprimento da espiga, número de espiguetas por espiga e formação de gluma se ráquis pouco lignificada.

A partir da clonagem e do sequenciamento do gene *Q* em trigo, os resultados demonstraram que a sequência de nucleotídeos deste gene apresenta elevada similaridade com a sequência de nucleotídeos do gene *APETALA2* (*AP2*) de *Arabidopsis thaliana* (Simons, 2005). O alinhamento de sequências entre 12 genótipos de trigo evidenciou seis regiões polimórficas entre os alelos *Q* e *q*. Quatro destes polimorfismos incluem um microsatélite variável presente nos íntrons e outro na região 3' não traduzida (3' UTR) (Simons, 2005).

Um SNP (*Single Nucleotide Polymorphisms*) também foi identificado entre os alelos do gene *Q* de trigo, envolvendo a substituição de uma base nitrogenada

adenina nos genótipos que possuem o alelo Q, por uma base nitrogenada guanina nos genótipos que possuem o alelo *q* (Matsuoka, 2011). Este SNP proporciona uma alteração no códon a ser especificado e, conseqüentemente, no aminoácido a ser inserido na posição 329 (éxon 8 do gene) da sequência de aminoácidos. O alelo Q contém o códon ATC na posição 329, o qual especifica para o aminoácido isoleucina, enquanto o alelo *q* apresenta o códon GTC nesta mesma posição, o qual especifica para o aminoácido valina (Sormacheva *et al.*, 2015).

Recentemente, outra modificação na sequência de aminoácidos foi detectada nas espécies de trigo poliploide. O alelo dominante Q possui a sequência TTT enquanto o alelo *q* possui a sequência TTC no códon 418 do éxon 10 (Sormacheva *et al.*, 2015). Esta modificação na sequência de nucleotídeos não altera o aminoácido a ser especificado (fenilalanina), entretanto, esta região compreende um provável sítio de ligação do *miR172*, o qual pode regular em nível pós-transcricional a expressão do gene Q (Sormacheva *et al.*, 2015). Com base na árvore filogenética desenvolvida com base nas sequências do gene Q, a partir de 42 genótipos de trigo diploides e poliploides, os autores sugeriram que ambos os SNPs (na posição 329 do éxon 8 e na posição 418 do éxon 10), tiveram origem monofilética e, portanto, foram originadas a partir de um único evento evolutivo.

Em cevada (*Hordeum vulgare* L.), o caráter nuda é resultante de uma mutação do gene *nud* (*nudum*). Estudos recentes demonstraram que a cevada nuda surgiu de maneira independente na Ásia e nos países Nórdicos (Gustafsson, 2013). O caráter nuda em cevada é controlado por um único gene (*nud*), o qual está localizado no cromossomo 7H (Kikuchi *et al.*, 2003; Mezaka *et al.*, 2011; Gustafsson, 2013). O gene *nud* já foi clonado e caracterizado, sendo que marcadores moleculares estão disponíveis para serem empregados na seleção assistida em programas de melhoramento de cevada.

A clonagem posicional do gene *nud* em cevada demonstrou que o gene *nud* pertence à família gênica AP2/ERF (*Ethylene Response Factor*). Estes genes regulam a via de biossíntese de lipídeos e a produção do fenótipo grãos com casca ou sem casca (Taketa *et al.*, 2008). O sequenciamento de um fragmento de DNA, obtido a partir de três genótipos nuda, identificou uma deleção de 16.680 pares de bases. Esta deleção incluiu todo o gene *ERF*, o qual altera a composição e diminui o acúmulo de lipídeos na epiderme (Taketa *et al.*, 2008). O gene *nud* é constituído por dois éxons e um íntron, codificando uma proteína de 227 aminoácidos. O gene *nud* apresenta similaridade de sequência de nucleotídeos ao gene *ERF* (*Os06ERF*), localizado no cromossomo 6 de *Oryza sativa* L., o qual possui uma função importante na rota de biossíntese de lipídeos especiais (Taketa *et al.*, 2008).

O gene *nud* também apresenta homologia aos fatores de transcrição *WIN1/SHN1* (*Wax Inducer 1/Shine1*) de *Arabidopsis*, os quais atuam na regulação de uma via de biossíntese de lipídeos (Taketa *et al.*, 2008). Estes lipídeos formam uma camada lipídica entre o pericarpo e o tegumento e podem ser detectados em até 10 dias após o florescimento. A presença da camada lipídica proporciona a aderência da cariopse ao tegumento. A deleção do gene *Nud* e do loco gênico *ERF* promoveu a não formação desta camada lipídica e, conseqüentemente, a formação de cariopses de cevada não aderidas à casca (Taketa *et al.*, 2008; Kakeda *et al.*, 2011; Yu *et al.*, 2015).

Ao avaliar 98 linhagens de cevada nuda, Choo *et al.*, (2001) identificaram a associação do caráter nuda com a redução na densidade de plantas (17%), menor estatura de plantas (11-18%) e menor peso de sementes (15-19%). Os genótipos nuda também apresentaram redução no rendimento de grãos, de 21 a 36%. Considerando o peso da casca em torno de 15 a 19%, os genótipos nuda ainda apresentam um menor potencial produtivo, quando comparados com genótipos que

produzem grãos com casca (Choo *et al.*, 2001). Além disso, o fenótipo nuda contribuiu com 47 a 57% da variação total para a produtividade e com 85 a 95% para a variação total no peso do hectolitro. Das 98 linhagens estudadas, 48 eram nuda e produziram de 82 a 100% de grãos sem casca (Choo *et al.*, 2001).

A mutação *nud* também apresentou associação significativa com o teor de beta-glicana nos grãos de cevada. Em um estudo de mapeamento associativo realizado com 89 acessos de cevada de origem Letã, incluindo 22 genótipos sem casca, o loco *nud* foi determinante no teor de beta-glicana em cevada. O conteúdo de beta-glicana foi significativamente superior em genótipos de cevada sem casca, quando comparado com genótipos de cevada com casca. Três SNPs significativamente associados ao teor de beta-glicana foram identificados na mesma região genômica contendo o loco *nud* (Mezaka *et al.*, 2011). No entanto, esta associação pode ter ocorrido ao acaso, uma vez que o melhoramento genético da cevada com casca busca genótipos com baixo teor de beta-glicana visando a aptidão para a indústria cervejeira.

Recentemente, o loco *nud* foi re-sequenciado em 162 genótipos de cevada, compreendendo 72 genótipos com casca e 83 genótipos sem casca. Os resultados obtidos permitiram a identificação de um novo alelo do gene *nud*, denominado *nud1.g*, o qual foi encontrado em três genótipos de cevada coletados no Tibete (Yu *et al.*, 2015). O Tibete e seus arredores são ricos em recursos genéticos de cevada, sendo considerado um dos centros de domesticação da cevada cultivada (Dai *et al.*, 2012). Os genótipos de cevada nuda originados no Tibete possuem como característica principal a elevada adaptação a ambientes altamente estressantes, encontrados em altas altitudes (Yu *et al.*, 2015).

Uma análise comparativa do transcriptoma realizado entre a cultivar de cevada Tibetana sem casca “Dulihuang” e a cultivar com casca “Morex” foi

realizada por meio da tecnologia de sequenciamento de RNA (RNA-Seq) (Wang *et al.*, 2009). Três semanas após a antese, 4031 genes foram diferencialmente expressos, sendo que na cultivar Morex, o gene *nud* foi superexpresso, enquanto outros 16 genes relacionados à formação da cutícula foram suprimidos (Duan *et al.*, 2015). Desta forma, o gene *Nud* (em genótipos que apresentam grãos com casca) pode suprimir genes relacionados à formação da cutícula, originando uma cutícula permeável sobre o pericarpo. Esta cutícula permeável é responsável pela fusão da casca com a cariopse, originando grãos com casca. Já a cutícula funcional, que cobre o pericarpo do grão sem casca, é o resultado de eliminação ou baixo nível de expressão do gene *Nud*, esta cutícula funcional é capaz de separar a cariopse do tegumento (Duan *et al.*, 2015).

Em arroz, o mutante *bh1* (*Brown Hull 1*) apresentou desenvolvimento anormal da lema e da pálea, as quais apresentaram formato assimétrico e curvilíneo. Neste mutante, uma deleção de 55 mil pares de bases foi identificada no braço longo do cromossomo 2 (Wei *et al.*, 2013). No mutante *bh1*, houve uma supressão da expressão de genes da classe A do modelo ABCDE de florescimento (*OsMADS14*, *OsMADS15*, *OsMADS18*), os quais são responsáveis pelo desenvolvimento da pálea e da lema. Além disso, a supressão de genes da classe E (*OsMADS*), responsáveis pelo desenvolvimento de órgãos florais múltiplos e também pela determinação do meristema floral também foi observada (Wei *et al.*, 2013). Adicionalmente, o mutante *bh1* apresentou uma menor expressão dos genes *REP1* (*Retarded Palea 1*), *CFO1* (*Chimeric Floral Organs 1*) e *DL* (*Drooping Leaf*), envolvidos no desenvolvimento da pálea e da lema (Wei *et al.*, 2013). Os efeitos no mutante *bh1* somente apareceram após o estágio sp7 (óvulo em desenvolvimento), em que a curvatura e alongação da pálea tornaram-se evidentes.

Estudos na cultura do arroz também demonstram a atuação de um microRNA (*miR172*), o qual está associado com anomalias no desenvolvimento do sistema reprodutivo e com a produção de grãos sem casca (Zhu *et al.*, 2009). Maiores níveis de expressão do gene *miR172* foram encontradas em plantas com grandes anormalidades fenotípicas (espiguetas estéreis, pálea e lema alongadas e degeneradas). Em geral, as espiguetas eram férteis, mas anormais, apresentavam grãos parcialmente nus. Os grãos sem casca encontrados foram decorrentes da falha ou da degeneração da lema e da pálea após o florescimento (Jung, 2012).

Em arroz, Peng *et al.* (2011) realizaram a análise de expressão de miRNAs, por meio da tecnologia de sequenciamento de alto rendimento. Foram encontrados 351 miRNAs sendo expressos nas espiguetas localizadas na parte superior da panícula e 312 miRNAs sendo expressos nas espiguetas localizadas na parte inferior da panícula. Destes, 189 miRNAs foram diferencialmente expressos entre as partes inferior e superior da panícula. Aproximadamente 82,4% dos miRNAs sequenciados, encontram-se em maiores níveis de expressão em espiguetas localizadas no terço superior da panícula. Esta maior expressão dos miRNAs nas espiguetas no terço superior das panículas de arroz pode estar relacionada à maior expressão do caráter nuda observado em espiguetas neste terço.

2.10 Regulação epigenética do caráter nuda em aveia

Recentemente, a regulação epigenética do caráter nuda em aveia foi proposta. O *miR172* foi um dos primeiros *microRNAs* identificados em plantas, o qual é composto por uma sequência de 21 nucleotídeos (Park *et al.*, 2002). Este microRNA é responsável por regular a expressão de vários genes da família AP2 em *Arabidopsis thaliana* (Aukerman & Sakai, 2003; Chen, 2004), *Nicotiana tabacum* L. (Mlotshwa *et al.*, 2006) e *Zea mays* L. (Lauter *et al.*, 2005).

Em *Arabidopsis thaliana*, o aumento da expressão do *miR172* e a sua regulação sobre genes específicos promove o florescimento (Aukerman & Sakai, 2003; Chen, 2004, Jung *et al.*, 2007). Neste estado, o *miR172* induz o gene *FT* (*Flowering Locus T*), o qual media sinais de temperatura através da via termosensorial (Chen, 2004; Jung *et al.*, 2007). A expressão do *miR172* é mediada pelo gene promotor do florescimento *FCA* (*Flowering Time Control*), o qual promove o processamento de transcritos do *miR172* primários (*pri-miR172*) em resposta às alterações na temperatura. A abundância de transcritos do *miR172* foi menor em temperaturas de 16°C, em comparação com temperaturas de 23°C (Jung *et al.*, 2012).

2.11 Bases moleculares do caráter nuda em aveia

Estudos moleculares visando o entendimento do caráter nuda em aveia são escassos na literatura. Ao avaliar 101 linhagens provenientes do cruzamento entre as cultivares 'Terra' (sem casca) x 'Marion' (com casca), o gene *N1* foi identificado a partir da estratégia de mapeamento de genes únicos. Este gene foi localizado no grupo de ligação TM_5, homólogo ao grupo de ligação KO_24_26_34 na população base de estudos moleculares em aveia 'Kanota x Ogle'. Esta região no mapa genético de ligação de Kanota x Ogle é candidata a conter genes envolvidos no controle do caráter nuda em aveia (de Koeyer *et al.*, 2004).

Regiões genômicas (QTL) associadas com caracteres de composição química, como β -glicana, concentração de óleo e de proteína foram localizados próximos a região cromossômica que contém o gene *N1* (de Koeyer *et al.*, 2004). O gene *N1* também apresentou associação com outras características agrônômicas, como produtividade, estatura de plantas, rendimento industrial e peso de hectolitro. A identificação de marcadores moleculares fortemente ligados a

genes que controlam o caráter nuda possibilitaria a utilização destes marcadores na seleção assistida em programas de melhoramento genético de aveia. No entanto, os autores recomendaram a realização de pesquisas complementares, com populações maiores, a fim de validar o marcador ligado ao gene *N1*.

Os caracteres grãos sem casca e espiguetas multiflora apresentam elevada associação fenotípica. O primeiro conjunto de dados com marcadores SNP associados ao caráter espiguetas multiflora em aveia hexaploide foi identificado por Pellizzaro (2014). O marcador SNP GMI_ES17_c5923_221 foi mapeado no grupo de ligação 32, do mapa genético de ligação desenvolvido para a população de mapeamento molecular UFRGS 01B7114-1-3 (com espiguetas normais) x UFRGS 006013-1 (com espiguetas multiflora). O segmento de DNA do marcador GMI_ES17_c5923_221 é composto por 120 nucleotídeos, sendo que o polimorfismo genético neste marcador é caracterizado por um SNP envolvendo a substituição do nucleotídeo timina no genitor UFRGS 01B7114-1-3, pelo nucleotídeo citosina no genitor UFRGS 006013-1 (Pellizzaro, 2014).

Com o objetivo de compreender os mecanismos genéticos envolvidos na produção de grãos sem casca (nuda), diversos estudos genéticos e moleculares foram desenvolvidos em diferentes espécies. Em espécies como o trigo e a cevada, a compreensão do caráter nuda encontra-se em níveis avançados, incluindo o mapeamento e a clonagem de genes específicos que controlam este caráter. No entanto, os mecanismos genéticos e moleculares envolvidos no controle do caráter nuda em aveia ainda não são totalmente compreendidos. Os avanços científicos e tecnológicos proporcionados pela biologia molecular serão fundamentais para auxiliar no entendimento dos fatores ambientais, genéticos e moleculares envolvidos na expressão do caráter nuda em aveia.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Material vegetal

Duas populações de linhagens de aveia hexaploide cultivada foram avaliadas neste estudo. As populações foram obtidas a partir de cruzamentos contrastantes para o caráter nuda entre os genitores 'UFRGS 01B7114-1-3 (grãos com casca) x UFRGS 006013-1 (grãos sem casca)' e 'URS Taura (grãos com casca) x UFRGS 017004-2 (grãos sem casca)'. Os genitores foram desenvolvidos pelo Programa de Melhoramento Genético de Aveia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). As populações foram constituídas por 144 e 191 linhagens para os cruzamentos UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1 e URS Taura x UFRGS 017004-2, respectivamente. As linhagens de cada população foram avaliadas nas gerações de autofecundação $F_{5:6}$ no ano de 2013 e $F_{5:7}$ no ano de 2014. A genealogia dos genitores está apresentada na Tabela 1. Os cruzamentos foram realizados no ano de 2008, seguindo o método de hibridação "flor aberta", descrito por Bertagnolli & Federizzi (1994).

TABELA 1. Genealogia e tipo de grãos quanto à presença ou ausência de casca dos genitores utilizados no desenvolvimento das populações de linhagens de aveia avaliadas.

Genitores	Genealogia	Grão
UFRGS 01B7114-1-3	(PC68/5*Starter F_4) / UFRGS 10	Com casca
UFRGS 006013-1	(Cocker 492/Starter-1 F_3) / UFRGS 10	Nuda
URS Taura	UFRGS 970216-2 / UFRGS 970461	Com casca
UFRGS 017004-2	(Cocker 492/Starter-1 F_3) / UFRGS 8	Nuda

As sementes da primeira geração filial (F_1) derivadas dos cruzamentos artificiais foram semeadas no campo em uma linha única, no ano de 2009. No estágio de maturação de colheita, todas as panículas produzidas pelas plantas F_1 foram colhidas em *bulk*, dando origem às sementes F_2 . O avanço de gerações foi conduzido a partir da geração F_2 até a geração F_5 pelo método SSD (*single-seed descent*) modificado. O avanço de gerações consistiu no cultivo de uma panícula da geração anterior ao invés de uma única semente de cada planta. Esta estratégia foi adotada com o propósito de reduzir a deriva genética nas populações em estudo, uma vez que a aveia nuda em geral apresenta um percentual de germinação inferior aos genótipos com casca. A menor germinação pode estar associada com: i) ocorrência de danos mecânicos durante a colheita, beneficiamento e semeadura, ii) maior quantidade de lipídeos nas sementes, ocasionando a rancificação das mesmas e, iii) ataque de patógenos presentes no solo durante o período da semeadura até a emergência das plantas.

3.2 Condução dos experimentos em condições de campo

Os experimentos foram conduzidos nas estações de crescimento de 2013 ($F_{5:6}$) e 2014 ($F_{5:7}$), na Estação Experimental Agrônômica (EEA) da UFRGS. A EEA está localizada no município de Eldorado do Sul, RS, situada nas coordenadas 30° 05' 27" latitude Sul e 51° 40' 18" longitude Oeste, com altitude de 46 m acima do nível do mar (Bergamaschi & Guadagnin, 1990). O solo é classificado como argissolo vermelho distrófico típico (Embrapa, 1999).

3.2.1 Obtenção de panículas na geração $F_{5:6}$

Panículas dos genitores e das linhagens derivadas dos cruzamentos 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1' e 'URS Taura x UFRGS 017004-2'

foram obtidas a partir de um experimento conduzido na estação de crescimento de 2013. O experimento foi conduzido de acordo com os procedimentos descritos por Pellizzaro (2014). Brevemente, uma panícula de cada genótipo foi coletada ao acaso na geração anterior (F_5) e suas sementes foram utilizadas para compor a geração $F_{5:6}$. A panícula coletada foi trilhada individualmente e as sementes foram semeadas de forma mecanizada no dia 18 de junho de 2013. Cada unidade experimental foi constituída por duas linhas de dois metros de comprimento, espaçadas 0,20 m entre si e 0,40 m entre parcelas. No estágio de maturação de colheita, duas ou três panículas foram coletadas de 10 plantas de cada unidade experimental. A partir das panículas coletadas, 6 panículas de diferentes plantas foram utilizadas para a avaliação fenotípica do caráter nuda, sendo que o restante das panículas foi armazenado.

3.2.2 Obtenção de panículas na geração $F_{5:7}$

As sementes utilizadas para a semeadura da geração $F_{5:7}$ foram originadas da geração anterior ($F_{5:6}$). Panículas de cada genitor e linhagem foram trilhadas individualmente e, posteriormente, as sementes foram tratadas com inseticida a base de Imidacloprido na dose de 60 mL 100 kg de sementes⁻¹. Como o número de sementes produzido por uma panícula de aveia geralmente é pequeno, aproximadamente 7 gramas de arroz descascado foram adicionados às sementes de aveia em cada parcela pré-semeadura, a fim de permitir uma distribuição uniforme das sementes durante a semeadura mecanizada.

A semeadura foi realizada no dia 18 de junho de 2014. O experimento foi conduzido no sistema de plantio direto, com a cultura da soja como espécie antecessora. Cada unidade experimental foi constituída por duas linhas de dois metros de comprimento, espaçadas 0,20 m entre si e 0,40 m entre parcelas. Os

genitores de cada população foram semeados no início e no fim de cada repetição da população correspondente.

O experimento foi conduzido no delineamento de blocos casualizados, com duas repetições. A adubação de base foi de 300 kg ha⁻¹ da fórmula 5-30-15 (N-P-K). A adubação nitrogenada em cobertura foi realizada na forma de uréia e dividida em duas aplicações de 75 kg ha⁻¹ de uréia em cada aplicação, quando as plantas apresentavam aproximadamente três e sete folhas completamente expandidas. O controle químico de pragas e doenças foi realizado sempre que necessário. O controle das plantas invasoras foi realizado de forma manual por meio de capinas. No estágio de maturação de colheita, aproximadamente 15 panículas de cada unidade experimental foram coletadas ao acaso. A partir das panículas coletadas, quatro panículas por parcela de diferentes plantas foram utilizadas para a avaliação fenotípica do caráter nuda, sendo que o restante das panículas foi armazenado.

3.3 Dados meteorológicos

Durante o período de condução dos experimentos, a estação meteorológica localizada na Estação Experimental Agrônômica da UFRGS não estava em funcionamento. Desta forma, os dados da estação meteorológica de Porto Alegre (estação meteorológica mais próxima) foram utilizados. Dados de temperatura média diária, correspondentes ao período de cultivo das estações de crescimento de 2013 e 2014, foram obtidos do Banco de Dados Meteorológicos para Ensino e Pesquisa (BDMEP), disponível em <http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=bdmep/bdmep>.

3.4 Análise fenotípica do caráter nuda em aveia

Panículas individuais de cada genitor e das linhagens das duas populações foram avaliadas em laboratório para o caráter nuda. Um total de seis panículas por genótipo foi analisado no ano de 2013 (geração F_{5:6}). Já no ano de 2014 (F_{5:7}), oito panículas por genótipo foram analisadas, sendo quatro panículas por repetição. A avaliação fenotípica das panículas foi conduzida em duas etapas principais. Na primeira etapa, as panículas foram divididas em três terços, sendo eles: terço inferior (TI), terço médio (TM) e terço superior (TS), por meio da observação dos dois entrenós mais longos, conforme ilustrado na Figura 1A. Na segunda etapa, todas as espiguetas produzidas no mesmo terço da panícula foram trilhadas manualmente. A partir disso, determinou-se o número de grãos com casca (Figura 1B), o número de grãos com ambos os fenótipos com e sem casca na mesma espiguetas (Figura 1C) e o número de grãos sem casca (Figura 1D), nos terços inferior, médio e superior da panícula. O fenótipo com 100% dos grãos com casca foi produzido em espiguetas normais, com até três flósculos férteis por espiguetas e lema totalmente lignificada. O fenótipo variável foi produzido em espiguetas mosaico (grãos com e sem casca em uma mesma espiguetas). Por outro lado, o fenótipo com 100% dos grãos sem casca foi produzido em espiguetas multiflora e lema pouco lignificada.



FIGURA 1. Avaliação fenotípica do caráter nuda em linhagens de aveia. A) Panícula inteira apresentando os terços: inferior (TI), médio (TM) e superior (TS). B) Fenótipo 100% dos grãos com casca. C) Fenótipo variável com grãos com e sem casca na mesma espiguetas. D) Fenótipo 100% dos grãos sem casca produzidos em espiguetas multiflora.

O número de grãos com casca produzido em cada um dos três terços da panícula foi somado, a fim de mensurar o número total de grãos com casca produzido na panícula inteira. Da mesma forma, o número total de grãos sem casca produzido na panícula inteira foi mensurado a partir do somatório do número de grãos sem casca produzido em cada um dos três terços da panícula.

Posteriormente, o número de grãos com casca foi somado ao número de grãos sem casca dentro de cada terço da panícula, a fim de determinar o número total de grãos produzido nos terços inferior, médio e superior. A partir destes resultados, o número de grãos com casca e o número de grãos sem casca em cada terço da panícula foram convertidos para porcentagem. O número total de grãos (com casca e sem casca) por panícula foi determinado a partir do somatório do

número total de grãos produzido em cada um dos três terços. Estes resultados permitiram estimar o percentual de grãos sem casca produzido na panícula inteira. O propósito desta conversão foi padronizar o número de grãos produzido em cada terço da panícula e na panícula inteira dos genótipos avaliados, uma vez que estes apresentaram ampla variação fenotípica para o número total de grãos produzido por panícula.

3.5 Análises estatísticas

Os resultados obtidos na avaliação fenotípica do caráter nuda foram submetidos à análise de distribuição de frequências, considerando os resultados obtidos a partir da avaliação de panículas inteiras. O número de classes fenotípicas foi determinado considerando os critérios propostos por Truman (1923), pois foi o método que melhor se adequou a natureza dos dados. O intervalo entre classes foi determinado pela divisão da amplitude total observada para o caráter nuda pelo número estimado de classes fenotípicas (Morettin, 2010). As linhagens que apresentaram o fenótipo 100% dos grãos com casca e as linhagens que produziram 100% dos grãos sem casca foram apresentadas em classes distintas, sem considerar o intervalo de classes. Esta estratégia foi adotada para facilitar a localização das linhagens estáveis para o caráter nuda, nas duas populações avaliadas.

Além da análise qualitativa descrita acima, análises de variância foram conduzidas para as duas gerações de autofecundação, avaliadas nos anos de 2013 e 2014. Estas análises foram realizadas a fim de identificar diferenças na expressão do caráter nuda entre os anos, entre as linhagens de cada população, bem como para a interação ano x linhagens, considerando toda a panícula. O modelo linear foi utilizado para todas as análises de variância. As causas de variação do caráter

nuda foram 'ano', 'repetição (ano)', 'linhagem*ano' e 'linhagem*repetição (ano)'. Também foi realizada a análise de variância entre os terços da panícula, entre os genitores e entre as linhagens avaliadas na geração $F_{5:7}$. Para a análise de variância entre os terços da panícula, as causas de variação foram 'genótipo', 'repetição', 'terço' e 'interação genótipo x terço'. A comparação de médias do caráter nuda foi realizada pelo teste de *Tukey*, a 5% de probabilidade de erro. O programa estatístico SAS 6.1 foi empregado na realização das análises de variância e testes de comparação de médias.

3.6 Análise genética do caráter nuda em aveia

A partir dos resultados fenotípicos obtidos para o caráter nuda em aveia, um estudo de herança genética foi realizado para este caráter. O número de genes controlando o caráter nuda foi estimado para as populações genéticas 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1' e 'URS Taura x UFRGS 017004-2', nas duas gerações avaliadas. As linhagens de cada população foram agrupadas em quatro classes fenotípicas distintas, de acordo com o percentual de grãos com casca e sem casca produzido na panícula inteira. Sendo que as classes fenotípicas formadas foram: (i) linhagens nuda, as quais apresentaram 100% dos grãos sem casca na mesma panícula; (ii) linhagens parcialmente nuda, onde a expressividade variável do caráter foi observada, porém com maior frequência de grãos sem casca na mesma panícula ($\geq 50\%$ dos grãos sem casca); (iii) linhagens parcialmente com casca, também apresentando expressividade variável para o caráter, porém com uma maior frequência de grãos com casca na mesma panícula ($> 50\%$ dos grãos com casca) e, (iv) linhagens com casca, com 100% dos grãos revestidos por lema e pálea bem lignificadas na mesma panícula.

Após a classificação das linhagens, as frequências fenotípicas observadas e as frequências fenotípicas esperadas, para cada uma das quatro classes fenotípicas foram comparadas pelo teste de Qui-quadrado (χ^2). As hipóteses de três, quatro e cinco genes controlando o caráter nuda foram testadas para as duas populações genéticas analisadas. A hipótese de nulidade foi aceita quando o nível de probabilidade calculado foi igual ou superior a 5%. O teste de Qui-quadrado (χ^2) foi realizado conforme descrito por Steel & Torrie (1980):

$$\chi^2 = \sum (F_o - F_e)^2 / F_e$$

Com $n - 1$ graus de liberdade

Onde:

F_o = Número de linhagens observadas para uma determinada classe fenotípica;

F_e = Número de linhagens esperadas para uma determinada classe fenotípica;

n = número de classes fenotípicas.

3.7 Herdabilidade do caráter nuda em aveia

A estimativa da herdabilidade do caráter nuda no sentido amplo foi realizada com base na análise de variância dos dados de plantas individuais, avaliadas em dois anos e em duas repetições, de acordo com o modelo descrito por Vencovsky & Barriga (1992). A partir deste método, foi possível decompor a variação fenotípica nos componentes genotípico e ambiental, conforme apresentado abaixo:

$$h^2 = \sigma^2_g / \sigma^2_p$$

Sendo que:

$$\sigma^2_p = \sigma^2_d + \sigma^2_e + \sigma^2_g + \sigma^2_{eg};$$

$$\sigma^2_d = QM_e;$$

$$\sigma^2_e = \frac{QM_e - QM_d}{n};$$

$$\sigma^2_{eg} = \frac{QM_{eg} - \sigma^2_d - (n \cdot \sigma^2_e)}{r \cdot n}$$

$$\sigma^2_g = \frac{(QM_g - \sigma^2_d - (n \cdot \sigma^2_e) - (\sigma^2_{eg} \cdot r \cdot n))}{r \cdot n \cdot a};$$

Onde:

h^2 = Coeficiente de herdabilidade;

σ^2_g = variância genética;

σ^2_p = variância fenotípica;

σ^2_d = variância dentro da parcela;

σ^2_e = variância ambiental;

σ^2_{eg} = variância da interação genótipo x ambiente;

QM_g = quadrado médio dos genótipos;

QM_e = quadrado médio do erro;

QM_d = quadrado médio dentro da parcela;

QM_{eg} = quadrado médio da interação genótipo x ambiente;

r = número de repetições;

n = número de plantas;

a = número de anos.

3.8 Análise molecular do caráter nuda em aveia

3.8.1 Análise genotípica

As populações de linhagens de aveia derivadas dos cruzamentos 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1' e 'URS Taura x UFRGS 017004-1' foram incluídas no estudo de mapeamento molecular do caráter nuda. Os genitores e 94 linhagens de cada população foram analisadas genotipicamente na geração F₅, conforme descrito por Pellizzaro (2014). A análise genotípica foi realizada no Biosciences Research Laboratory, United States Department of Agriculture (USDA) /Agricultural Research Service (ARS), localizado em Fargo, Dakota do Norte, EUA. A plataforma de genotipagem 'GoldenGate Genotyping Assay' foi utilizada, a qual é composta por 6.000 marcadores SNP (*Single Nucleotide Polymorphism*) desenvolvidos para a cultura da aveia, conforme descrito por Tinker *et al.* (2014).

3.8.2 Desenvolvimento do mapa genético de ligação

O mapa genético de ligação para as populações de mapeamento molecular 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1' e 'URS Taura x UFRGS 017004-2' foi desenvolvido com auxílio do programa computacional JoinMap versão 4.0 (Van Ooijen, 2006). Com base nos resultados genotípicos obtidos na etapa anterior, marcadores polimórficos entre os genitores de cada população foram identificados e empregados no mapeamento molecular.

Os dados genotípicos foram convertidos de acordo com o sistema de códigos requerido pelo programa JoinMap. Desta forma, linhagens que apresentaram alelos iguais aos genitores UFRGS 01B7114-1-3 e URS Taura (grãos com casca) foram identificadas pelo código "a". Já as linhagens que apresentaram alelos iguais aos genitores UFRGS 006013-1 e UFRGS 017004-2 (grãos sem casca) receberam o código "b". As linhagens de cada população que apresentaram locos gênicos em heterozigose receberam o código "h". Após a conversão dos dados genotípicos em códigos de mapeamento, foi possível identificar os marcadores que apresentavam distorção de segregação Mendeliana. Esta etapa foi realizada com auxílio do programa JoinMap. Marcadores com distorção de segregação Mendeliana acima de 5% de probabilidade de acordo com o teste de Qui-quadrado foram excluídos da análise, bem como marcadores que apresentaram elevada similaridade com outros marcadores.

Os grupos de ligação foram formados utilizando LOD (*Logarithm of the odds*) igual a 7.0, com frequência máxima de recombinação de 40%. As frequências de recombinação foram convertidas em distâncias genéticas (*centiMorgans* - cM) através da função Haldane disponível no próprio *software* de mapeamento. A função de Haldane considera a possibilidade de múltiplos eventos de *crossing-over* ao longo do par de cromossomos homólogos. Esta função considera a ausência de

interferência ($C=1$) e distribuição de Poisson dos eventos de *crossing-over*. Para a obtenção das estimativas de recombinação e ordenação dos marcadores, o algoritmo de mapeamento de máxima verossimilhança (*Maximum Likelihood*) foi utilizado.

3.8.3 Análise de QTL

A identificação de marcadores moleculares associados a genes que governam o caráter nuda em aveia foi realizada por meio da análise de QTL (*Quantitative Trait Loci*). Esta análise foi realizada utilizando o mapa genético de ligação desenvolvido para cada população de mapeamento, conforme descrito anteriormente. Para a identificação de QTLs associados com o caráter nuda em aveia, os resultados fenotípicos das gerações $F_{5:6}$ e $F_{5:7}$, de cada população de linhagens, foram associados com os resultados genotípicos, utilizando o programa "MQTL" (*Mapping of Quantitative Trait Loci*), desenvolvido por Tinker & Mather (1995). Neste estudo, o modelo de mapeamento de QTL por intervalo simples foi utilizado, o qual consiste em testes estatísticos para detectar a presença de um QTL a cada 5 cM, entre cada par de marcadores adjacentes.

Para estimar o efeito principal de um QTL, foram realizados testes estatísticos que determinaram a razão de probabilidade de um determinado QTL estar localizado entre marcadores adjacentes ligados. A localização de um QTL no mapa genético de ligação foi determinada pelos valores máximos do teste estatístico. Um QTL foi declarado como real ou verdadeiro quando o valor máximo estimado para o teste estatístico foi superior ao nível de significância estabelecido. O nível de significância do teste estatístico de Haley & Knott foi calculado por meio de testes de permutações aleatórias. O valor do teste estatístico obtido foi convertido para LOD score, pela multiplicação por 0.2171. Esta conversão facilita a

interpretação, pois o valor de LOD possui base 10 (Xu, 2013). Com a realização destes testes, as associações entre os valores fenotípicos (obtidos conforme descrito no item 3.3.1) e os marcadores moleculares foram permutadas 10000 vezes. Com isso, foi possível realizar a análise de QTL para estimar a probabilidade de rejeitar uma hipótese nula verdadeira (taxa de erro tipo I) em que se testa a não existência de QTL associado ao marcador. Os QTLs foram considerados significativos quando os valores estimados foram superiores ao nível de 5% de probabilidade de erro.

3.8.4 Ancoragem dos grupos de ligação ao mapa consenso da aveia

Os grupos de ligação desenvolvidos no mapa genético de ligação de cada população de mapeamento foram ancorados no mapa genético de ligação consenso de aveia, conforme descrito por Tinker *et al.* (2014). A ancoragem foi realizada por meio do programa Excel, a partir da busca dos marcadores moleculares de cada grupo de ligação, com os marcadores correspondentes a cada um dos 21 cromossomos do mapa consenso da aveia. O mapa consenso da aveia foi desenvolvido a partir de 109 cultivares e 309 linhagens recombinantes provenientes de seis populações de mapeamento (Oliver *et al.*, 2013). Posteriormente, 5743 marcadores SNP provenientes de 595 genótipos oriundos de 17 programas de melhoramento de aveia, incluindo Estados Unidos (397), Canadá (133), Europa (32) e Brasil (12) foram adicionados ao mapa genético de ligação consenso da aveia (Tinker *et al.*, 2014). A ancoragem dos grupos de ligação possibilita obter a localização cromossômica dos marcadores associados ao caráter nuda em aveia, após a análise de QTL. A sequência de nucleotídeos dos marcadores SNP ligados ao caráter nuda também foi comparada com sequências de nucleotídeos disponíveis no banco público de dados moleculares GenBank,

disponível em <http://www.ncbi.nlm.nih.gov>. A comparação entre as sequências de nucleotídeos foi realizada por meio da ferramenta computacional BLAST (*Basic Local Alignment Search Tool*).

4 RESULTADOS

As populações 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1' e 'URS Taura x UFRGS 017004-2' foram avaliadas para o caráter nuda neste trabalho. Os resultados obtidos serão apresentados na seguinte ordem: i) dados meteorológicos ocorridos durante a condução dos experimentos, ii) avaliação fenotípica do caráter nuda, iii) análise genética do caráter nuda, iv) estimativa da herdabilidade do caráter nuda, v) desenvolvimento do mapa genético de ligação para as populações de mapeamento molecular 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1' e 'URS Taura x UFRGS 017004-2' e, vi) identificação de regiões genômicas associadas ao caráter nuda em aveia através da análise de QTL.

4.1 Dados meteorológicos

Com base nos dados meteorológicos obtidos no Banco de Dados Meteorológicos para Ensino e Pesquisa (BDMEP), a temperatura média diária durante o período de condução dos experimentos foi determinada. Na geração F_{5:6}, avaliada no ano de 2013, a temperatura média diária foi de 15,41°C, enquanto na geração F_{5:7} avaliada no ano de 2014, a temperatura média diária foi de 16,90°C (Figura 2). A temperatura média diária foi determinada considerando os 120 dias após a data de semeadura dos experimentos. Este período representa o ciclo médio das principais cultivares de aveia cultivadas no Sul do Brasil. A determinação da temperatura média teve como objetivo avaliar a influência deste sinal ambiental

sobre a expressão do caráter nuda em aveia, conforme será descrito ao longo deste trabalho.

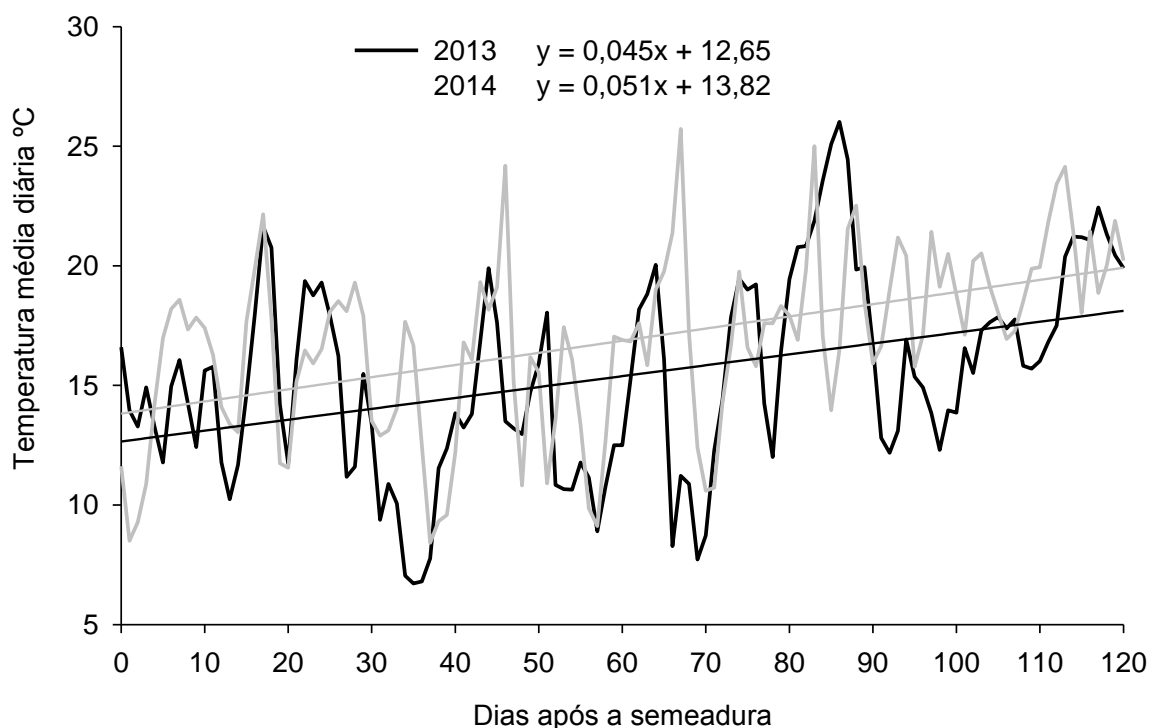


FIGURA 2. Temperatura média diária observada no ano de 2013 (geração $F_{5:6}$) e no ano de 2014 (geração $F_{5:7}$).

4.2 Análise fenotípica do caráter nuda em aveia

4.2.1. População UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1

A distribuição de frequências das linhagens recombinantes para o caráter nuda, expresso pelo percentual de grãos sem casca produzido na panícula inteira, nas gerações $F_{5:6}$ (2013) e $F_{5:7}$ (2014) está apresentada na Figura 3. Do total de 144 linhagens avaliadas na geração $F_{5:6}$, 69 linhagens (47,92%) produziram o fenótipo 100% dos grãos com casca, quatro linhagens (2,78%) produziram o fenótipo 100% dos grãos sem casca e 71 linhagens (49,30%) produziram ambos os fenótipos, grãos com casca e grãos sem casca na mesma panícula. Quando

avaliadas na geração F_{5:7}, 72 linhagens (50%) apresentaram o 100% dos grãos com casca, cinco linhagens (3,47%) produziram 100% de grãos sem casca e 67 linhagens (46,53%) produziram ambos os fenótipos, grãos com casca e sem casca na mesma panícula (Figura 3). As linhagens que apresentaram os fenótipos 100% dos grãos com casca e 100% dos grãos sem casca foram apresentadas na Figura 3 em classes distintas, sem o intervalo de classes. Esta estratégia foi adotada para facilitar a apresentação das linhagens estáveis para o caráter nuda na figura. Por outro lado, as classes fenotípicas que variaram de percentuais superiores a 0% e inferiores a 100%, representam as linhagens com expressividade variável para o caráter nuda na população UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1.

A média da população de linhagens para a variável observada “percentual de grãos sem casca” produzido na panícula inteira foi similar entre as gerações avaliadas. Todavia, um percentual superior de grãos sem casca foi observado na geração F_{5:7} (2014) em comparação à geração F_{5:6} (2013). Na geração F_{5:6}, a média das linhagens foi de 26,41% de grãos sem casca, enquanto na geração F_{5:7} a média foi de 28,36% de grãos sem casca, com desvios padrão de 31,90% e 29,5%, respectivamente. Os elevados desvios padrão estimados neste estudo podem ter resultado do grande número de linhagens que produziram 100% dos grãos com casca (Figura 3).

Nas duas gerações de autofecundação avaliadas, o genitor UFRGS 01B7114-1-3 apresentou o fenótipo 100% dos grãos com casca. Já o genitor UFRGS 006013-1 produziu grãos com casca e sem casca na mesma panícula, nos dois anos avaliados, indicando a sua expressividade variável para o caráter nuda. No ano de 2013, o genitor UFRGS 006013-1 produziu panículas com o percentual de grãos sem casca variando de 34,37 a 79,24%, enquanto no ano de 2014 esta variação foi de 52,19% a 73,91%. Na média, o genitor UFRGS 006013-1 produziu

63,10% de grãos sem casca na geração $F_{5:6}$ e 64,60% na geração $F_{5:7}$. Desta forma, um acréscimo de 1,5% no número de grãos sem casca na geração $F_{5:7}$ foi observada em comparação à geração $F_{5:6}$ para o genitor UFRGS 006013-1.

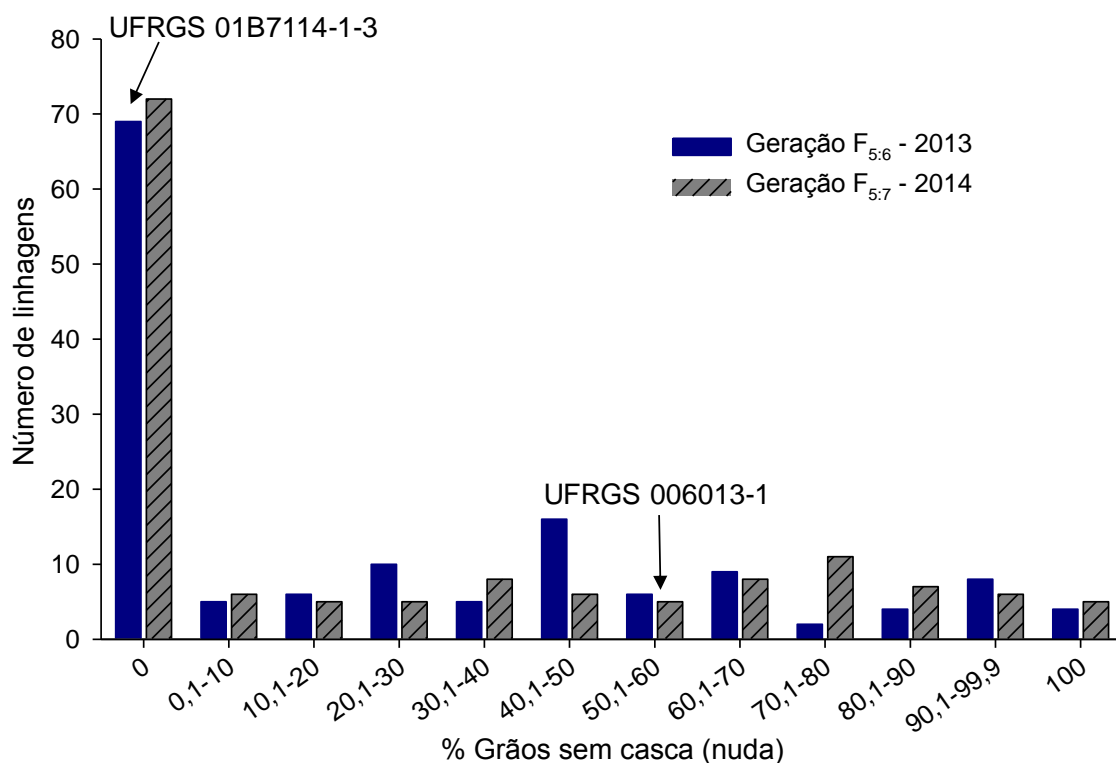


FIGURA 3. Distribuição de frequências das linhagens de aveia avaliadas nas gerações $F_{5:6}$ (2013) e $F_{5:7}$ (2014) para o percentual de grãos sem casca produzido em panículas inteiras. O percentual de grãos sem casca produzido pelos genitores UFRGS 01B7114-1-3 e UFRGS 006013-1 nas duas gerações avaliadas está indicado pelas setas.

A análise de variância indicou diferenças significativas entre os anos, linhagens e para interação ano x linhagem, para o percentual de grãos sem casca produzido em panículas inteiras (Tabela 2). A diferença existente entre os anos indica que a produção de grãos sem casca pelas linhagens desta população é influenciada pelo ambiente. As diferenças observadas entre as linhagens sugerem a existência de variabilidade genética para o caráter nuda nesta população. A existência de variabilidade genética, por sua vez, é essencial para que estudos genéticos e moleculares do caráter nuda possam ser conduzidos nesta população.

TABELA 2. Análise de variância para as linhagens derivadas do cruzamento UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1, considerando a variável observada percentual de grãos sem casca em panículas inteiras.

Causas de variação	GL	Soma de quadrados	Quadrado médio	Teste F	P
Ano	1	2194,023	2194,023	15,67	<0,0001**
Rep(Ano)	1	350,137	350,137	2,5	0.114 ^{ns}
Linhagem	143	2012080	14070,49	100,52	<0,0001**
Ano*Linhagem	143	135321,1	946,302	6,76	<0,0001**
Linhagem*Rep(Ano)	143	198828,6	1390,41	9,93	<0,0001**
Erro	1581	221308,6	139,98		
CV %			42,88		

**Significativo a 1% de probabilidade de erro pelo teste F; ^{ns} Não significativo.

Na análise de variância realizada para a geração F_{5:7} (2014), considerando os terços da panícula, diferenças significativas para o percentual de grãos sem casca foram identificadas entre as linhagens avaliadas. Todavia, não foram detectadas diferenças significativas para repetição, terço e interação linhagem x terço (Tabela 3). Considerando a comparação de médias realizada apenas para a geração F_{5:7}, verificou-se que as linhagens não diferiram quanto ao percentual de grãos sem casca nos terços inferior, médio e superior da panícula. Para os genitores UFRGS 01B7114-1-3 e UFRGS 006013-1, a interação genitor x terço foi significativa (Tabela 3). A comparação de médias realizada para o genitor UFRGS 006013-1 não indicou diferenças significativas entre os terços inferior e médio. Porém, diferenças significativas foram detectadas entre os terços inferior e médio em comparação com o terço superior da panícula (Tabela 4).

Ao avaliar o percentual de grãos sem casca nos terços inferior, médio e superior da panícula, entre as linhagens da população UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1, foi possível observar que o maior percentual de grãos sem

casca foi produzido no terço superior da panícula, em ambas as gerações de autofecundação. Na geração F_{5:6}, o percentual de grãos sem casca produzido no terço inferior, médio e superior foi de 24,89%, 25,11% e 29,22%, respectivamente (Tabela 4). É importante observar que a diferença entre as médias do percentual de grãos sem casca dos terços inferior e médio foi de apenas 0,22%, enquanto a diferença entre os terços inferior e superior da panícula foi de 4,33%. O desvio padrão estimado para o terço inferior, médio e superior foi 30,55%, 32,37% e 33,26%, respectivamente.

Ao avaliar a geração F_{5:7}, resultados similares à geração F_{5:6} foram observados. O percentual de grãos sem casca produzido nos terços inferior, médio e superior da panícula foi de 27,28%, 27,97% e 30,57%, respectivamente. Assim, a diferença entre as médias de grãos sem casca entre os terços inferior e médio foi de 0,69%, enquanto a amplitude entre os terços inferior e superior da panícula foi de 3,29% (Tabela 4). Da mesma maneira que a média, o desvio padrão apresentou um aumento gradual em direção ao ápice da panícula, com 28,16%, 32,83%, 34,70% nos terços inferior, médio e superior, respectivamente.

TABELA 3. Resumo da análise de variância dos genitores e da população de linhagens recombinantes provenientes do cruzamento 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1 para a variável percentual de grãos sem casca, no ano de 2014.

Causas de variação	Linhagens		Genitores	
	QM	Prob.	QM	Prob.
Genótipo	5512,40	<0,0001**	20122,76	<0,0001**
Repetição	1003,60	0,1459 ^{ns}	180,56	0,4539 ^{ns}
Terço	97,82	0,6644 ^{ns}	253,34	0,303 ^{ns}
Genótipo*Terço	295,76	1 ^{ns}	1024,42	0,0189*
Erro Experimental	518,98		195,75	
CV (%)	80,7		42,2	

**Significativo a 1% de probabilidade de erro pelo teste F; *Significativo a 5% de probabilidade de erro pelo teste F; ^{ns} Não significativo.

Para o percentual de grãos sem casca produzido pelos genitores, nos diferentes terços da panícula, verificou-se que o genitor UFRGS 01B7114-1-3 produziu 100% dos grãos sem casca em todos os terços da panícula, tanto na geração F_{5:6} quanto na geração F_{5:7}. Por outro lado, o genitor UFRGS 006013-1 apresentou variação quanto ao percentual de grãos sem casca entre os terços e entre as gerações avaliadas. Na geração F_{5:6}, o percentual de grãos sem casca produzido por este genitor nos terços inferior, médio e superior da panícula foi de 52,67%, 64,33% e 76,38%, respectivamente.

Na geração F_{5:6}, a diferença no percentual de grãos sem casca entre os terços inferior e médio foi de 11,66% e a diferença entre o terço inferior e o terço superior foi de 23,71%. Resultados semelhantes foram obtidos na geração F_{5:7}, onde o genitor UFRGS 006013-1 apresentou o percentual de grãos sem casca de 49,30%, 57,62% e 80,12% entre os terços inferior, médio e superior da panícula, respectivamente. Nesta mesma geração, a diferença no percentual de grãos sem casca entre os terços inferior e médio da panícula foi de 8,32%, enquanto a diferença entre o terço inferior e superior foi de 30,82% (Tabela 4).

TABELA 4. Percentual de grãos sem casca produzido em cada terço da panícula nas linhagens recombinantes e no genitor nuda da população UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1, nas gerações F_{5:6} e F_{5:7}.

População UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1								
Terço da panícula	Linhagens				UFRGS 006013-1			
	2013		2014		2013		2014	
	Média	DP	Média	DP	Média	DP	Média	DP
Inferior	24,89	30,55	27,28 ^{ns}	28,16	52,67	14,00	49,30 ^a	18,50
Médio	25,11	32,37	27,97	32,83	64,33	20,51	57,62 ^a	10,56
Superior	29,22	33,26	30,57	34,70	76,38	11,68	80,12 ^b	4,85
Média	26,41 ^B	31,52	28,36 ^A	30,2	63,1	15,75	64,6	15,89

Letras diferentes na coluna indicam diferenças significativas entre os terços da panícula; Letras distintas na mesma linha indicam que as linhagens diferiram entre os anos quanto ao percentual de grãos sem casca pelo teste de Tukey, considerando 5% de probabilidade de erro.

4.2.2 População URS Taura x UFRGS 017004-2

A distribuição de frequências das linhagens para o caráter nuda expresso pelo percentual de grãos sem casca produzido na panícula inteira, nas gerações $F_{5:6}$ (2013) e $F_{5:7}$ (2014) está apresentada na Figura 4. Do total de 191 linhagens avaliadas na geração $F_{5:6}$, 91 linhagens (47,64%) apresentaram o fenótipo 100% dos grãos com casca, 14 linhagens (7,33%) produziram o fenótipo 100% dos grãos sem casca e 86 linhagens (45,03%) produziram ambos os fenótipos, grãos com casca e grãos sem casca na mesma panícula. Quando as linhagens foram avaliadas na geração $F_{5:7}$, 97 linhagens (50,79%) apresentaram 100% dos grãos com casca, 17 linhagens (8,90%) produziram 100% dos grãos sem casca e 77 linhagens (40,31%) produziram ambos os fenótipos, grãos com casca e sem casca na mesma panícula (Figura 4). Da mesma forma que apresentado para a população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1', as linhagens que apresentaram os fenótipos 100% dos grãos com casca ou 100% dos grãos sem casca na mesma panícula foram apresentadas em classes fenotípicas distintas, desconsiderando o intervalo de classe (Figura 4). As classes fenotípicas com percentual entre 0% e 100% representaram as linhagens da população com expressividade variável para o caráter nuda.

A média da população de linhagens, para o percentual de grãos sem casca produzido na panícula inteira foi similar entre as gerações avaliadas. Todavia, um percentual superior de grãos sem casca foi observado na geração $F_{5:7}$ (2014) em comparação à geração $F_{5:6}$ (2013). Na geração $F_{5:6}$, a média das linhagens foi de 23,30% de grãos sem casca, enquanto na geração $F_{5:7}$ a média foi de 24,19%, com desvio padrão de 25,56% e 35,50%, respectivamente. Nesta população, o elevado desvio padrão estimado também pode ter resultado do grande número de linhagens que produziram o fenótipo 100% dos grãos com casca (Figura 4).

Quando os genitores URS Taura e UFRGS 017004-2 foram considerados na análise fenotípica, uma elevada estabilidade fenotípica foi observada para o caráter nuda em ambos os genitores. O genitor URS Taura apresentou o fenótipo 100% dos grãos com casca nas duas gerações avaliadas. De maneira similar, porém com fenótipo contrastante, o genitor UFRGS 017004-2 apresentou 100% dos grãos sem casca nas duas gerações avaliadas. Os resultados obtidos para a população 'URS Taura x UFRGS 017004-2' demonstraram uma elevada variação fenotípica entre as linhagens avaliadas e uma elevada estabilidade fenotípica entre os genitores para o caráter nuda. Estes resultados sugerem que a população 'URS Taura x UFRGS 017004-2' deve se ajustar melhor aos estudos genéticos e moleculares do caráter nuda em aveia, em comparação com a população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1'.

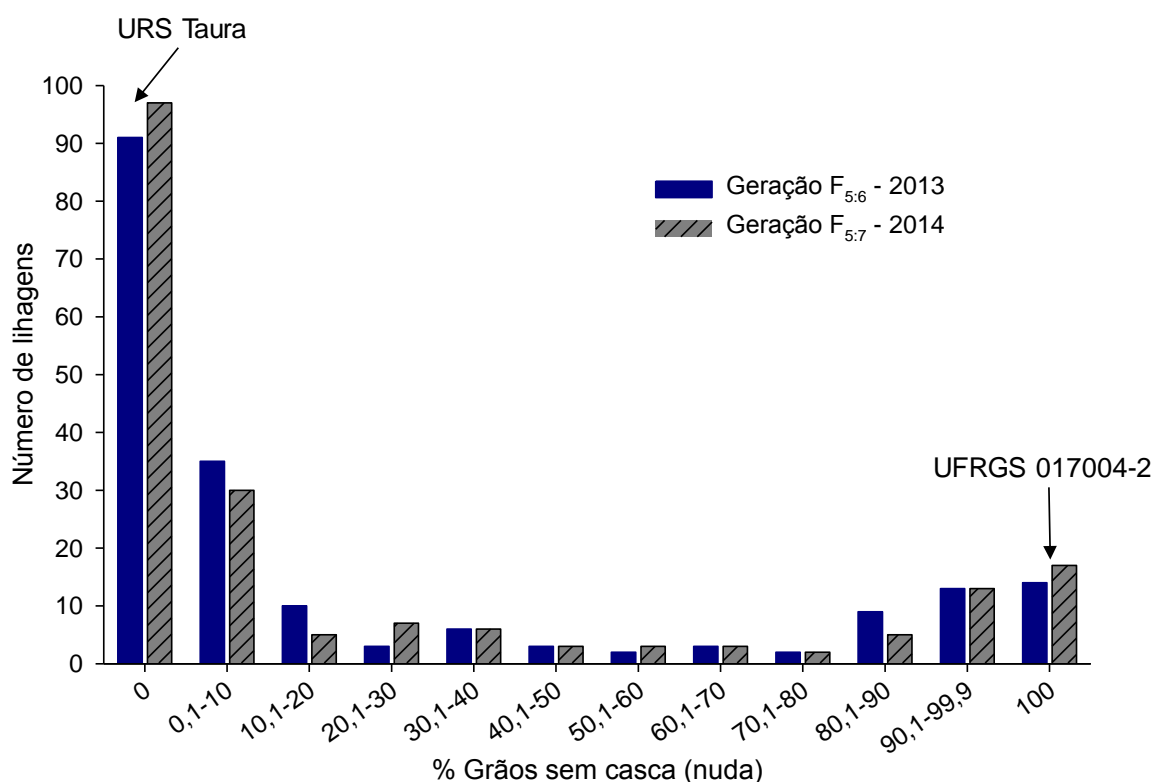


FIGURA 4. Distribuição de frequências das linhagens recombinantes de aveia avaliadas nas gerações F_{5.6} (2013) e F_{5.7} (2014) para o percentual de grãos sem casca em panículas inteiras. O percentual de grãos sem casca produzido pelos genitores URS Taura e UFRGS 017004-2 nas gerações avaliadas está indicado na figura pelas setas.

A análise de variância indicou diferenças significativas entre as linhagens e para a interação ano x linhagem para o percentual de grãos sem casca, produzido em panículas inteiras (Tabela 5). As diferenças observadas nas linhagens sugerem a existência de variabilidade genética para o caráter nuda nesta população. A existência de variabilidade genética por sua vez é essencial para que estudos genéticos e moleculares do caráter nuda possam ser conduzidos nesta população. A ausência absoluta de variação fenotípica dentro de cada genitor dispensa a necessidade de análise de variância entre os mesmos, uma vez que neste caso o erro experimental é igual a zero.

TABELA 5. Análise de variância das linhagens recombinantes do cruzamento URS Taura x UFRGS 017004-2, considerando a variável observada percentual de grãos sem casca em panículas inteiras.

Causas de variação	GL	Soma de quadrados	Quadrado médio	Teste F	P
Ano	1	232,25	232,29	3,34	0,0679 ^{ns}
Rep(Ano)	1	368,50	368,50	5,29	0,0215*
Linhagem	190	3554293	18706,81	268,75	<0,0001**
Ano*Linhagem	190	78196,80	411,56	5,91	<0,0001**
Linhagem*Rep(Ano)	190	157727,60	830,14	11,93	<0,0001**
Erro	2050	142694,60	69,61		
CV %					35,93

*Significativo a 5% de probabilidade de erro pelo teste F; **Significativo a 1% de probabilidade de erro pelo teste F; ^{ns} Não significativo.

Na análise de variância considerando os terços da panícula, diferenças significativas para o percentual de grãos sem caca foi identificado entre as linhagens avaliadas. Todavia, não foram detectadas diferenças significativas para repetição, terço e interação linhagem x terço (Tabela 6). Para os genitores URS Taura e UFRGS 017004-2, não foi realizada a análise de variância, uma vez que não foi observada variação fenotípica para o caráter dentro de cada genitor.

TABELA 6. Análise de variância das linhagens recombinantes do cruzamento URS Taura x UFRGS 017004-2, considerando a variável observada percentual de grãos sem casca considerando os terços da panícula, no ano de 2014.

Causas de variação	GL	Soma de quadrados	Quadrado médio	Teste F	P
Genótipo	190	1599577,00	8418,82	48,64	<0,0001**
Repetição	1	9,86	9,86	0,06	0,8114 ^{ns}
Terço	2	241,88	120,94	0,70	0,4976 ^{ns}
Genótipo*Terço	380	3892,60	10,24	0,06	1,0000 ^{ns}
Erro Experimental	566	97962,15	173,08		
CV (%)					55,246

** Significativo a 1% de probabilidade de erro pelo teste F; ^{ns}Não significativo.

Ao avaliar o percentual de grãos sem casca nos terços inferior, médio e superior da panícula, foi possível observar a maior formação de grãos sem casca no terço superior da panícula, porém não houve diferença dos demais terços. Na geração F_{5:6}, o percentual de grãos sem casca produzido nos terços inferior, médio e superior da panícula foi de 23,37%, 23,18% e 23,57%, respectivamente. A amplitude de variação entre os terços inferior e médio foi de apenas 0,19%, semelhante à amplitude entre os terços inferior e superior que foi de 0,20%. O desvio padrão para os terços inferior, médio e superior da panícula foi 33,22, 37,08 e 37,13%, respectivamente (Tabela 7).

Ao avaliar a geração F_{5:7}, resultados similares foram observados. O percentual de grãos sem casca produzido nos terços inferior, médio e superior da panícula foi de 23,24%, 24,32% e 24,46%, respectivamente. A amplitude de variação entre os terços inferior e médio foi de 1,08%, enquanto a amplitude entre os terços inferior e superior da panícula foi de 1,22% (Tabela 7). A variação fenotípica observada entre os terços da panícula para o percentual de grãos sem casca foi inferior na população 'URS Taura x UFRGS 017004-2', quando comparado com a variação fenotípica observada na população 'UFRGS 01B7114-

1-3 x UFRGS 006013-1', nas duas gerações avaliadas. Da mesma maneira que a média, o desvio padrão apresentou um aumento gradual em direção ao ápice da panícula, com 29,97%, 27,76 %, 37,63% nos terços inferior, médio e superior da panícula, respectivamente.

TABELA 7. Percentual de grãos sem casca produzido em cada terço da panícula, pelas linhagens recombinantes e pelo genitor nuda da população URS Taura x UFRGS 017004-2, nas gerações F_{5.6} e F_{5.7}.

População URS Taura x UFRGS 017004-2								
Terço da panícula	Linhagens				UFRGS 017004-2			
	2013		2014		2013		2014	
	Média	DP	Média	DP	Média	DP	Média	DP
Inferior	23,37	33,22	23,24 ^{ns}	29,97	100	0	100	0
Médio	23,18	37,08	24,32	27,76	100	0	100	0
Superior	23,57	37,13	24,46	37,63	100	0	100	0
Média	23,30 ^{ns}	36,84	24,19	34,08	100	0	100	0

^{ns} Não significativo a 1% de probabilidade de erro pelo teste F.

Para o percentual de grãos sem casca produzido pelos genitores, nos diferentes terços da panícula, o genitor URS Taura produziu 100% dos grãos com casca em todos os terços da panícula. O genitor UFRGS 017004-2 produziu 100% de grãos sem casca em todos os terços da panícula. Estes resultados foram constantes entre as estações de crescimento, para ambos os genitores (Tabela 7).

4.3 Análise genética do caráter nuda em aveia

A partir dos resultados obtidos na análise fenotípica do caráter nuda, a análise genética foi conduzida para determinar o número de genes que controla este caráter em aveia hexaploide. As populações genéticas 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1' e 'URS Taura x UFRGS 017004-2' foram empregadas neste

estudo. Hipóteses genéticas foram testadas para as duas populações nas gerações F_{5:6} e F_{5:7}.

4.3.1 População UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1

Para as linhagens obtidas a partir do cruzamento 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1' avaliadas na geração F_{5:6}, quatro linhagens (2,78%) apresentaram o fenótipo 100% dos grãos sem casca (nuda), 29 linhagens (20,14%) apresentaram o fenótipo grãos parcialmente nuda, 42 linhagens (29,17%) apresentaram o fenótipo grãos parcialmente com casca e 69 linhagens (47,92%) apresentaram o fenótipo 100% dos grãos com casca. A partir dos resultados observados, a hipótese genética de quatro genes envolvidos no controle do caráter nuda foi a hipótese que melhor se ajustou aos dados desta população. A proporção fenotípica esperada para o modelo com quatro genes em gerações avançadas de autofecundação é de 1/16 : 3/16 : 4/16 : 8/16 ou, simplesmente, uma linhagem nuda : três linhagens parcialmente nuda : quatro linhagens parcialmente com casca : oito linhagens com casca.

A partir da frequência fenotípica esperada descrita acima, na geração F_{5:6} o valor calculado do teste de Qui-quadrado foi igual a 4,05 ($p= 0,256$). Este resultado indicou que as proporções fenotípicas observadas e esperadas se ajustaram ao modelo de quatro genes. Sendo assim, a hipótese genética de quatro genes controlando o caráter nuda na população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1' na geração F_{5:6}, não pode ser rejeitada (Tabela 8).

TABELA 8. Teste de ajustamento das frequências fenotípicas observadas e esperadas para o carácter nuda na população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1', avaliada nas gerações F_{5:6} (2013) e F_{5:7} (2014).

Geração F_{5:6} (2013)					
Fenótipo	Genótipo	F _{obs} [†]	F _{esp} [§]	χ^2	p*
Nuda	<i>N1N1 N2N2 N3N3 N4N4</i>	4	9	2,78	
Parcialmete nuda	<i>N1N1 N2N2 N3N3 n4n4</i>	29	27	0,15	
	<i>N1N1 N2N2 n3n3 N4N4</i>				
	<i>N1N1 N2N2 n3n3 n4n4</i>				
Parcialmete casca	<i>N1N1 n2n2 N3N3 N4N4</i>	42	36	1	
	<i>N1N1 n2n2 N3N3 n4n4</i>				
	<i>N1N1 n2n2 n3n3 N4N4</i>				
	<i>N1N1 n2n2 n3n3 n4n4</i>				
Casca	<i>n1n1 N2N2 N3N3 N4N4</i>	69	72	0,125	
	<i>n1n1 N2N2 N3N3 n4n4</i>				
	<i>n1n1 N2N2 n3n3 N4N4</i>				
	<i>n1n1 N2N2 n3n3 n4n4</i>				
	<i>n1n1 n2n2 N3N3 N4N4</i>				
	<i>n1n1 n2n2 N3N3 n4n4</i>				
	<i>n1n1 n2n2 n3n3 N4N4</i>				
	<i>n1n1 n2n2 n3n3 n4n4</i>				
Total		144	144	4,05	0,256
Geração F_{5:7} (2014)					
Fenótipo	Genótipo	F _{obs} [†]	F _{esp} [§]	χ^2	p*
Nuda	<i>N1N1 N2N2 N3N3 N4N4</i>	5	9	1,78	
Parcialmete nuda	<i>N1N1 N2N2 N3N3 n4n4</i>	37	27	3,70	
	<i>N1N1 N2N2 n3n3 N4N4</i>				
	<i>N1N1 N2N2 n3n3 n4n4</i>				
Parcialmete casca	<i>N1N1 n2n2 N3N3 N4N4</i>	30	36	1	
	<i>N1N1 n2n2 N3N3 n4n4</i>				
	<i>N1N1 n2n2 n3n3 N4N4</i>				
	<i>n1n1 N2N2 N3N3 N4N4</i>				
	<i>n1n1 N2N2 N3N3 n4n4</i>				
	<i>n1n1 N2N2 n3n3 N4N4</i>				
	<i>n1n1 N2N2 n3n3 n4n4</i>				
	<i>n1n1 n2n2 N3N3 N4N4</i>				
<i>n1n1 n2n2 N3N3 n4n4</i>					
Casca	<i>n1n1 n2n2 n3n3 N4N4</i>	72	72	0	
	<i>n1n1 n2n2 n3n3 n4n4</i>	72	72	6,48	0,090

[†]F_{obs} = frequência observada de linhagens em cada classe fenotípica; [§]F_{esp} = frequência esperada de linhagens em cada classe fenotípica, de acordo com o modelo de quatro genes; p* = probabilidade para o valor calculado do teste de Qui-quadrado, considerando três graus de liberdade.

Na geração F_{5:7}, cinco linhagens (3,47%) apresentaram o fenótipo 100% dos grãos sem casca, 37 linhagens (25,69%) apresentaram o fenótipo parcialmente nuda, 30 linhagens (20,83%) apresentaram o fenótipo parcialmente com casca e 72 linhagens (50%) apresentaram o fenótipo 100% dos grãos com casca. A partir dos resultados observados, a hipótese que pressupõe o modelo de quatro genes envolvidos no controle do caráter nuda foi testada. O valor calculado do teste de Qui-quadrado foi de 6,48 ($p= 0,090$), indicando que a hipótese de quatro genes não pode ser rejeitada nesta geração para a população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1' (Tabela 8).

Os resultados obtidos na geração F_{5:6} demonstraram que os maiores desvios entre as frequências observadas e esperadas ocorreram para as classes fenotípicas nuda e parcialmente casca. Para a classe nuda, obteve-se um número inferior de linhagens em relação ao esperado pelo modelo genético, enquanto para a classe parcialmente casca, obteve-se um número superior ao esperado. Para as classes fenotípicas parcialmente nuda e 100% dos grãos com casca, a frequência fenotípica observada situou-se próximo da frequência fenotípica esperada pelo modelo genético (Tabela 8).

Considerando uma geração a mais de autofecundação, foi possível observar que na geração F_{5:7}, o número de linhagens nas classes fenotípicas nuda e casca (parentais) aumentou de quatro para cinco e de 69 para 72, respectivamente. Considerando a análise fenotípica realizada na geração F_{5:6} (2013) e F_{5:7} (2014), os resultados sugerem que as condições ambientais interferiram na expressão do caráter nuda na população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1'. Entretanto, fatores genéticos como a heterozigose residual presente no genitor UFRGS 006013-1 e fatores epigenéticos também devem estar envolvidos na expressão do caráter nuda em aveia.

4.3.2 População URS Taura x UFRGS 017004-2

Para as linhagens derivadas do cruzamento 'URS Taura x UFRGS 017004-2' avaliadas na geração $F_{5:6}$, 14 linhagens (7,33%) produziram o fenótipo 100% dos grãos sem casca (nuda), 29 linhagens (15,18%) apresentaram o fenótipo parcialmente nuda, 57 linhagens (29,84%) apresentaram o fenótipo parcialmente casca e 91 linhagens (47,64%) apresentaram o fenótipo 100% dos grãos com casca. A partir dos resultados observados, a hipótese genética de cinco genes envolvidos no controle do caráter nuda nesta população foi testada. A proporção fenotípica esperada para o modelo com cinco genes em gerações avançadas de autofecundação é de $3/32 : 5/32 : 8/32 : 16/32$, ou simplesmente, três linhagem nuda : cinco linhagens parcialmente nuda : oito linhagens parcialmente com casca : 16 linhagens com casca. O valor calculado do teste de Qui-quadrado foi de 2,88 ($p= 0,410$), indicando que a hipótese genética de cinco genes controlando este caráter na população 'URS Taura x UFRGS 017004-2' não pode ser rejeitada (Tabela 9).

Na geração seguinte ($F_{5:7}$), 17 linhagens (8,90%) apresentaram o fenótipo 100% dos grãos sem casca (nuda), 25 linhagens (13,09%) apresentaram o fenótipo parcialmente nuda, 52 linhagens (27,23%) apresentaram o fenótipo parcialmente com casca e 97 linhagens (50,79%) apresentaram o fenótipo 100% dos grãos com casca. A partir dos resultados observados, a hipótese que pressupõe o modelo genético de cinco genes envolvidos no controle do caráter nuda em aveia foi testada. O valor calculado do teste de Qui-quadrado foi de 1,23 ($p = 0,745$), confirmando a hipótese genética de cinco genes controlando o caráter nuda na população 'URS Taura x UFRGS 017004-2' (Tabela 10).

TABELA 9. Teste de ajustamento das frequências fenotípicas observadas e esperadas para o carácter nuda na população 'URS Taura x UFRGS 017004-2', avaliada na geração F_{5:6} (2013).

Geração F _{5:7} (2014)					
Fenótipo	Genótipo	F _{obs} [†]	F _{esp} [§]	χ^2	p*
Nuda	<i>N1N1 N2N2 N3N3 N4N4 N5N5</i>	14	17,91	0,85	
	<i>N1N1 N2N2 N3N3 N4N4 n5n5</i>				
	<i>N1N1 N2N2 N3N3 n4n4 N5N5</i>				
Parcialmente nuda	<i>N1N1 N2N2 N3N3 n4n4 n5n5</i>	29	29,84	0,02	
	<i>N1N1 N2N2 n3n3 N4N4 N5N5</i>				
	<i>N1N1 N2N2 n3n3 N4N4 n5n5</i>				
	<i>N1N1 N2N2 n3n3 n4n4 N5N5</i>				
	<i>N1N1 N2N2 n3n3 n4n4 n5n5</i>				
Parcialmente casca	<i>N1N1 n2n2 N3N3 N4N4 N5N5</i>	57	47,75	1,79	
	<i>N1N1 n2n2 N3N3 N4N4 n5n5</i>				
	<i>N1N1 n2n2 N3N3 n4n4 N5N5</i>				
	<i>N1N1 n2n2 N3N3 n4n4 n5n5</i>				
	<i>N1N1 n2n2 n3n3 N4N4 N5N5</i>				
	<i>N1N1 n2n2 n3n3 N4N4 n5n5</i>				
	<i>N1N1 n2n2 n3n3 n4n4 N5N5</i>				
	<i>N1N1 n2n2 n3n3 n4n4 n5n5</i>				
Casca	<i>n1n1 N2N2 N3N3 N4N4 N5N5</i>	91	95,5	0,21	
	<i>n1n1 N2N2 N3N3 N4N4 n5n5</i>				
	<i>n1n1 N2N2 N3N3 n4n4 N5N5</i>				
	<i>n1n1 N2N2 N3N3 n4n4 n5n5</i>				
	<i>n1n1 N2N2 n3n3 N4N4 N5N5</i>				
	<i>n1n1 N2N2 n3n3 N4N4 n5n5</i>				
	<i>n1n1 N2N2 n3n3 n4n4 N5N5</i>				
	<i>n1n1 N2N2 n3n3 n4n4 n5n5</i>				
	<i>n1n1 n2n2 N3N3 N4N4 N5N5</i>				
	<i>n1n1 n2n2 N3N3 N4N4 n5n5</i>				
	<i>n1n1 n2n2 N3N3 n4n4 N5N5</i>				
	<i>n1n1 n2n2 N3N3 n4n4 n5n5</i>				
	<i>n1n1 n2n2 n3n3 N4N4 N5N5</i>				
	<i>n1n1 n2n2 n3n3 N4N4 n5n5</i>				
	<i>n1n1 n2n2 n3n3 n4n4 N5N5</i>				
	<i>n1n1 n2n2 n3n3 n4n4 n5n5</i>				
Total		191	191	2,88	0,410

[†]F_{obs} = frequência observada de linhagens em cada classe fenotípica; [§]F_{esp} = frequência esperada de linhagens em cada classe fenotípica, de acordo com o modelo de cinco genes; p* = probabilidade para o valor calculado do teste de Qui-quadrado, considerando quatro graus de liberdade.

TABELA 10. Teste de ajustamento das frequências fenotípicas observadas e esperadas para o caráter nuda na população 'URS Taura x UFRGS 017004-2', avaliada na geração F_{5:7} (2014).

Geração F _{5:7} (2014)						
Fenótipo	Genótipo	F _{obs} [†]	F _{esp} [§]	χ^2	<i>p</i> *	
Nuda	<i>N1N1 N2N2 N3N3 N4N4 N5N5</i>	17	17,91	0,05		
	<i>N1N1 N2N2 N3N3 N4N4 n5n5</i>					
	<i>N1N1 N2N2 N3N3 n4n4 N5N5</i>					
Parcialmente nuda	<i>N1N1 N2N2 N3N3 n4n4 n5n5</i>	25	29,84	0,79		
	<i>N1N1 N2N2 n3n3 N4N4 N5N5</i>					
	<i>N1N1 N2N2 n3n3 N4N4 n5n5</i>					
	<i>N1N1 N2N2 n3n3 n4n4 N5N5</i>					
	<i>N1N1 N2N2 n3n3 n4n4 n5n5</i>					
Parcialmente casca	<i>N1N1 n2n2 N3N3 N4N4 N5N5</i>	52	47,75	0,38		
	<i>N1N1 n2n2 N3N3 N4N4 n5n5</i>					
	<i>N1N1 n2n2 N3N3 n4n4 N5N5</i>					
	<i>N1N1 n2n2 N3N3 n4n4 n5n5</i>					
	<i>N1N1 n2n2 n3n3 N4N4 N5N5</i>					
	<i>N1N1 n2n2 n3n3 N4N4 n5n5</i>					
	<i>N1N1 n2n2 n3n3 n4n4 N5N5</i>					
	<i>N1N1 n2n2 n3n3 n4n4 n5n5</i>					
Casca	<i>n1n1 N2N2 N3N3 N4N4 N5N5</i>	97	95,5	0,02		
	<i>n1n1 N2N2 N3N3 N4N4 n5n5</i>					
	<i>n1n1 N2N2 N3N3 n4n4 N5N5</i>					
	<i>n1n1 N2N2 N3N3 n4n4 n5n5</i>					
	<i>n1n1 N2N2 n3n3 N4N4 N5N5</i>					
	<i>n1n1 N2N2 n3n3 N4N4 n5n5</i>					
	<i>n1n1 N2N2 n3n3 n4n4 N5N5</i>					
	<i>n1n1 N2N2 n3n3 n4n4 n5n5</i>					
	<i>n1n1 n2n2 N3N3 N4N4 N5N5</i>					
	<i>n1n1 n2n2 N3N3 N4N4 n5n5</i>					
	<i>n1n1 n2n2 N3N3 n4n4 N5N5</i>					
	<i>n1n1 n2n2 N3N3 n4n4 n5n5</i>					
	<i>n1n1 n2n2 n3n3 N4N4 N5N5</i>					
	<i>n1n1 n2n2 n3n3 N4N4 n5n5</i>					
	<i>n1n1 n2n2 n3n3 n4n4 N5N5</i>					
<i>n1n1 n2n2 n3n3 n4n4 n5n5</i>						
Total		191	191	1,23	0,745	

[†]F_{obs} = frequência observada de linhagens em cada classe fenotípica; [§]F_{esp} = frequência esperada de linhagens em cada classe fenotípica, de acordo com o modelo de cinco genes; *p** = probabilidade para o valor calculado do teste de Qui-quadrado, considerando quatro graus de liberdade.

Em todas as classes fenotípicas, maiores desvios entre frequências observadas e esperadas ocorreram na geração F_{5:6}. Para as classes nuda e parcialmente nuda, obteve-se um número inferior de linhagens daquele esperado

pelo modelo genético. Para a classe parcialmente casca, um número superior de linhagens daquele esperado pelo modelo genético foi observado, enquanto para a classe 100% dos grãos com casca, obteve-se um número inferior de linhagens daquele esperado pelo modelo genético (Tabela 9). Na geração $F_{5:7}$, o número de linhagens nas classes fenotípicas nuda e casca aumentou de 14 para 17 e de 91 para 97, respectivamente. Menores desvios entre frequências observadas e esperadas foram obtidos nesta geração. Para a classe nuda, obteve-se um número inferior de linhagens daquele esperado pelo modelo genético, enquanto que para a classe parcialmente nuda, obteve-se um número superior ao esperado. Para as classes fenotípicas parcialmente casca e casca, um número superior de linhagens daquele esperado pelo modelo genético foi observado (Tabela 10).

Apesar dos desvios obtidos entre as frequências observadas e esperadas, o modelo genético de cinco genes controlando o caráter nuda ajustou-se nas duas gerações avaliadas. Da mesma forma que foi observado na população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1', fatores ambientais, genéticos e epigenéticos podem estar relacionados às variações fenotípicas observadas entre as gerações. No entanto, a amplitude de variação entre as gerações foi menor na população 'URS Taura x UFRGS 017004-2', quando comparada com a população UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1.

4.4 Herdabilidade do caráter nuda em aveia

4.4.1 População UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1

Com base na análise de variância das linhagens recombinantes avaliadas nas gerações $F_{5:6}$ e $F_{5:7}$, o coeficiente de herdabilidade no sentido amplo foi estimado. A variação fenotípica observada pode ser atribuída a diferenças genéticas entre linhagens (componentes herdáveis) e a diferenças ambientais

(componentes não herdáveis). A variância fenotípica calculada foi de 1340,79, a qual é composta pela variância genotípica (888,21) e a pela variância ambiental (452,58). Desta forma, o coeficiente de herdabilidade estimado para o caráter nuda na população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1' foi de 0,66 (Tabela 11).

TABELA 11. Análise de variância, partição da variação fenotípica total em componentes da variação genética e variação ambiental e estimativa do coeficiente de herdabilidade no sentido amplo para o caráter nuda na população UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1.

Causas de variação	GL	Soma de quadrados	Quadrado médio	E(QM)
Ano	1	2194,02	2194,02**	
Rep(Ano)	1	350,14	350,147	
Linhagem	143	2012080	14070,49**	$\sigma^2_d+n\cdot\sigma^2_e+r\cdot n\cdot\sigma^2_p$
Ano*Linhagem	143	135321,10	946,30**	$\sigma^2_d+n\cdot\sigma^2_e+r\cdot n\cdot\sigma^2_p$
Linhagem*Rep(Ano)	143	198828,60	1390,41**	$\sigma^2_d+n\cdot\sigma^2_e$
Erro	1581	221308,60	139,98	σ^2_d
CV %			42,88	
Variável	σ^2_e	σ^2_g	σ^2_p	h^2_a
Grãos sem casca	452,58	888,21	1340,79	0,66

**Significativo a 1% de probabilidade de erro pelo teste F; E(QM) = esperança do quadrado médio; σ^2_g = variância genética; σ^2_e = variância ambiental; σ^2_d = variância dentro da parcela; σ^2_p = variância ambiental h^2_a = estimativa do coeficiente de herdabilidade no sentido amplo.

4.4.2 População URS Taura x UFRGS 017004-2

Na análise de variância realizada nas gerações F_{5:6} e F_{5:7} para as linhagens da população 'URS Taura x UFRGS 017004-2', diferenças significativas entre as linhagens foram detectadas. Com base nesta análise, o coeficiente de herdabilidade no sentido amplo foi estimado. A variância fenotípica calculada foi de 1557,15, a qual é composta pela variância genotípica (1296,93) e a pela variância ambiental (260,22). O coeficiente de herdabilidade estimado para o caráter nuda na população 'URS Taura x UFRGS 017004-2' foi de 0,83 (Tabela 12).

TABELA 12. Análise de variância, partição da variação fenotípica total em componentes da variação genética e variação ambiental e estimativa do coeficiente de herdabilidade no sentido amplo para o caráter nuda na população URS Taura x UFRGS 017004-2.

Causas de variação	GL	Soma de quadrados	Quadrado médio	E(QM)
Ano	1	232,29	232,29	
Rep(Ano)	1	368,50	368,50	
Linhagem	190	3554293	18706,81**	$\sigma^2_d+n\cdot\sigma^2_e+r\cdot n\cdot\sigma^2_p$
Ano*Linhagem	190	78196,80	411,56**	$\sigma^2_d+n\cdot\sigma^2_e+r\cdot n\cdot\sigma^2_p$
Linhagem*Rep(Ano)	190	157727,63	830,14**	$\sigma^2_d+n\cdot\sigma^2_e$
Erro	2050	142694,60	69,60	σ^2_d
CV %			35,93	
Variável	σ^2_e	σ^2_g	σ^2_p	h^2_a
Grãos sem casca	260,22	1296,93	1557,15	0,83

**Significativo a 1% de probabilidade de erro pelo teste F; E(QM) = esperança do quadrado médio; σ^2_g = variância genética; σ^2_e = variância ambiental; σ^2_d = variância dentro da parcela; σ^2_p = variância ambiental h^2_a = estimativa do coeficiente de herdabilidade no sentido amplo.

O coeficiente de herdabilidade para o caráter nuda variou entre as populações genéticas avaliadas, com estimativa de 0,66 para a população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1' e 0,83 para a população 'URS Taura x UFRGS 017004-2'. Assim como a estimativa da herdabilidade, as variâncias fenotípica, genotípica e ambiental oscilaram entre as populações avaliadas. Valores superiores de variância fenotípica e genotípica foram detectados na população 'URS Taura x UFRGS 017004-2'. Enquanto, a maior variância ambiental foi detectada na população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1', sendo que esta população possuiu o genitor UFRGS 006013-1, o qual apresenta expressividade variável para o caráter nuda.

4.5 Análise molecular do caráter nuda em aveia

4.5.1 Desenvolvimento do mapa genético de ligação

A partir de marcadores moleculares SNP polimórficos entre os genitores, um mapa genético de ligação foi construído para cada população de mapeamento molecular. Para a população de mapeamento 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1' foram identificados 939 SNP polimórficos entre os genitores. Destes marcadores, 738 foram agrupados em 52 grupos de ligação (Figura 5). Os demais marcadores polimórficos não apresentaram ligação genética a nenhum dos grupos formados. A ausência de ligação destes marcadores está associada a exclusão dos mesmos durante a análise, devido à distorção de segregação Mendeliana.

O número de marcadores moleculares em cada grupo de ligação variou de dois, nos grupos de ligação 46 a 52, até 58 no grupo de ligação 1. A distância genética de cada grupo de ligação variou de 1,7 cM no grupo de ligação 46 até 136,2 cM no grupo de ligação 3 (Figura 5). O mapa genético de ligação completo para a população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1' cobriu uma distância genética total de 1699,04 cM. Desta forma, aproximadamente 84,95% e 89,89% do genoma total da aveia foi representado neste mapa, com base no mapa consenso desenvolvido por Oliver *et al.* (2013) e por Wight *et al.* (2003), respectivamente. Os maiores grupos de ligação formados foram: 1, 2, 4, 5, 6, os quais juntos representaram uma região genômica de 506,11 cM e corresponderam a 29,79% do mapa genético desenvolvido (Figura 5).

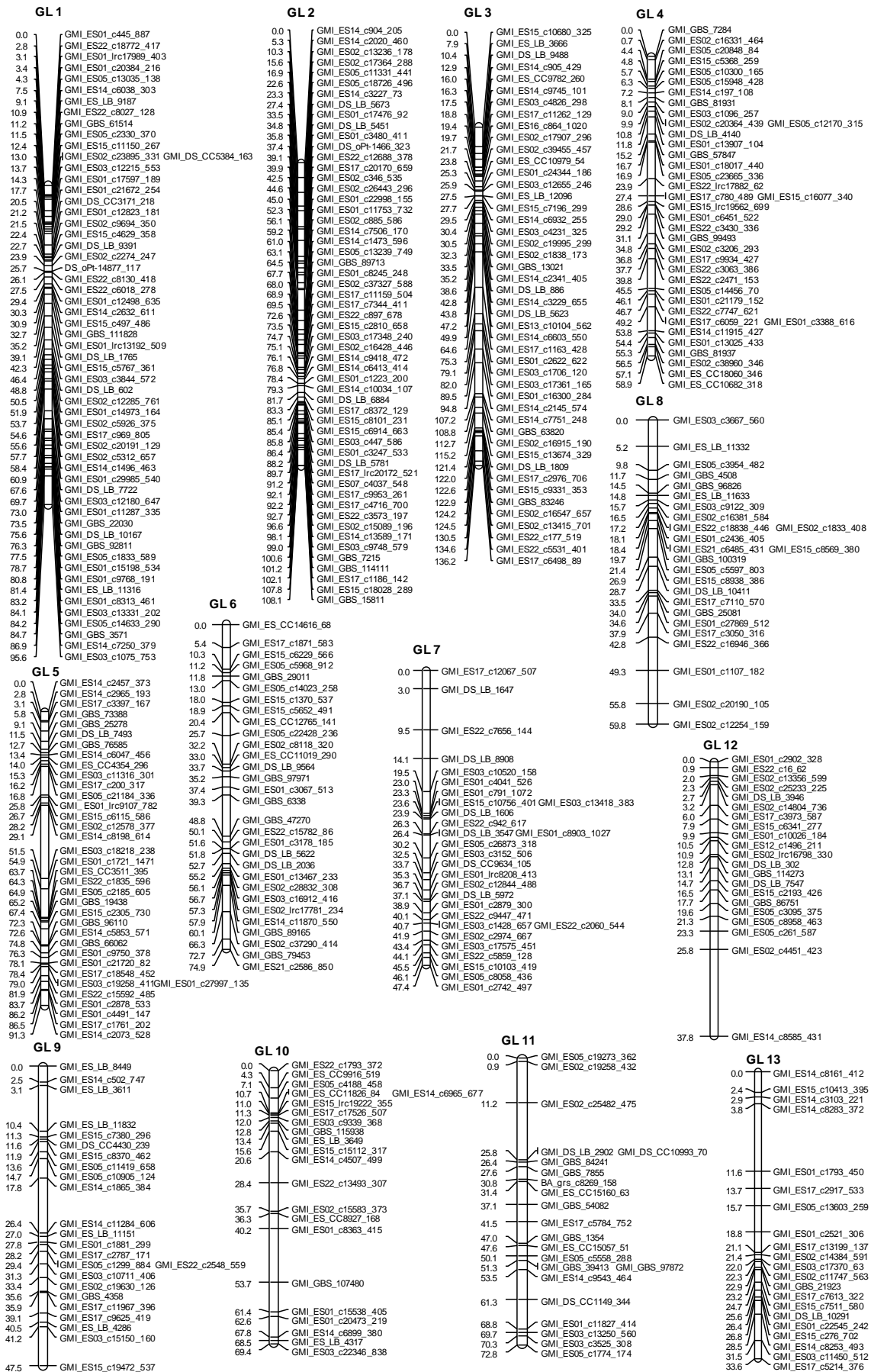
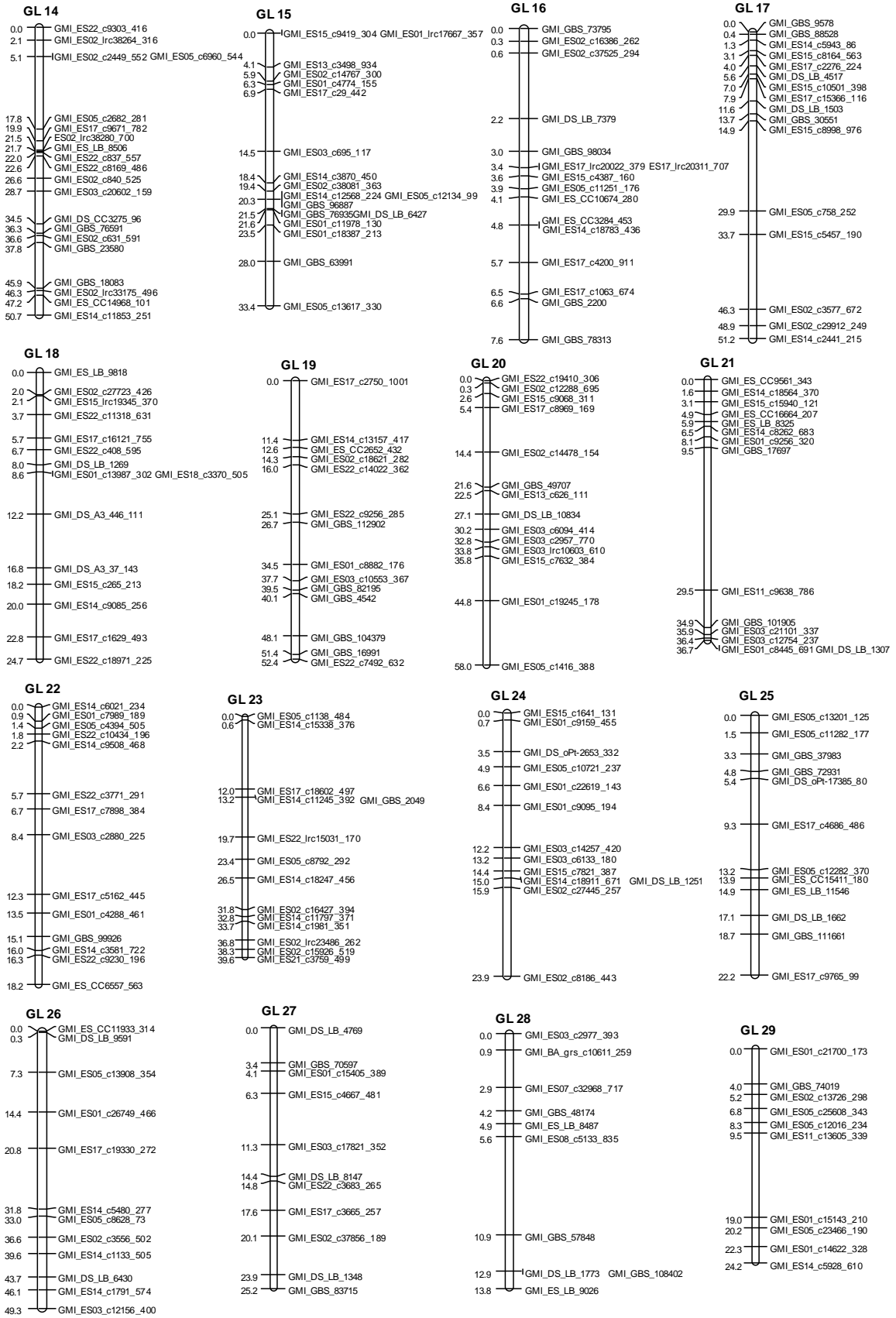
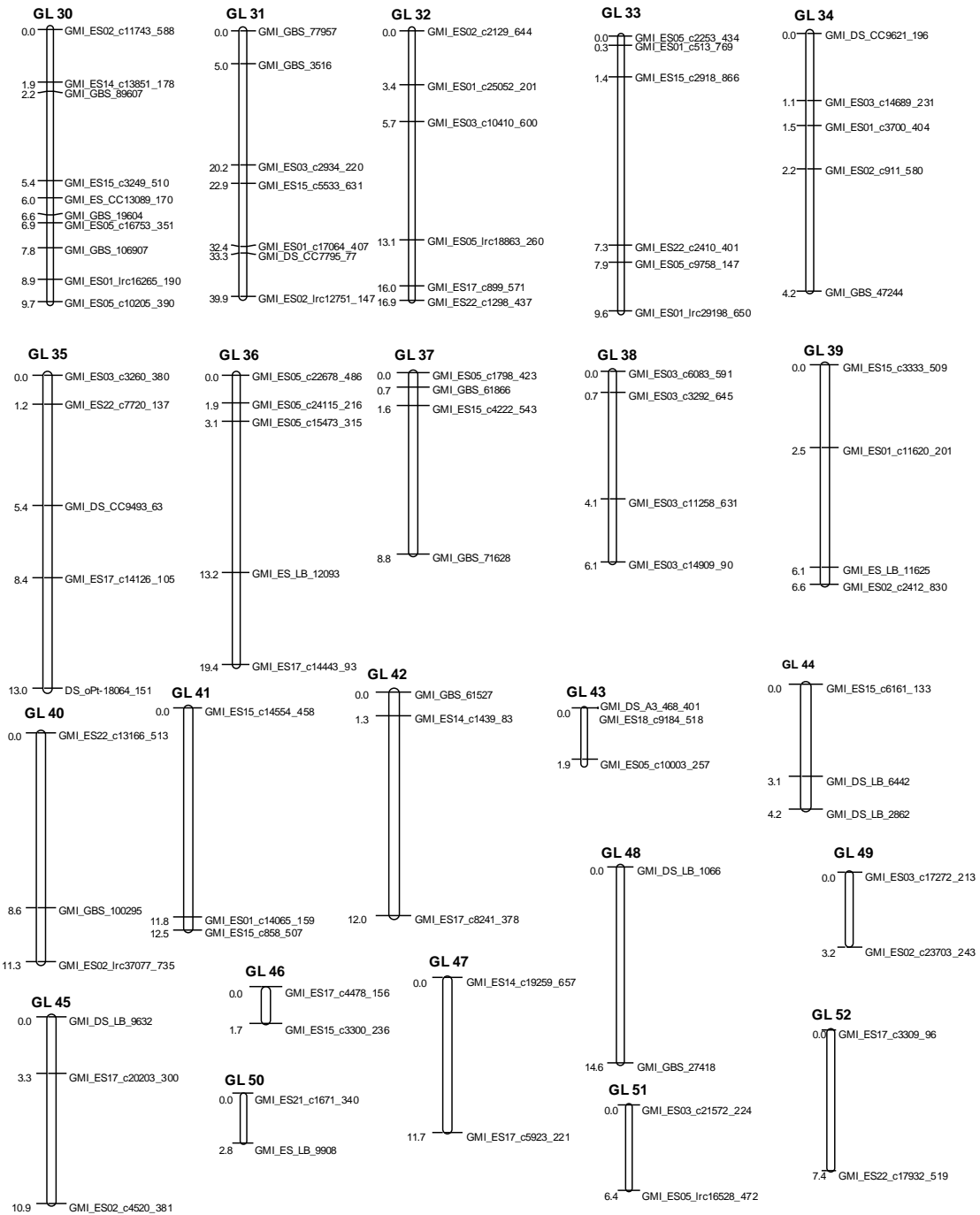


FIGURA 5. Mapa genético de ligação desenvolvido com base em marcadores SNP para a população de mapeamento 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1'.



continuação FIGURA 5. Mapa genético de ligação desenvolvido com base em marcadores SNP para a população de mapeamento 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1'.



continuação FIGURA 5. Mapa genético de ligação desenvolvido com base em marcadores SNP para a população de mapeamento 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1'.

Para a população de mapeamento molecular 'URS Taura x UFRGS 017004-2', 904 marcadores SNP polimórficos foram identificados entre os genitores. Destes marcadores, 588 foram agrupados em 49 grupos de ligação. Os demais marcadores não apresentaram ligação genética a nenhum grupo ou não foram considerados no desenvolvimento do mapa de ligação em função da distorção de segregação Mendeliana.

O número de marcadores moleculares em cada grupo de ligação variou de 2 nos grupos de ligação 42, 44, 45, 46, 47, 48, 49 até 48 marcadores no grupo de ligação 1. A distância genética de cada grupo de ligação variou de 0,4 cM no grupo de ligação 49 até 126,6 cM no grupo de ligação 3 (Figura 6). O mapa genético de ligação completo para a população 'URS Taura x UFRGS 017004-2' cobriu uma distância genética total de 1450,48 cM. O mapa genético apresentou uma cobertura aproximada de 72,52% e 76,75% em comparação ao mapa consenso desenvolvido por Oliver *et al.* (2013) e por Wight *et al.* (2003), respectivamente. Os maiores grupos de ligação formados foram: 1, 2, 3, 4, 5, os quais cobriram uma região genômica de 496,16 cM e corresponderam a 34,20% do mapa genético.

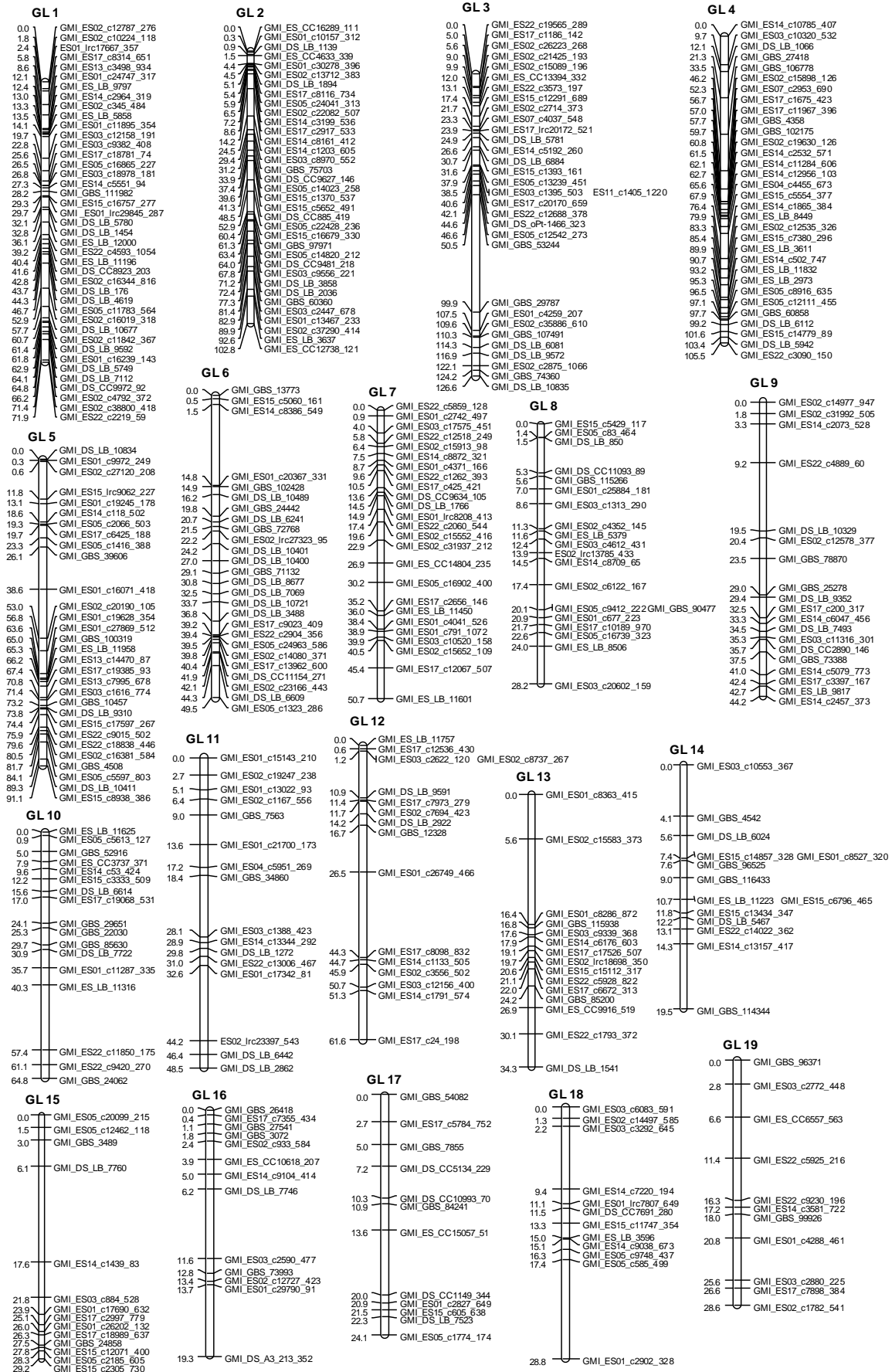
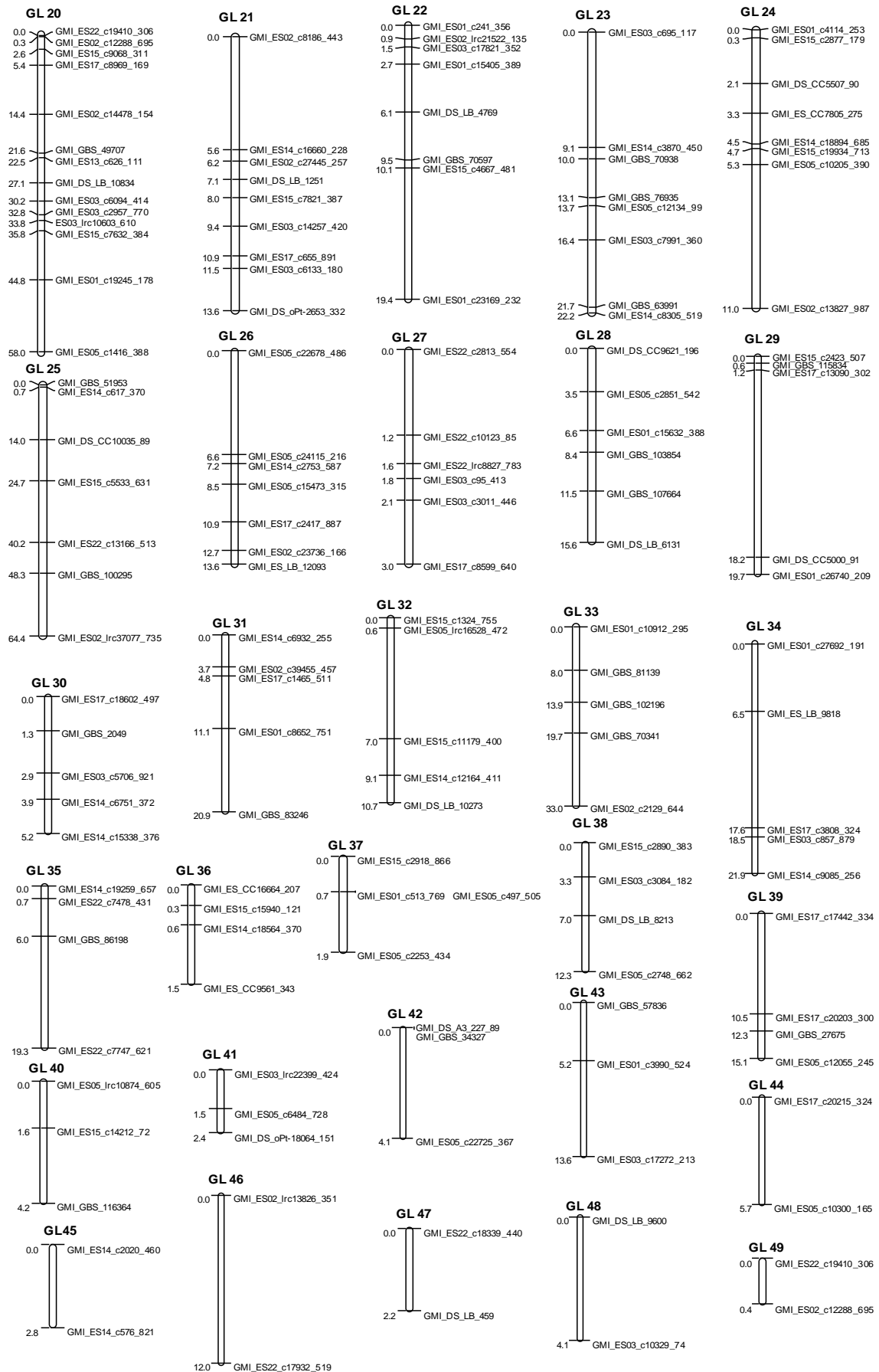


FIGURA 6. Mapa genético de ligação desenvolvido com base em marcadores SNP para a população de mapeamento molecular 'URS Taura x UFRGS 017004-2'.



continuação FIGURA 6. Mapa genético de ligação baseado em marcadores SNP para a população de linhagens recombinantes derivadas do cruzamento 'URS Taura x UFRGS 017004-2'.

A partir dos mapas genéticos de ligação, variação quanto ao número de marcadores moleculares e a distância genética coberta pelos mapas foram identificadas entre as populações de mapeamento. No mapa genético desenvolvido para a população de mapeamento 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1', um número superior de marcadores foi agrupado, cerca de 150 a mais, em comparação ao número de marcadores na população 'URS Taura x UFRGS 017004-2'. Da mesma forma, o mapa genético de ligação da população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1' permitiu uma maior cobertura do genoma, sendo 248,56 cM superior em comparação com o mapa genético de ligação da população de mapeamento 'URS Taura x UFRGS 017004-2'.

4.5.2 Ancoragem dos grupos de ligação no mapa consenso de aveia

Após o desenvolvimento do mapa genético de ligação para cada população de mapeamento, a localização cromossômica de cada grupo de ligação foi realizada, com base nos 21 cromossomos do mapa genético de ligação consenso da aveia (Tinker *et al.*, 2014). Os resultados da ancoragem dos grupos de ligação para as populações 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1' e 'URS Taura x UFRGS 017004-2' estão apresentados na Tabela 13. A partir da ancoragem dos grupos de ligação no mapa consenso da aveia, uma elevada correspondência dos marcadores de cada grupo de ligação com os marcadores do respectivo cromossomo foi detectada. A única exceção observada foi para o grupo de ligação 1 da população 'URS Taura x UFRGS 017004-2', o qual possui marcadores localizados em dois cromossomos, sendo 13 marcadores no cromossomo 14D, 17 no cromossomo 8A e 12 marcadores ainda não possuem localização conhecida no mapa consenso da aveia. Este resultado se manteve quando alterados os parâmetros (*LOD*) para o desenvolvimento do mapa.

TABELA 13. Ancoragem dos grupos de ligação obtidos do mapa genético para as populações 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1' e 'URS Taura x UFRGS 017004-2', com os 21 cromossomos do mapa consenso da aveia.

Cromossomo	Grupos de ligação	
	UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1	URS Taura x UFRGS 017004-2
1C	6, 13	2, 43
2C	16, 32	33
3C	11, 45	6, 17
4C	28, 44	16, 39
5C	2, 49	3, 7, 45
6C	10, 31, 33, 40, 41	25, 30, 37
7C-17A	19, 25, 50, 51	14, 20, 29
8A	23	1
9D	1, 7, 39	10, 27, 47
10D-F-1	29	11
10D-F-2	34	28
11A	10	13, 32
12D	26, 35	12, 41
13A	12, 18, 38	18, 34, 42
14D	5, 15, 42	1, 9, 15, 23
15A	21, 22, 36	19, 26, 36
16A	4, 9, 37	4, 44
17A-7C	17	-
18D	3	31
19A	8, 14, 20	5, 8
20D	24, 30	21, 24, 38
21D	27, 43	22
NA*	46, 47, 48, 52	35, 40, 46, 48, 49

NA* = Grupos de ligação não ancorados aos cromossomos, de acordo com o mapa consenso.

4.5.3 Análise de QTL

Por meio do mapeamento por intervalo simples (SIM), com base em modelos lineares aditivos, QTL associados com o caráter nuda em aveia foram detectados nas duas populações de mapeamento. Na população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1' um QTL maior associado ao caráter nuda foi identificado. Este

QTL está ligado aos marcadores GMI_ES14_c19259_657 e GMI_ES17_c5923_221, os quais foram mapeados no grupo de ligação 47 a uma distância de 11,7 cM entre si. No entanto, estes marcadores não apresentaram ligação a nenhum outro marcador. O QTL identificado foi significativo nas duas gerações avaliadas, explicando 62,10% e 64,83% da variação fenotípica observada entre as linhagens nas gerações F_{5:6} e F_{5:7}, respectivamente. Na média das gerações (F_{5:6} e F_{5:7}), o QTL explicou 64,50% da variação fenotípica observada (Tabela 14).

TABELA 14. Resumo da análise de QTL para o caráter nuda na população de mapeamento UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1.

Marcador	Grupo de ligação	Distancia cM	Efeito médio	Variação Fenotípica (%)
Geração F_{5:6} (2013)				
GMI_ES14_c19259_657	47	0,0	13,27*	50,2
Pico do QTL	47	5,0	18,05*	62,10
GMI_ES17_c5923_221	47	11,7	15,96*	54,72
Geração F_{5:7} (2014)				
GMI_ES14_c19259_657	47	0,0	14,66*	53,32
Pico do QTL	47	5,0	19,11*	64,83
GMI_ES17_c5923_221	47	11,7	15,68*	55,84
Média das gerações (F_{5:6} e F_{5:7})				
GMI_ES14_c19259_657	47	0,0	14,81*	51,79
Pico do QTL	47	5,0	19,89*	63,50
GMI_ES17_c5923_221	47	11,7	16,83*	55,1

*Significativo a 5% de probabilidade de erro. A taxa de erro tipo I para o mapeamento por intervalo simples foi estabelecida com base em 10.000 permutações ao acaso.

Os marcadores agrupados no grupo de ligação 47 do mapa genético da população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1', ainda não possuem localização cromossômica conhecida no mapa consenso da aveia (Tabela 13).

Estes resultados indicam que os alelos do genitor UFRGS 006013-1 aumentaram o percentual de grãos sem casca em média 63,50%.

Para a população 'URS Taura x UFRGS 017004-2', um QTL maior associado ao caráter nuda foi identificado. Este QTL está ligado aos marcadores GMI_ES14_c19259_657, GMI_ES22_c7478_431 e GMI_GBS_86198, os quais foram mapeados no grupo de ligação 35, abrangendo uma distância genética de 6 cM. O QTL identificado foi significativo nas duas gerações avaliadas, explicando 52,05%, 52,29% e 52,08% da variação fenotípica observada entre as linhagens na geração F_{5:6}, F_{5:7} e na média das gerações, respectivamente (Tabela 15). Os marcadores associados ao QTL na população 'URS Taura x UFRGS 017004-2' apresentaram ligação apenas com o marcador GMI_ES22_c7747_621, o qual está localizado a uma distância de 13,3 cM do marcador GMI_GBS_86198. Os marcadores agrupados no grupo de ligação 35 do mapa genético desta população, ainda não possuem localização cromossômica conhecida no mapa consenso da aveia (Tabela 13). Estes resultados indicam que os alelos do genitor UFRGS 017004-2 para o marcador GMI_ES22_c7478_431 aumentaram o percentual de grãos sem casca em média 52,08%.

O marcador GMI_ES17_c5923_221, que está ligado ao QTL na população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1', foi excluído do desenvolvimento do mapa genético da população 'URS Taura x UFRGS 017004-2' por apresentar distorção de segregação Mendeliana ($\chi^2 = 7,84$). Já os marcadores GMI_ES22_c7478_431 e GMI_GBS_86198 ligados ao QTL na população 'URS Taura x UFRGS 017004-2', não apresentaram polimorfismo entre os genitores 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1'.

TABELA 15. Resumo da análise de QTL para o caráter nuda na população de mapeamento URS Taura x UFRGS 017004-2.

Marcador	Grupo de ligação	Distancia		Efeito médio	Variação Fenotípica (%)
		cM	LOD		
Geração F _{5:6} (2013)					
GMI_ES14_c19259_657	35	0,0	12,72*	-51,68	51,68
GMI_ES22_c7478_431	35	0,7	12,66*	-52,05	52,05
GMI_GBS_86198	35	6,0	7,23*	-45,32	45,32
Geração F _{5:7} (2014)					
GMI_ES14_c19259_657	35	0,0	12,51*	-52,29	52,29
GMI_ES22_c7478_431	35	0,7	12,09*	-52,11	52,11
GMI_GBS_86198	35	6,0	7,95*	-47,94	47,94
Média das gerações (F _{5:6} e F _{5:7})					
GMI_ES14_c19259_657	35	0,0	12,79*	-51,98	51,98
GMI_ES22_c7478_431	35	0,7	12,55*	-52,08	52,08
GMI_GBS_86198	35	6,0	7,66*	-46,63	46,63

*Significativo a 5% de probabilidade. A taxa de erro do tipo I para o mapeamento por intervalo simples foi baseada em 10.000 testes aleatórios de permutação.

A sequência de nucleotídeos do segmento de DNA dos marcadores SNP associados com regiões genômicas candidatas a conter genes que controlam o caráter nuda nas duas populações de mapeamento analisadas está apresentada na Tabela 16. Apenas o marcador 'GMI_ES14_c19259_657' apresentou ligação ao QTL associado ao caráter nuda nas duas populações de mapeamento avaliadas neste estudo. Este marcador possui um segmento de DNA constituído por 121 nucleotídeos e o polimorfismo genético é caracterizado por um SNP na posição 61, envolvendo a substituição de um nucleotídeo timina nos genitores UFRGS 01B7114-1-3 e URS Taura (grãos com casca), por um nucleotídeo citosina nos genitores UFRGS 006013-1 e UFRGS 017004-2 (grãos sem casca) (Tabela 16).

TABELA 16. Sequência de nucleotídeos dos marcadores moleculares ligados a QTL associados com o caráter nuda em aveia.

Marcador	Sequência de nucleotídeos
GMI_ES17_c5923_221	CTCCTTGCTCGCCATCATCATCGGCATGGTTCCCGTGTTC AAGG CTTTCGTGTTTCGAGGC[T/C]GACGCGCCGCTCTCCTTCTTCACC GACAGTCTGGAGATCCTGGCTGCTGCCGTGGTCCCC
GMI_ES22_c7478_431	GGTTCTCCTAAATTGTGTTGAAGAGGCCAATGGTTCCACCAATT GGCCTAATTGTTTCGCC[A/G]ACATGCAGAAGAGGTTCTCAGAAG TTTGGAAGGGCAGGATGCCAAATGGAACATCTTTTCG
GMI_GBS_86198	TGCAGGGAACGTGCTGTACGATGTGGATGAGTCCACGACGTGC CTGGCGTTTGCAGCCACCGA[T/C]
GMI_ES14_c19259_657	ACACTGGTCCACTGGGATCATAAGTTGTATGCAGCTCCATATCT ACACTTGCGAACCGTA[T/C]CTGACGGAGACTGAAGGAGCCAGC ACGGAAATTCTTTGCAGCCACAAGCTTAGCATAAAT

Para as duas populações de mapeamento, apenas um QTL foi identificado. A variação fenotípica explicada pelo QTL foi maior na geração F_{5:7}, em comparação com a geração F_{5:6}, para as duas populações. Ao comparar as populações de mapeamento, a variação fenotípica explicada pelo QTL foi superior na população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1', em comparação com a população 'URS Taura x UFRGS 017004-2', nas duas gerações de autofecundação avaliadas (Tabela 14 e Tabela 15). O QTL identificado neste estudo pode estar associado ao gene principal (*N1*) identificado na análise genética. Este QTL está localizado em regiões cromossômicas homólogas e/ou colineares entre as populações avaliadas. Isto pode ser ilustrado pelo grupo de ligação de ambas as populações em que o QTL foi identificado apresentarem o marcador GMI_ES14_c19259_657 em comum (Figura 7). No entanto, não foi possível identificar a localização cromossômica deste QTL, uma vez que os marcadores moleculares dos grupos de ligação compreendendo o QTL ainda não possuem localização cromossômica conhecida.

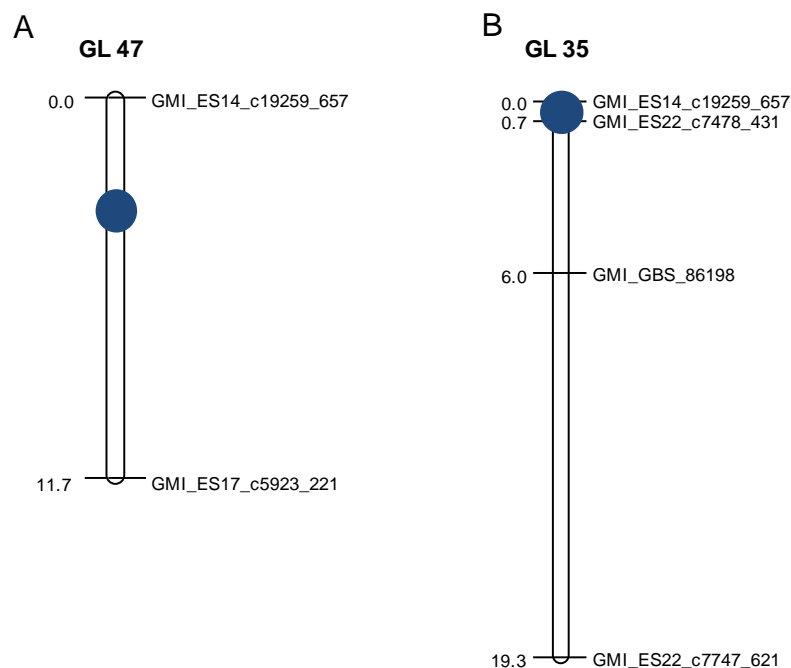


FIGURA 7. Grupos de ligação contendo um QTL de grande efeito associado com o caráter nuda em aveia hexaploide. A) Grupo de ligação 47 derivado da população de mapeamento 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1'. B) Grupo de ligação 35 derivado da população de mapeamento 'URS Taura x UFRGS 017004-2'. Círculos azuis indicam a localização aproximada do QTL.

A sequência de nucleotídeos do segmento de DNA dos marcadores ligados ao QTL foi comparada com sequências de nucleotídeos disponíveis no banco público de dados moleculares GenBank. No entanto, nenhuma das sequências de nucleotídeos dos marcadores ligados ao QTL apresentaram similaridade de sequências de nucleotídeos de genes relacionados ao caráter nuda em outras espécies.

Na população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1', o QTL apresentou ligação aos marcadores GMI_ES14_c19259_657 e GMI_ES17_c5923_221. A sequência de nucleotídeos do marcador GMI_ES17_c5923_221 apresentou similaridade com uma sequência de nucleotídeos de trigo (*Triticum aestivum* L.), com a identificação HG670306.1. A sequência de nucleotídeos de aveia e de trigo apresentaram identidade molecular de 92%. Em trigo, a sequência está localizada

no cromossomo 3B, o qual é constituído por 774 megabases, e possui 5326 genes, 1938 pseudogenes e 85% de elementos transponíveis (Choulet *et al.* 2014).

A sequência de nucleotídeos do marcador GMI_ES14_c19259_657 apresentou similaridade com uma sequência de cevada (*Hordeum vulgare* subsp. *vulgare* L.), com a identificação AK368463.1. A sequência de nucleotídeos de aveia e de cevada apresentaram identidade molecular de 97% (Matsumoto *et al.*, 2011). A sequência de nucleotídeos do marcador GMI_ES14_c19259_657 também apresentou similaridade com uma sequência do gene *LOC100843578* de *Brachypodium distachyon*, com identificação XM_003573110, o qual está localizado no cromossomo 3. A sequência de nucleotídeos de aveia e de *Brachypodium distachyon* apresentaram identidade molecular de 97%. O gene *LOC100843578* codifica uma provável enzima oligopeptidase citosólica A. Além disso, a sequência de nucleotídeos do marcador GMI_ES14_c19259_657 de aveia também apresentou 97% de similaridade com uma sequência de nucleotídeos de *Brachypodium distachyon*, com identificação AK426696 (Mochida *et al.*, 2013).

Na população 'URS Taura x UFRGS 017004-2', o QTL foi flanqueado pelos marcadores GMI_ES14_c19259_657, GMI_GBS_86198 e GMI_ES22_c7478_431. No entanto, as sequências de nucleotídeos dos marcadores GMI_GBS_86198 e GMI_ES22_c7478_431, não apresentaram similaridade com nenhuma sequência disponível no banco de dados do GenBank.

5 DISCUSSÃO

A análise fenotípica demonstrou que os genitores UFRGS 01B7114-1-3 e URS Taura produziram 100% dos grãos com casca nos dois anos de avaliação (Figura 3 e Figura 4). Para os genitores que apresentam o fenótipo grãos sem casca, o genitor UFRGS 006013-1 produziu grãos com casca e sem casca na mesma panícula, nos dois anos avaliados, indicando a sua expressividade variável para o caráter nuda (Figura 3). Por outro lado, o genitor UFRGS 017004-2 exibiu o fenótipo 100% dos grãos sem casca nos dois anos avaliados, indicando a sua expressividade completa e/ou estabilidade fenotípica para o caráter nuda (Figura 4).

A diferença entre os genitores UFRGS 006013-1 e UFRGS 017004-2 quanto à expressão do caráter nuda, permite adereçar aspectos importantes da manifestação fenotípica deste caráter em aveia, entre eles: i) a possibilidade de obtenção de indivíduos com o fenótipo 100% dos grãos sem casca, a partir do cruzamento entre um genitor com o fenótipo 100% dos grãos com casca e um genitor apresentando expressividade variável para o caráter nuda, ii) a possibilidade de obtenção de indivíduos com expressividade variável para o caráter nuda, a partir do cruzamento entre um genitor com o fenótipo 100% dos grãos com casca e um genitor com o fenótipo 100% dos grãos sem casca e, iii) a interferência da expressividade variável presente no genitor UFRGS 006013-1 na expressão fenotípica de linhagens obtidas do cruzamento com este genitor.

Ao avaliar as linhagens obtidas a partir do cruzamento 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1', um grande número de linhagens apresentou expressividade variável para o caráter nuda, sendo classificadas como linhagens parcialmente nuda e parcialmente casca. Linhagens com o fenótipo 100% dos grãos sem casca foram observadas nas duas gerações avaliadas, mesmo com a expressividade variável presente no genitor UFRGS 006013-1 (Figura 3). Estes resultados demonstram a possibilidade de obtenção de linhagens estáveis e/ou fixas para o caráter nuda, a partir de genitores com expressividade variável, devido à complementariedade de genes dispersos entre os genitores.

Na população 'URS Taura x UFRGS 017004-2', da mesma forma que descrito para a população anterior, um grande número de linhagens apresentou expressividade variável para o caráter nuda. É importante ressaltar que nesta população, os genitores não variaram para o caráter nuda (Figura 4). Ao comparar a proporção de linhagens que exibiu expressividade variável entre as populações avaliadas, esta foi superior na população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1'. Estes resultados sugerem que a expressividade variável deve ser controlada em algum grau por fatores genéticos. No entanto, a presença de linhagens com expressividade variável na população 'URS Taura x UFRGS 017004-2', indica que além dos fatores genéticos, fatores ambientais também devem atuar na expressão do caráter nuda em aveia.

Na geração $F_{5:7}$, avaliada no ano de 2014, um aumento no percentual de grãos sem casca foi observado no genitor UFRGS 006013-1 e nas linhagens da população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1', em comparação à geração $F_{5:6}$ avaliada no ano de 2013. O aumento no percentual de grãos sem casca pode estar associado à maior temperatura média diária observada em 2014 (Figura 2). Resultados similares associando a produção de grãos sem casca com

a elevação da temperatura já foram reportados na literatura científica (Boland & Lawes, 1973; Lawes & Boland, 1974; Kirkkari *et al.*, 2004; Brenner, 2007; Lanoie *et al.*, 2010; Pellizzaro, 2014).

Dos trabalhos citados acima, apenas Lanoie *et al.* (2010) quantificaram o efeito da temperatura no percentual de grãos sem casca no Canadá, em condições de campo e em diferentes anos, da mesma forma que avaliado no presente estudo no Brasil. Ao comparar os dois estudos, a diferença na temperatura média entre os anos avaliados foi maior nas condições brasileiras de cultivo. Nestas condições, um maior percentual de grãos sem casca foi obtido entre as linhagens da população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1', em comparação aos genótipos avaliados no Canadá. Por outro lado, não houve diferença significativa no percentual de grãos sem casca entre os anos avaliados para as linhagens da população 'URS Taura x UFRGS 017004-2'. Estes resultados demonstraram claramente que a temperatura exerce um papel importante na expressão do caráter nuda em aveia. No entanto, a magnitude com que este fator ambiental influencia o caráter, depende da constituição genética dos indivíduos avaliados.

A hipótese de que a temperatura exerce influência no percentual de grãos sem casca, porém de maneira variável entre indivíduos que possuem constituição genética diferenciada, também foi descrita por Lawes & Boland (1974). Ao avaliar oito cultivares de aveia nuda quando cultivadas em diferentes temperaturas (15, 20 e 25°C), apenas a cultivar Cc 6301 NOS Nackthafer produziu 100% dos grãos sem casca nas três condições de temperatura. As demais cultivares apresentaram redução de 1 a 36,8% no percentual de grãos sem casca, quando cultivadas na temperatura de 15°C (Lawes & Boland, 1974).

Para um maior entendimento da influência da temperatura na expressão do caráter nuda em aveia, estudos complementares devem ser conduzidos. Entre

estes, linhagens com níveis variáveis de produção de grãos sem casca, deveriam ser avaliadas em condições ambientais rigorosamente controladas. As linhagens poderiam ser expostas a diferentes condições ambientais de cultivo, como: i) diferentes temperaturas durante todo o ciclo de crescimento das plantas, ii) diferentes temperaturas em diferentes estádios de desenvolvimento das estruturas florais e, iii) diferentes condições de temperatura associadas com alterações no fotoperíodo e intensidade luminosa em diferentes estádios de desenvolvimento das estruturas florais.

Além da influência da temperatura na expressão do caráter nuda nas duas gerações avaliadas, a proporção de linhagens com locos gênicos em heterozigose para o caráter nuda interferiu na produção de grãos sem casca. Ao comparar as gerações $F_{5:6}$ e $F_{5:7}$, um maior número de linhagens estáveis/fixas expressando os fenótipos 100% dos grãos com casca e 100% dos grãos sem casca foi observado na geração $F_{5:7}$, para as duas populações avaliadas (Tabela 8, Tabela 9 e Tabela 10). Estes resultados demonstraram uma relação positiva entre o número de linhagens fixas para o caráter nuda e a geração de autofecundação avaliada. Embora, o presente estudo não avaliou as linhagens além da geração $F_{5:7}$, é provável que o número de linhagens exibindo o fenótipo 100% dos grãos sem casca aumente em uma proporção maior do que a proporção teórica esperada para a geração $F_{5:8}$ e gerações sucessivas, devido à heterozigose residual.

Recentemente, a expressividade variável do caráter nuda em diferentes espécies de gramíneas tem sido atribuída à regulação epigenética, via pequenas moléculas de RNA não codificantes, denominadas microRNAs ou RNAs de interferência (Zhu *et al.*, 2009; Sormacheva *et al.*, 2015). Em arroz, o aumento na expressão do *miR172* foi associado com anomalias no desenvolvimento do sistema reprodutivo, produzindo pálea e lema retorcidas, alongadas e degeneradas,

ocasionando a produção de grãos sem casca nesta espécie (Zhu *et al.*, 2009). De maneira similar, estudos recentes demonstraram que o RNA mensageiro maduro do gene Q, responsável pela característica grãos sem casca em trigo apresenta um sítio de ligação do *miR172* (Sormacheva *et al.*, 2015).

O *miR172* é responsável pela regulação pós-transcricional de genes envolvidos no modelo ABCDE de desenvolvimento floral. Grande parte dos genes do modelo ABCDE codifica fatores de transcrição do tipo MADS-box. Estes fatores de transcrição atuam como reguladores da identidade dos meristemas reprodutivos e dos órgãos florais em um grande número de espécies. Pesquisas recentes demonstraram que estes fatores de transcrição participam na morfogênese de quase todos os órgãos e durante todo o ciclo das plantas, incluindo a gametogênese e o desenvolvimento da semente (Smaczniak *et al.*, 2012).

Considerando a regulação de genes envolvidos no controle do caráter nuda pelos microRNAs, é provável que a variação do percentual de grãos sem casca observada entre as linhagens e gerações avaliadas neste trabalho, pode estar associada com a regulação epigenética, via microRNAs. Neste contexto, o *miR172* poderia regular a expressão do gene *N1*. Para confirmar a atuação do *miR172* na regulação deste caráter em aveia, análises de expressão deste gene durante o período de desenvolvimento da casca, sob diferentes condições de temperatura, devem ser realizados no futuro.

Além da variação na expressão do caráter nuda entre os anos avaliados, diferenças na expressividade deste caráter entre os terços da panícula também foram observadas. Nas duas gerações avaliadas, o genitor UFRGS 006013-1 apresentou maior percentual de grãos sem casca no terço superior da panícula, em relação aos demais terços (Tabela 4). De maneira similar, linhagens obtidas do cruzamento 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1' apresentaram maior

percentual de grãos sem casca no terço superior e menor percentual no terço inferior da panícula. Por outro lado, não houve diferença significativa entre os terços da panícula (Tabela 4).

Nas linhagens da população 'URS Taura x UFRGS 017004-2', o percentual de grãos sem casca também foi maior no terço superior da panícula. Da mesma forma que para a população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1', não houve diferença significativa entre os terços avaliados. Nesta população não foi observada grande amplitude de variação no percentual de grãos sem casca entre os terços avaliados, quando comparado com a população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1'. A maior amplitude de variação observada na população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1', pode ter sido ocasionada pela constituição genética do genitor UFRGS 006013-1. Este genitor apresentou grande variação no percentual de grãos sem casca entre os terços avaliados nos dois anos de avaliação (Tabela 4). Os resultados sugerem que mecanismos genéticos e/ou epigenéticos estão associados à expressão diferenciada do caráter nuda entre os terços da panícula.

Resultados similares aos descritos acima foram observados por diversos autores, os quais constataram maior ocorrência de grãos sem casca no terço superior, em comparação aos terços médio e inferior da panícula em aveia (Brenner, 2007; Pellizzaro 2014; Valentini *et al.*, 2014). O menor percentual de grãos sem casca no terço inferior da panícula pode estar associado ao período de formação da estrutura floral. Espiguetas do terço inferior são formadas por último e, portanto, possuem um menor potencial de desenvolvimento quando comparadas ao restante da panícula (Rajala & Peltonen-Sainio, 2004).

Como as estruturas florais entre os terços são formadas em momentos diferentes do desenvolvimento da panícula, alterações nas condições ambientais

também podem influenciar na formação de grãos sem casca entre os terços da panícula (Bonnett, 1937). Além do ambiente, o transporte de fotoassimilados para a panícula via floema, bem como o balanço hormonal, também podem contribuir para a diferença no percentual de grãos sem casca entre os terços da panícula (Rajala & Peltonen-Sainio, 2011).

Em arroz, onde o genoma foi completamente sequenciado e anotado, análises do perfil de expressão dos microRNAs foram realizadas durante o desenvolvimento da inflorescência. Estas análises permitiram a identificação de 351 microRNAs expressos em espiguetas localizadas no terço superior da panícula e 312 microRNAs expressos em espiguetas localizadas no terço inferior da panícula (Peng *et al.*, 2011). As diferenças na expressão de microRNAs em espiguetas do terço superior em comparação ao terço inferior foi detectada aos 15 dias após o florescimento (Peng *et al.*, 2011). A expressividade variável no percentual de grãos sem casca observada entre os terços da panícula no presente estudo, também pode estar associada à maior expressão de microRNAs no terço superior da panícula em aveia.

Apesar dos conhecimentos sobre o desenvolvimento das estruturas florais, transporte de fotoassimilados, balanço hormonal e expressão diferenciada de microRNAs contribuírem para a expressividade variável do caráter nuda em outras espécies, nenhum destes fatores foi validado em aveia até o momento. No entanto, estes conhecimentos aliados às ferramentas modernas da biologia molecular, serão essenciais para o entendimento das variações fenotípicas observadas entre genótipos de aveia para o caráter nuda. Estudos envolvendo a expressão diferencial de genes envolvidos no controle do caráter nuda e de microRNAs em aveia representam uma estratégia promissora. A expressão diferencial de genes deve ser analisada durante o período de desenvolvimento da casca e envolver

genótipos de aveia que apresentam expressividade variável, como UFRGS 006013-1, e genótipos com expressividade completa, como UFRGS 017004-2. Os resultados moleculares obtidos poderiam ainda ser comparados com o padrão de segregação fenotípica, determinado a partir de uma população de indivíduos gerada do cruzamento entre UFRGS 006013-1 x UFRGS 017004-2.

Com base na genealogia, observa-se que UFRGS 006013-1 e UFRGS 017004-2 possuem o genitor 'Cocker 492/Starter-1 F₃' em comum, o qual apresenta o fenótipo grãos sem casca. Entretanto, a estabilidade de expressão do caráter nuda no genótipo Cocker 492/Starter-1 F₃ não foi avaliada neste estudo. O genitor UFRGS 006013-1 possui em sua genealogia o genitor UFRGS 10 (C1217 / Coronado-BCRA), enquanto o genitor UFRGS 017004-2 possui em sua genealogia o genitor UFRGS 8 (OA338 / X268-1) (Tabela 1). Com base na genealogia, os genitores UFRGS 006013-1 e UFRGS 017004-2 compartilham os mesmos alelos para o caráter nuda, uma vez que são provenientes de uma mesma fonte de germoplasma. Por outro lado, estes genitores devem apresentar uma combinação alélica diferenciada para genes reguladores ou modificadores da expressão do caráter nuda, como genes *miRNAs*.

A partir dos resultados obtidos na análise fenotípica, os modelos de quatro e cinco genes controlando o caráter nuda foram propostos para as populações 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1' e 'URS Taura x UFRGS 017004-2', respectivamente. Pelo teste de Qui-quadrado, a hipótese de quatro genes na população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1' não pode ser rejeitada ($p > 0,05$), nas duas gerações de autofecundação avaliadas (Tabela 8). Já para a população URS Taura x UFRGS 017004-2, a hipótese de cinco genes envolvidos no controle do caráter nuda não pode ser rejeitada ($p > 0,05$), nas duas gerações de autofecundação avaliadas (Tabela 9 e Tabela 10).

Até o momento, não há um modelo genético consenso para o caráter nuda tanto nos trabalhos anteriores. Alguns autores sugerem que o caráter nuda seja governado por apenas um gene (Zinn & Surface 1917; Love & McRostie, 1919; Simons *et al.*, 1978; Kibite & Taylor, 1994; Brenner, 2007), enquanto outros estudos sugerem um modelo genético constituído por um número maior de genes (Boland & Lawes, 1973; Jenkins & Hanson, 1976; Cabral *et al.* 2000; Kibite, 2002; Valentini *et al.*, 2014).

A partir dos modelos genéticos estabelecidos para as populações avaliadas, o caráter nuda em aveia foi controlado por um gene principal, denominado *N1*, com ação de genes modificadores. Para a população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1', o caráter nuda é controlado por um gene principal (*N1*) e por três genes modificadores denominados *N2*, *N3* e *N4*. Desta forma, linhagens que produziram o fenótipo 100% dos grãos sem casca possuem alelos em homozigose dominante para os quatro locos gênicos, apresentando o genótipo *N1N1 N2N2 N3N3 N4N4*. As linhagens que apresentaram o fenótipo parcialmente nuda devem apresentar os alelos em homozigose dominante para os genes *N1* e *N2* e alelos em homozigose recessiva para os locos gênicos *N3* e/ou *N4*. As linhagens que apresentaram o fenótipo parcialmente com casca devem apresentar alelos em homozigose dominante para os locos gênicos *N1* e alelos em homozigose recessiva para o loco gênico *N2*, independentemente da condição alélica dos genes *N3* e *N4*. Por outro lado, as linhagens que apresentaram o fenótipo 100% dos grãos com casca devem apresentar alelos em homozigose recessiva para o loco *N1*, independente dos alelos presentes nos locos gênicos *N2*, *N3* e *N4* (Tabela 8).

Para a população URS Taura x UFRGS 017004-2, o caráter nuda é controlado por um gene principal (*N1*) e por quatro genes modificadores denominados *N2*, *N3*, *N4* e *N5*. Desta forma, linhagens que apresentaram 100%

dos grãos sem casca devem possuir alelos em homozigose dominante para os cinco locos gênicos, apresentando o genótipo $N1N1 N2N2 N3N3 N4N4 N5N5$, ou os alelos dos genes $N1 N2 N3$ em homozigose dominante e mais um conjunto de alelos em condição homozigota dominante ($N4N4$ ou $N5N5$). As linhagens que apresentaram o fenótipo parcialmente nuda devem apresentar os alelos em homozigose dominante para os genes $N1$ e $N2$ e no mínimo dois genes em condição alelelica recessiva. As linhagens que apresentaram o fenótipo parcialmente com casca devem apresentar alelos em homozigose dominante para os locos gênicos $N1$ e alelos em homozigose recessiva para o loco gênico $N2$, independentemente da condição alélica dos genes $N3$ e $N4$. Por outro lado, as linhagens que apresentaram o fenótipo 100% dos grãos com casca devem apresentar alelos em homozigose recessiva para o loco $N1$, independente dos alelos presentes nos locos gênicos $N2$, $N3$ e $N4$ (Tabela 9 e Tabela 10).

A participação de genes modificadores na expressão do caráter nuda em aveia já foi reportada em outros estudos (Boland & Lawes, 1973; Jenkins & Hanson, 1976; Cabral *et al.* 2000; Kibite, 2002). Em todos eles, os autores constataram que o caráter nuda é governado por um gene principal, com influência de genes modificadores, os quais alteram o grau de lignificação da lema. Por exemplo, no trabalho conduzido por Boland & Lawes (1973), os genes modificadores apresentaram interações epistáticas com o gene principal ($N1$), resultando em alterações no padrão de lignificação da lema. No entanto, os autores não determinaram o número de genes modificadores interagindo com o gene principal. Por outro lado, Kibite (2002) identificou três alelos modificadores $N2$, $N3$ e $N4$ interagindo com o gene principal ($N1$). O fenótipo 100% dos grãos com casca foi observado quando os alelos do gene $N1$ encontravam-se em homozigose recessiva ($n1n1$), independente da condição alélica dos demais genes. Já os genótipos $N1N1$

podem apresentar o fenótipo 100% dos grãos sem casca, parcialmente nuda, ou parcialmente casca, dependendo da condição alélica dos genes modificadores.

Alguns autores compararam o gene principal envolvido na produção de grãos sem casca em aveia ao mutante *agamous* de *Arabidopsis thaliana*, que apresenta o meristema floral indeterminado. O gene *agamous* pertence à família de genes que codifica fatores de transcrição do tipo *MADS*-box. O gene *agamous* em *Arabidopsis* representa uma mutação recessiva, ao contrário do gene principal que controla o caráter nuda em aveia, que apresenta ação gênica de dominância (Ougham *et al.*, 1996). Os autores também evidenciaram que falhas na lignificação da lema estão associadas aos membros da família gênica *KNOX* (*KNOTTED-like*). Os genes *KNOX* codificam fatores de transcrição com homeodomínios, os quais regulam diversos processos no desenvolvimento de órgãos em plantas, incluindo a redução da lignificação celular, por meio da repressão dos genes da rota de biossíntese da lignina (Testone *et al.*, 2012).

Neste estudo, um gene principal (*N1*) e outros genes modificadores (*N2*, *N3*, *N4* e *N5*) foram identificados controlando o caráter nuda em aveia. Embora, a função destes genes ainda não é conhecida, é provável que os mesmos atuem na rota de lignificação da lema (Boland & Lawes 1973; Ougham *et al.*, 1996; Cabral *et al.*, 2000; de Koeyer *et al.*, 2004). Estudos buscando identificar a função das proteínas sintetizadas a partir da expressão de genes da rota de lignificação da lema são escassos. Genes relacionados à lignificação da casca em grãos de abóbora (*Cucurbita pepo* L.) foram identificados (Bezold *et al.*, 2005). Apesar de ser uma espécie distante geneticamente da aveia, os genes associados à rota da lignificação podem ser similares e/ou conservados entre espécies não relacionadas.

A herdabilidade do caráter nuda foi estimada com o intuito de quantificar a proporção da variação fenotípica, que pode ser atribuída à variação genotípica presente entre as linhagens de cada população. As variâncias fenotípicas e genotípicas apresentaram valores elevados, enquanto a variância ambiental apresentou valores baixos (Tabela 11 e Tabela 12). A elevada variância genética e a baixa variância ambiental proporcionaram valores elevados de herdabilidade, para as duas populações. Para a população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1', o coeficiente de herdabilidade estimado foi de 0,66, enquanto para a população 'URS Taura x UFRGS 017004-2', o coeficiente de herdabilidade estimado foi de 0,83 (Tabela 11 e Tabela 12). A elevada herdabilidade observada para o caráter nuda, sugere a possibilidade de seleção em gerações iniciais de autofecundação para o fenótipo grãos sem casca.

O menor coeficiente de herdabilidade estimado para a população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1', indicou que o ambiente exerceu maior influência na expressão do caráter nuda nesta população, quando comparada à população 'URS Taura x UFRGS 017004-2'. A elevada herdabilidade associada à distribuição discreta dos fenótipos, indica que a herança genética do caráter nuda em aveia é governada por poucos genes, corroborando com os resultados obtidos na análise genética conduzida neste estudo. A elevada herdabilidade, também indica que o ambiente não possui grande influência no percentual de grãos sem casca.

Além da caracterização fenotípica e genética, o desenvolvimento de estudos moleculares é essencial para avançar o conhecimento sobre o caráter nuda em aveia. Neste sentido, a análise genotípica foi realizada no presente estudo, a fim de identificar marcadores moleculares associados com regiões genômicas que controlam o caráter nuda nas populações de mapeamento molecular 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1' e 'URS Taura x UFRGS 017004-2'.

Para a população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1', 738 marcadores SNP foram mapeados em 52 grupos de ligação, cobrindo uma distância genética total de 1699,04 cM (Figura 5). Para a população 'URS Taura x UFRGS 017004-2', 588 marcadores foram mapeados em 49 grupos de ligação, com uma distância genética total de 1450,48 cM (Figura 6). Estes resultados estão de acordo com resultados de mapeamento genético obtidos anteriormente em aveia hexaploide (O'Donoghue *et al.*, 1995; Zhu & Kaepler 2003; Wight *et al.*, 2003; de Koeyer *et al.*, 2004; Ling *et al.*, 2014; Song *et al.*, 2015). Em todos estes estudos de mapeamento, o número de grupos de ligação obtido foi superior ao número esperado de 21, correspondente ao número de pares de cromossomos existentes na aveia hexaploide.

A ancoragem dos grupos de ligação de cada mapa genético desenvolvido neste estudo ao mapa consenso da aveia, demonstrou que apenas o grupo de ligação 1 da população 'URS Taura x UFRGS 017004-2' apresentou marcadores localizados em dois cromossomos (Tabela 13). A presença de marcadores moleculares de um cromossomo diferente em um mesmo grupo de ligação pode estar associada a translocações e relações homeólogas entre cromossomos. Diversos trabalhos relatam a existência de elevada taxa de translocações intergenômicas na aveia. Estas translocações ocorrem predominantemente na região telomérica do braço longo dos cromossomos, a qual é rica em sequências repetidas (Hayasaki *et al.*, 2000). Na cultura da aveia, já foram relatadas cinco translocações entre os genomas AA/DD com o genoma CC (Hayasaki *et al.*, 2000).

De maneira similar, foram identificados oito segmentos de translocação intergenômica em *Avena sativa* L. (var. Ogle) e ausentes em *Avena byzantina* L. (var. Kanota) (Jellen *et al.*, 1994). Outros autores observaram translocações intergenômicas recíprocas entre os cromossomos 3C e 4D (Jellen & Leggett, 2006),

e entre os cromossomos 7C e 17 Jellen & Beard (2000). Além das translocações intergenômicas, relações homeólogas (pareamento aliosindético) durante a meiose também foram associadas com marcadores moleculares provenientes de dois cromossomos em um mesmo grupo de ligação. Marcadores moleculares provenientes do cromossomo 8A já foram mapeados no cromossomo 14D por Oliver *et al.* (2013).

Em aveia, o desenvolvimento de mapas genéticos de ligação é dificultado por diversos fatores, incluindo a complexidade do genoma, translocações (Jellen *et al.*, 1994; Jellen & Leggett, 2006; Hayasaki *et al.*, 2000; Jellen & Beard 2000) e pareamentos homeólogos ocasionais durante a meiose (Singh & Kolb, 1991). Estes fatores podem interferir na ordenação correta dos marcadores nos diferentes grupos de ligação, na ancoragem dos grupos de ligação ao mapa consenso e na identificação de regiões genômicas (QTL) associadas aos caracteres de interesse (Gutierrez-Gonzalez & Garvin, 2011).

A análise de QTL realizada neste estudo identificou uma região genômica com grande efeito sobre o caráter nuda nas duas populações de mapeamento. Para a população 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1', o QTL explicou 63,50% da variação fenotípica na média das gerações $F_{5:6}$ e $F_{5:7}$ (Tabela 14). Para a população 'URS Taura x UFRGS 017004-2', o QTL explicou 52,08% da variação fenotípica na média das gerações $F_{5:6}$ e $F_{5:7}$ (Tabela 15). Este QTL manteve elevada significância nas duas populações de mapeamento e nas duas gerações avaliadas, sugerindo que esta região genômica está fortemente associada ao caráter nuda em aveia.

Em um estudo de mapeamento molecular conduzido por de Koeyer *et al.* (2004), avaliando o caráter nuda e outras 11 características, um mapa genético foi desenvolvido a partir de 429 marcadores polimórficos, envolvendo 242 marcadores

AFLP (polimorfismo no comprimento dos fragmentos de amplificação), 160 marcadores *RFLP* (polimorfismo no comprimento dos fragmentos de restrição), 26 marcadores *RAPD* (polimorfismo de DNA amplificado ao acaso) e um *SCAR* (sequência caracterizada de uma região amplificada). A análise de QTL realizada pelos autores identificou um QTL associado ao caráter nuda em aveia, o qual foi mapeado no grupo de ligação 5 em uma região homóloga grupo de ligação KO_24_26_34, localizado no cromossomo 16A. Esta região genômica apresentou ligação aos marcadores RFLP cdo482x e act_cta133.

Os resultados da análise de QTL realizada neste estudo sugerem que o QTL identificado nas duas populações de mapeamento pode estar ligado ao gene principal (*N1*), identificado na análise genética. O marcador GMI_ES14_c19259_657, o qual apresentou efeito significativo nas duas populações de mapeamento e nas duas gerações de autofecundação avaliadas (Figura 7), pode estar localizado em uma região codificante (éxon) do gene *N1* ou, localizado em um gene fortemente ligado ao gene *N1*. É importante ressaltar que a plataforma de genotipagem empregada neste estudo, foi desenvolvida a partir de polimorfismos de base única (SNPs) detectados em sequências de RNA mensageiros, portanto, de genes expressos. No entanto, a localização cromossômica do marcador GMI_ES14_c19259_657 ainda não foi determinada.

A conversão do marcador SNP 'GMI_ES14_c19259_657' em um marcador KASP (*Kompetitive Allele Specific PCR*) permitirá facilmente a sua discriminação em um grande número de genótipos contrastantes para o caráter nuda. Desta forma, o potencial de uso deste marcador na seleção assistida em programas de melhoramento de aveia poderá ser validado.

Regiões genômicas (QTL) candidatas a conter genes modificadores não foram identificadas neste estudo. A não identificação destas regiões pode estar

associada com: i) o rígido controle do erro estatístico utilizado na identificação de QTL, o qual não permitiu identificar locos com menor efeito principal e significativos para o caráter e, ii) pequeno número de linhagens de cada população utilizado no mapeamento molecular. O mapeamento de alta resolução e o emprego de populações com maior número de indivíduos permitirá no futuro identificar a localização cromossômica do gene *N1* e dos genes modificadores.

Os resultados obtidos neste estudo representam um avanço importante na identificação de fatores genéticos e moleculares envolvidos no controle do caráter nuda em aveia. O presente trabalho também fornece informações relevantes para o desenvolvimento de estudos complementares, a fim de compreender os fatores ambientais, genéticos/epigenéticos e moleculares associados com o caráter nuda em aveia.

6 CONCLUSÕES

Linhagens de aveia derivadas do cruzamento entre genitores estáveis e genitores variáveis para o caráter nuda apresentam expressividade variável, porém em menor proporção quando avaliadas em ambientes com temperaturas mais elevadas.

Quando o genitor UFRGS 006013-13 apresenta expressividade variável para o caráter nuda, a maior expressão do fenótipo grãos sem casca ocorre no terço superior da panícula em aveia nuda.

Um gene principal e três genes modificadores controlam a expressão do caráter nuda nas populações de linhagens de aveia obtidas a partir dos cruzamentos 'URS Taura x UFRGS 017004-2' e 'UFRGS 01B7114-1-3 x UFRGS 006013-1'.

A variação fenotípica do caráter nuda resulta em grande parte da variação genética existente entre as linhagens das duas populações avaliadas, confirmada pelos elevados coeficientes de herdabilidade estimados.

As populações de mapeamento possuem uma região genômica que compartilha um marcador molecular em comum e fortemente associado com o caráter nuda em aveia.

7 REFERÊNCIAS

- ASPINAL, G.E.; CARPENTER, R.C. Structural investigations on the non-starch polysaccharides of oat bran. **Carbohydrate Polymers**, London, v.4, n.4, p.271-282, 1984.
- AUKERMAN, M.J.; SAKAI, H. Regulation of flowering time and floral organ identity by a microRNA and its *APETALA2*- like target genes. **The Plant Cell**, Rockville, v.15, n.11, p.2730-2741, 2003.
- BATALOVA, G.A. et al. Breeding of naked oats. **Russian Agricultural Sciences**, Moscow, v.36, n.2, p.93-95, 2010.
- BERGAMASCHI, H.; GUADAGNIN, M.R. **Agroclima da Estação Experimental Agrônômica da UFRGS**. Porto Alegre: Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia da UFRGS, 1990. 60 p.
- BERTAGNOLLI, P.F.; FEDERIZZI, L.C. Cruzamentos artificiais em aveia. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.29, n.4, p.601-906, 1994.
- BEZOLD, N.T. et al. Molecular analysis of the hull-less seed trait in pumpkin: expression profiles of genes related to seed coat development. **Seed Science Research**, Cambridge, v.15, n.3, p. 205-217, 2005.
- BIFFEN, R.H. Huskless oats. **Agriculture**, London, v.43, n.3, p.8-10, 1937.
- BOLAND, P.; LAWES, D.A. The inheritance of the naked grain character in oats studied in a cross between the naked variety Caesar and the husked variety BO 1/11. **Euphytica**, Dordrecht, v.22, n.3, p.582-591, 1973.
- BONNETT, O.T. The development of the oat panicle. **Journal of Agricultural Research**, Lahore, v.54, n.12, p.927-931, 1937.
- BRENNER, E. **Genética da distribuição de grãos nuda em panículas de aveia hexaploide (*Avena sativa* L.)** 2007. 90 f. Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2007.
- BURROWS, V.D. Breeding oats for food and feed: conventional and new techniques and materials. In: WEBSTER, F.H. (Ed.). **Oats: chemistry and technology**. St. Paul: AACC, 1986. p.13-46.

BURROWS, V.D. et al. Groat yield of naked and covered oat. **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, v.81, n.4. p.727-729, 2001.

CABRAL, C.B. et al. Genetics of naked grain oats in crosses with Brazilian genotypes. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v.23, n.4, p.851-854, 2000.

CHEN, X. A microRNA as a translational repressor of *APETALA2* in Arabidopsis flower development. **Science**, New York, v.26, n.303, p.2022–2025, 2004.

CHOO, T.M.; HOA, K.M.; MARTIN, R.A. Genetic analysis of a hulless x covered cross of barley using doubled- haploid lines. **Crop Science**, Madison, v.41, n.4, p.1021-1026, 2001.

CHOULET, F. et al. Structural and functional partitioning of bread wheat chromosome 3B. **Science**, Oxford, v.345, n.6194, p.288-294, 2014.

COFFMAN F.A. **Oat history, identification and classification**. Washington: USDA-ARS, 1977. (Technical Bulletin, n. 1516).

DAI, F. et al. Tibet is one of the centers of domestication of cultivated barley. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v.109, n.42, p.16969–16973, 2012.

DE KOEYER, D.L. et al. A molecular linkage map with associated QTLs from a hulless x covered spring oat population. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v.108, n.7, p.1285- 1298, 2004.

DE MORI, C.; FONTANELI, R.S.; SANTOS, H.P. **Aspectos econômicos e conjunturais da cultura da aveia**. Passo Fundo: Embrapa Trigo. 2012.

DUAN, R. et al. Molecular Mechanisms Underlying Hull-Caryopsis Adhesion/Separation Revealed by Comparative Transcriptomic Analysis of Covered/Naked Barley (*Hordeum vulgare* L.). **International Journal of Molecular Sciences**, Switzerland, v.16, n.6, p.14181-14193, 2015.

EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. **Sistema Brasileiro de Classificação de Solos**. Brasília: EMBRAPA, 1999. 412 p.

GERMEIER, C.U. **Global strategy for the ex situ conservation of oats (*Avena spp.*)**. Quedlinburg: Federal Centre for Breeding Research on Cultivated Plants (BAZ), 2008. 78 p.

GIVENS, D.I.; DAVIES, T.W.; LAVERICK, R.M. Effect of variety, nitrogen fertilizer and various agronomic factors on the nutritive value of husked and naked oats grain. **Animal Feed Science Technology**, New York, v.113, n.1, p.169-181, 2004.

GUSTAFSSON, D. **The origin of naked barley (*Hordeum vulgare* L. ssp. *vulgare*) studied by the nud gene**. 2013. 17 f. Bachelor's Thesis - Department of Physics, Chemistry and Biology Bachelor's Thesis. Linköping University Department of Physics, Chemistry and Biology, Linköping, 2013.

GUTIERREZ-GONZALEZ, J.J.; GARVIN, D. F. Reference genome-directed resolution of homologous and homeologous relationships within and between different oat linkage maps. **The Plant Genome**, Malden, v.4, n.3, p.178–190, 2011.

HAYASAKI, M.; MORIKAWA, T.; TARUMOTO, I. Intergenomic translocations of polyploid oats (genus *Avena*) revealed by genomic in situ hybridization. **Genes Genetic Systems**, Mishima, v.75, n.3, p.167–171, 2000.

HOFFMAN, L.A.; LIVESEY, J. The USA Oats Industry. **Agricultural Economic Report**, Washington, n. 573, July 1987.

JANTASURIYARAT, C. et al. Identification and mapping of genetic loci affecting free-threshing habit and spike compactness in wheat (*Triticum aestivum* L.). **Theoretical Applied Genetics**, Berlin, v.108, n.2, p. 261-273, 2004.

JELLEN, E.N.; BEARD, J. Geographical Distribution of a Chromosome 7C and 17 Intergenomic Translocation in Cultivated Oat. **Crop Science**, Madison, v.40, n.1, p.256–263, 2000.

JELLEN, E.N.; GILL, B.S.; COX, T.S. Genomic in situ hybridization differentiates between A/D- and C-genome chromatin and detects intergenomic translocations in polyploid oat species (genus *Avena*). **Genome**, Ottawa, v.37, n.4. p.613-618, 1994.

JELLEN, E.N.; LEGGET, J.M. Cytogenetic Manipulation in Oat Improvement. In: SINGH, R. J.; JAUHAR, P. (Ed.). **Genetic Resources, Chromosome Engineering, and Crop Improvement**. Boca Raton: CRC, Press, Taylor and Francis Group, 2006. p.199-231.

JENKINS, G.; HANSON, P.R. The genetics of naked oats (*Avena nuda* L.). **Euphytica**, Dordrecht, v.25, n.1, p.167-174, 1976.

JUNG, J.H. Arabidopsis RNA-binding Protein FCA Regulates *MicroRNA172* Processing in Thermosensory Flowering. **The Journal of Biological Chemistry**, Baltimore, v. 287, n. 19, p.16007–16016, 2012.

JUNG, J.H. et al. The *GIGANTEA*-regulated *microRNA172* mediates photoperiodic flowering independent of *CONSTANS* in Arabidopsis. **The Plant Cell**, Rockville v.19, n.9, p.2736–2748, 2007.

KAKEDA, K. et al. Expression and functional analysis of the barley *Nud* gene using transgenic rice. **Breeding Science**, Okayama, v.61, n.35, p 35–42, 2011.

KIBITE, S.; TAYLOR, J.S. Inheritance and linkage relationships of genes conditioning hulllessness, multiflorous spikelet' and giantism in oat (*Avena sativa* L.) **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, v. 74, n.3, p.497-500, 1994.

KIBITE, S. An isozyme marker linked to the *N1* gene governing nakedness in oat. **Oat Newsletter**, Aberdeen, v. 48, 2002.

KIKUCHI, S. et al. Efficient fine mapping of the naked caryopsis gene (*nud*) by HEGS (High Efficiency Genome Scanning)/AFLP in barley. **Theoretical Applied Genetics**, Berlin, v.108, n.1, p.73–78, 2003.

KIRKKARI, A.M. et al. Dehulling capacity and storability of naked oat. **Agriculture Food Science**, Jokioinen, v.13, n.1, p.198–211, 2004.

KIRKKARI, A.M. Comparative economic analysis for production of naked vs. conventional oat. **Acta Agriculture Scandinavica**, Rajamaki, v.58, n.4, p.305-313, 2008.

LANOIE, N. et al. Covered Grains in Naked Oat: Environment and Herbicide Effects. **Crop Science**, Madison, v.50, n.5, p.2021-2029, 2010.

LAUTER N. et al. *microRNA172* down-regulates *glossy15* to promote vegetative phase change in maize. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v.102, n.26, p.9412-9417, 2005.

LAWES, D.A.; BOLAND, P. Effect of temperature on the expression of the naked grain character in oats. **Euphytica**, Dordrecht, v.23, n.1, p.101-104, 1974.

LING, H. et al. Draft genome of the wheat A-genome progenitor *Triticum urartu*. **Nature**, London, v.4, n.496, p.87-90, 2013.

LOSKUTOV, I.G. Classification and Diversity of the Genus *Avena* L. In: CEREAL genetic resources in Europe: report of a cereal network, Armenia/report of a working group on wheat, second meeting, 2005. p. 22-24.

LOSKUTOV, I.G. On evolutionary pathways of *Avena* species. **Genetic Resources and Crop Evolution**. Dordrecht, v. 55, n.2, p. 211–220, 2008.

LOVE, H.H.; MCROSTIE, G.P. The inheritance of hull-lessness in oat hybrids. **American Naturalist**, Chicago, v.53, n.654, p.5-32, 1919.

MA, B.L. et al. Comparisons among cultivars of wheat, hulled and hullless oats: Effects of N fertilization on growth and yield. **Journal Plant Science**. Canadá, v.92, n.6, p.1213-1222, 2012.

MACLEOD, M.G. et al. Naked oats: metabolisable energy yield from a range of varieties in broilers, cockerels and turkeys, **British Poultry Science**, London, v.49, n.3, p.368-377, 2008.

MALZEV, A.I. Wild and cultivated oats. **Works of applied botany and plant breeding**, Leningrad, v.5, n.38, p.422-423, 1930.

MATSUMOTO, T. et al. Comprehensive sequence analysis of 24,783 barley full-length cDNAs derived from 12 clone libraries. **Plant Physiology**, New York, v. 156, n.1, p. 20-28, 2011.

MATSUOKA, Y. Evolution of polyploidy triticum wheats under cultivation: the role of domestication, natural hybridization and allopolyploid speciation in their diversification. **Plant Cell Physiology**, Kyoto, v.52, n.5, p.750-764, 2011.

MEZAKA, I. et al. Whole genome association mapping identifies naked grain locus *NUD* as determinant of B-glucan content in barley. **Zemdirbyste (Agriculture)**, Aleksandras, v.98, n.3, p.283–292, 2011.

MLOTSHWA, S. et al. Floral patterning defects induced by Arabidopsis *APETALA2* and *microRNA172* expression in *Nicotiana benthamiana*. **Plant Molecular Biology**, Dordrecht, v.61, n.5, p.781-793, 2006.

MOCHIDA, K. Large-scale collection and analysis of full-length cDNAs from *Brachypodium distachyon* and integration with pooidae sequence resources. **PLoS One**, San Francisco, v.8, n.10, 2013.

MOUDRÝ, J. et al. Comparison of yield and panicle productivity of hulled (*Avena sativa* L.) and naked (*Avena nuda* L.) oats. **Biuletyn Instytutu Hodowli i Aklimatyzacji Roślin**, “sine log”, n. 229, p. 61-64, 2003.

MORETTIN L. G. **Estatística básica: probabilidade e inferência**. São Paulo: Pearson Prentice Hall, 2010. v.1

O'DONOUGHUE, L. S. et al. A molecular linkage map of cultivated oat. **Genome**, Ottawa, v.38, n.2, p.368-380, 1995.

OLIVER, R.E. et al. SNP discovery and chromosome anchoring provide the first physically-anchored hexaploid oat map and reveal synteny with model species. **PLoS ONE**, San Francisco, v.8, n.3, p.1-12, 2013.

OUGHAM, H.J.; LATIPOVA, G.; VALENTINE, J. Morphological and biochemical characterization of spikelet development in naked oats (*Avena sativa*). **New Phytologist**, Lancaster, v.134, n.1, p.5-12, 1996.

PARK, W. et al. CARPEL FACTORY, a Dicer homolog, and *HEN1*, a novel protein, act in microRNA metabolism in *Arabidopsis thaliana*. **Current Biology**, Cambridge, v.12, n.17, p.1484-1495, 2002.

PELLIZZARO, K. **Mapeamento Genético do Caráter nuda em Aveia Hexaploide**. 2014. 81 f. Tese (Doutorado) - Programa de Pós Graduação em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2014.

PELTONEN-SAINIO, P. Yield component differences between naked and conventional oat. **Agronomy Journal**, Madison, v.86, n.3, p. 510-513, 1994.

PELTONEN-SAINIO, P.; KIRKKARI, A.M.; JAUHAINEN, L. Characterizing strengths, weaknesses, opportunities and threats in producing naked oat as a novel crop for northern growing conditions. **Agricultural and Food Science**, Jokioinen, v.13, n.1, p. 212-228, 2004.

PENG, J.H.; SUN, D.; NEVO, E. Domestication evolution, genetics and genomics in wheat. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 28, n.281, p. 281–301, 2011.

PENG, T. et al. Differential expression of the microRNAs in superior and inferior spikelets in rice (*Oryza sativa*). **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.62, n.14, p.4943-4954, 2011.

PETERSON, M. P. Composition and Nutritional Characteristics of Oat Grain and Product. In: MARSHALL, H. G.; SOLLELS, M. S. (Ed.). **Oat science and technology**. Madison: American Society of Agronomy, 1992. p.266-287.

RAJALA, A.; PELTONEN-SAINIO, P. Intra-panicle variation in progress of cell division in developing oat grains: A preliminary study. **Agriculture Food Science**, Jokioinen, v.13, n.1, p.163–169, 2004.

REN, C.Z. et al. Evaluation of early mature naked oat varieties as a summer-seeded crop in dryland northern climate regions. **Field Crops Research**, Beijing, v.103, n.3, p.248-254, 2007.

RONALD, P.S. et al. Heritability of hull percentage in oat. **Crop Science**, Madison, v.39, n.1, p.52-57, 1999.

SÁ, R.M. et al. Variação no conteúdo de beta-glucanas em cultivares brasileiros de aveia. **Ciência e Tecnologia de Alimentos**, Campinas, v.20, n.1, p.99-102, 2000.

SALO, M.L.; KOTILAINEN, K. On the carbohydrate composition and nutritive value of some cereals. **Journal of Agriculture Science**, Jokioinen, v. 42, n.1, p. 21-29, 1970.

SINGH, R.J.; F.L. KOLB. Chromosomal interchanges in six hexaploid oat genotypes. **Crop Science**, Madison, v.31, n.3, p.726-729, 1991.

SIMONS, J. K. **Cloning and Characterization of the Wheat Domestication Gene, Q**. 2005.181 f. Tese (Doutorado) - Department of Plant Pathology, College of Agriculture, Kansas State University, Manhattan, Kansas, 2005.

SIMONS, M.D.; MARTENS, J.W.; MCKENZIE, R.I.H. Oats: a standardized system of nomenclature for genes governing characters. **Agriculture Handbook**, Washington, v. 509, p. 40, 1978.

SNUSTAD, D.P.; SIMMONS, M.J. **Principles of genetics**. 6th ed. *Jefferson City*: Wiley, 2012. 784 p.

SMACZNIAK, C. et al. Developmental and evolutionary diversity of plant MADS domain factors: insights from recent studies. **Development**, Cambridge, v.139, n.17, p.3081-3098, 2012.

SONG, G. et al. A genetic linkage map of hexaploid naked oat constructed with SSR markers, **The Crop Journal**, [S.I.], v.3, n.4, p.353-357, 2015.

SORMACHEVA, I. et al. Q gene variability in wheat species with different spike. **Genetic Resource Crop Evolution**, [S.I.], v. 62, p.837–852, 2015.

STANTON, T.R. **Oat identification and classification**. Washington DC: USDA, 1955. 206 p. (Technical Bulletin, n.1100)

STEEL, R.G.D.; TORRIE, J.L. **Principles and procedures of statistics**. 2. ed. New York: McGraw-Hill, 1980. 418 p.

TAKETA, S. et al. Barley grain with adhering hulls is controlled by an ERF family transcription factor gene regulating a lipid biosynthesis pathway. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Madison, v.105, n.10, p.4062-4067, 2008.

TESTONE, G. et al. The peach (*Prunus persica* L. Batsch) genome harbours 10 *KNOX* genes, which are differentially expressed in stem development, and the class 1 *KNOPE1* regulates elongation and lignification during primary growth. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.63, n.15, p.5417–5435, 2012.

TIWARI, V. **Soils, Plant Growth and Crop Production**. Karnal: Growth and Production of Oat and Rye, 2009. v.2

TINKER, N.A.; MATHER, D.E. MQTL: Software for simplified composite interval mapping of QTL in multiple environments. **Journal of Agricultural Genomics**, Santa Fe, 1995. Disponível em: <<http://wheat.pw.usda.gov/jag/papers95/paper295/indexp295.html>>. Acesso em: 28 ago. 2015.

TINKER, N. A. et al. A SNP Genotyping Array for Hexaploid Oat. **The Plant Genome**, Madison, v. 7, n. 3. p. 1- 8, 2014.

TRUMAN L. K. **Statistical method**. New York: The Macmillan Company, 1923. 392p.

VALENTINE, J. Naked oats. In: THE OAT Crop: production and utilization. England: Chapman & Hall, 1995. p.504-532.

VALENTINI, A.P.F. **Análise genética do caráter nuda em panículas de aveia hexaploide**, 2012, 87 f. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós Graduação em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2012.

VALENTINI, A. P. et al. Genetic analysis of the naked trait in panicles of hexaploid oat. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, v.14, n.2, p.116-123, 2014.

VAN OOIJEN, J.W. JoinMap®4. **Software for the calculation of genetic linkage maps in experimental populations**. Wageningen: Kyasma B. V., 2006.

VENCOVSKY, R.; BARRIGA, P. **Genética biométrica no fitomelhoramento**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1992. 496 p.

WANG, Z.; GERSTEIN, M.; SNYDER, M. RNA-Seq: a revolutionary tool for transcriptomics. **Nature Review Genetics**, London, v. 10, n.1, p.57-63, 2010.

WEBER, F.H et al. Processo de estabilização de farinha de aveia por imersão das cariopses em água quente. **Brazilian Journal of Food Technology**, Campinas, v. 5, n.103. p. 225-235, 2002.

WEI, X. et al. Fine mapping of *BH1*, a gene controlling lemma and pálea development in rice. **Plant Cell Reproduction**, Berlin, v.32, n.9, p.1455-1463, 2013.

WELCH, R.; HAYWARD, M.V.; JONES, D.I.H. The composition of the oat husk and its variation due to genetic and other factors. **Cereal Chemistry**, Aberystwyth, v.34, n.5, p.417-426, 1983.

WIGHT, C. P. et al. A molecular marker map in 'Kanota' 9 'Ogle' hexaploid oat (*Avena* spp.) enhanced by additional markers and a robust framework. **Genome**, Ottawa, v.46, p.28–47, 2003.

YU, S. et al., A Single Nucleotide Polymorphism of Nud Converts the Caryopsis Type of Barley (*Hordeum vulgare* L.). **Plant Molecular Biology Reproduction**. Zurich, v.34, n.1, p.242-248, 2015.

Xu, S. Genome scanning for Quantitative Trait Loci. In: Principles of statistical genomics. Springer, New York, 2013. p.95–108.

ZHU, Q.H. et al. Over-expression of *miR172* causes loss of spikelet determinacy and floral organ abnormalities in rice (*Oryza sativa*). **BioMed Central Plant Biology**, Canberra, v.9, n.149, p.1-13, 2009.

ZHU, S.; KAEPLER, H.F. A genetic linkage map for hexaploid, cultivated oat (*Avena sativa* L.) based on an intraspecific cross Ogle/MAM17-5. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v.107, n.1, p.26-35, 2003.

ZINN, J.; SURFACE, F.M. Studies on oat breeding-V: The F₁ and F₂ generations in a cross between a naked and a hulled oat. **Journal of Agricultural Research**, Lahore, v.10, n.6, p.293-312, 1917.