

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

ESTATURA DE PLANTA E CARACTERES RELACIONADOS EM TRIGO:
CARACTERIZAÇÃO FENOTÍPICA E IDENTIFICAÇÃO DE GENES *Rht* POR
MARCADORES MOLECULARES

Éverton Selau da Rosa
Engenheiro Agrônomo/UFRGS

Dissertação apresentada como um dos requisitos
à obtenção do Grau de Mestre em Fitotecnia
Área de Concentração Recursos Genéticos, Biotecnologia e Melhoramento Vegetal

Porto Alegre (RS), Brasil
Agosto de 2022

CIP - Catalogação na Publicação

Selau da Rosa, Éverton

Estatuta de planta e caracteres relacionados em trigo: caracterização fenotípica e identificação de genes Rht por marcadores moleculares / Éverton Selau da Rosa. -- 2022.

124 f.

Orientador: Marcelo Teixeira Pacheco.

Coorientadora: Renata Pereira da Cruz.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Faculdade de Agronomia, Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, Porto Alegre, BR-RS, 2022.

1. Triticum aestivum. 2. Estatuta de planta. 3. Comprimento do coleóptilo. 4. Sensibilidade ao ácido giberélico. 5. Marcadores moleculares. I. Teixeira Pacheco, Marcelo, orient. II. Pereira da Cruz, Renata, coorient. III. Título.

ÉVERTON SELAU DA ROSA
Engenheiro Agrônomo - UFRGS

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: 31/08/2022
Pela Banca Examinadora

MARCELO TEIXEIRA PACHECO
Orientador - PPG FITOTECNIA
UFRGS

CARLA ANDRÉA DELATORRE
Coordenadora do Programa de
Pós-Graduação em Fitotecnia

CHRISTIAN BREDEMEIER
UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

FERNANDA BERED
UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

FERNANDO ESPOLADOR
BIOTRIGO GENÉTICA LTDA.

CARLOS ALBERTO BISSANI
Diretor da Faculdade de
Agronomia

Ao meu querido avô Julio Luiz Selau (*in
memorian*). Você foi e será para sempre meu grande
exemplo de força e motivação.

DEDICO.

AGRADECIMENTOS

A Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS) e ao Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia pela oportunidade de realização do mestrado, persistindo durante um período difícil de grave crise sanitária global.

A minha coorientadora Professora Renata Pereira da Cruz por ser um grande exemplo profissional e por todo o aprendizado, dedicação e suporte acadêmico durante toda esta longa caminhada. Eu não tenho palavras para agradecer você por ter sido a grande orientadora que eu precisava ter.

Ao Professor Marcelo Pacheco por permitir meu ingresso ao PPG Fitotecnia e a todos os demais professores que compartilharam seus conhecimentos nas excelentes disciplinas ofertadas. Ao Professor José Barbosa e ao ótimo Keny Mariguele pelo suporte com as análises estatísticas.

A Biotrigo Genética por viabilizar a linha de pesquisa, fornecendo todo o suporte necessário para a boa condução de experimentos e análises moleculares. Agradecimento especial também a Ernandes Manfroi, Gustavo Mazurkiewicz, ao pessoal do melhoramento e dos laboratórios de pesquisa e biotecnologia por serem o principal apoio humano da empresa durante todas as etapas da pesquisa.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de Mestrado.

Aos meus pais José Souza da Rosa e Flávia Rosane Selau da Rosa pelo apoio incondicional, afeto e incentivo em sempre buscar pelos meus objetivos de vida. Nunca conseguirei retribuir o suficiente a vocês por tudo isso.

A todos que possibilitaram ou estiveram presentes nos bons momentos durante este período, mas principalmente aos que permaneceram junto nos momentos difíceis.

A força que me mantém vivo e me guia com coragem, otimismo e persistência durante toda a minha vida.

ESTATURA DE PLANTA E CARACTERES RELACIONADOS EM TRIGO: CARACTERIZAÇÃO FENOTÍPICA E IDENTIFICAÇÃO DE GENES *Rht* POR MARCADORES MOLECULARES¹

Autor: Éverton Selau da Rosa
Orientador: Marcelo Teixeira Pacheco
Coorientadora: Renata Pereira da Cruz

RESUMO

Os genes de nanismo do trigo (*Triticum aestivum* L.), conhecidos como *Reduced Height (Rht)*, foram utilizados no desenvolvimento de cultivares modernas para reduzir a estatura de planta. Estes genes podem afetar diferentes vias envolvendo principalmente o ácido giberélico (AG). Por isso, os genes *Rht* são agrupados em duas categorias baseadas na resposta à aplicação exógena de AG, os quais podem ser insensíveis ou sensíveis ao AG. O AG regula muitos aspectos do desenvolvimento, fazendo que a interferência na resposta da planta também desencadeie efeitos em uma série de características agronômicas importantes. Os objetivos deste estudo foram caracterizar a sensibilidade ao AG, o comprimento do coleótilo e a estatura de planta e outros caracteres relacionados em um painel de genótipos de trigo e analisar a relação destes caracteres com a presença de genes *Rht*. A sensibilidade ao AG foi medida como a porcentagem da diferença no crescimento das plantas tratadas com AG em relação ao mesmo genótipo irrigado com apenas água destilada. O comprimento do coleótilo foi medido em sementes mantidas em câmara de germinação a 20°C em papel de germinação. A estatura de planta foi avaliada em três ambientes, Passo Fundo (Brasil) em 2020 e 2021 e Chacabuco (Argentina) em 2021, com seus componentes avaliados principalmente em Passo Fundo em 2021. Neste ambiente, o número de grãos por espiga e a largura e comprimento da folha bandeira também foram avaliados. O número de dias até a antese foi avaliado em Passo Fundo em 2020 e 2021. Marcadores moleculares para os alelos *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e genes *Rht8*, *Rht18* e *Rht24* foram testados. Houve variação altamente significativa para todos os caracteres fenotípicos avaliados, com interação genótipo x ambiente significativa nos caracteres avaliados em dois ambientes ou mais. A maior sensibilidade ao AG esteve associada aos genótipos com detecção de genes *Rht* com sensibilidade ao AG (*Rht8* e *Rht24*) ou ausência de genes *Rht* detectados. O comprimento do coleótilo foi afetado negativamente pela presença dos alelos de insensibilidade ao AG (*Rht-B1b* e *Rht-D1b*). A estatura de planta foi menor em genótipos com *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht24*, detectados sozinhos ou em combinações entre eles, em todos os ambientes avaliados. Todas as correlações entre os genes *Rht* e os componentes da estatura de planta foram negativas, destacando-se o alelo *Rht-D1b*, com maior efeito sobre o comprimento dos entrenós 2 e 3 e o alelo *Rht-B1b* com *Rht24* no comprimento do pedúnculo. O número de dias até a antese e o comprimento da folha bandeira foram correlacionados negativamente com a presença de *Rht24*, isolado ou em combinações. O maior número de grãos por espiga foi correlacionado a presença de *Rht-B1b*. Por fim, o uso do gene *Rht24* é uma estratégia para reduzir a estatura em regiões quentes e secas, já que não reduz o comprimento do coleótilo, enquanto que o alelo *Rht-B1b* possibilita maiores benefícios em ambientes pelos quais coleótilos menores não são um caráter negativo.

¹Dissertação de Mestrado em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil. (124f.) Agosto, 2022.

PLANT HEIGHT AND RELATED TRAITS IN WHEAT: PHENOTYPIC CHARACTERIZATION AND IDENTIFICATION OF *Rht* GENES BY MOLECULAR MARKERS²

Author: Éverton Selau da Rosa

Advisor: Marcelo Teixeira Pacheco

Co-advisor: Renata Pereira da Cruz

ABSTRACT

The reduced height (*Rht*) genes of wheat (*Triticum aestivum* L.) were used in the development of modern cultivars to reduce plant height. These genes can affect different pathways mainly involving gibberellic acid (GA). Therefore, *Rht* genes are grouped into two categories based on their response to exogenous application of GA, which can be both insensitive or sensitive to GA. GA regulates many aspects of development, so that interference with the plant response also triggers effects on a number of important agronomic traits. The objectives of this study were to characterize GA sensitivity, coleoptile length, plant height and other related traits in a panel of wheat genotypes and to analyze the relationship of these traits with the presence of *Rht* genes. GA sensitivity was measured as the percentage difference in growth of plants treated with GA compared to the same genotype irrigated with only distilled water. Coleoptile length was measured in seeds kept in a germination chamber at 20°C on germination paper. Plant height was evaluated in three environments, Passo Fundo (Brazil) in 2020 and 2021 and Chacabuco (Argentina) in 2021, with its components evaluated mainly in Passo Fundo in 2021. In this environment, the number of grains per ear and the flag leaf width and length were also evaluated. The number of days until anthesis was evaluated in Passo Fundo in 2020 and 2021. Molecular markers for the *Rht-B1b*, *Rht-D1b* alleles and *Rht8*, *Rht18* and *Rht24* genes were tested. There was highly significant variation for all phenotypic characters evaluated, with significant genotype x environment interaction in the characters evaluated in two or more environments. The highest GA sensitivity was associated with genotypes with detection of *Rht* genes with sensitivity to GA (*Rht8* and *Rht24*) or absence of detected *Rht* genes. Coleoptile length was negatively affected by the presence of GA insensitivity alleles (*Rht-B1b* and *Rht-D1b*). Plant height was lower in genotypes with *Rht-B1b*, *Rht-D1b* and *Rht24*, detected alone or in combinations between them, in all evaluated environments. All correlations between *Rht* genes and plant height components were negative, highlighting the *Rht-D1b* allele, with greater effect on the length of internodes 2 and 3, and the *Rht-B1b* allele with *Rht24* on the peduncle length. The number of days until anthesis and the length of the flag leaf were negatively correlated with the presence of *Rht24*, alone or in combinations. The highest number of grains per ear was correlated with the presence of *Rht-B1b*. Finally, the use of the *Rht24* gene is a strategy to reduce height in warm and dry regions, as it does not reduce the coleoptile length, while the *Rht-B1b* allele provides greater benefits in environments in which smaller coleoptiles are not a negative trait.

¹Master Dissertation in Plant Science, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brazil. (124p.) August, 2022.

SUMÁRIO

	Página
1 INTRODUÇÃO.....	1
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	3
2.1 A cultura do trigo.....	3
2.1.1 Importância da cultura.....	3
2.1.2 Origem do trigo.....	4
2.2 Melhoramento genético do trigo.....	5
2.3 Baixa estatura em trigo.....	6
2.3.1 Histórico.....	6
2.3.2 Bases genéticas da baixa estatura em trigo.....	8
2.3.3 Bases moleculares da baixa estatura em trigo.....	10
2.4 Efeitos pleiotrópicos de genes <i>Rht</i> em trigo.....	13
2.4.1 Comprimento do coleóptilo e sensibilidade ao ácido giberélico.....	13
2.4.2 Número de grãos por espiga.....	15
2.4.3 Dias até a antese.....	15
2.4.4 Qualidade tecnológica dos grãos.....	16
2.5 Marcadores de DNA associados a genes <i>Rht</i> em trigo.....	16
2.6 Referências.....	18
3 CAPÍTULO 1 - Caracterização da sensibilidade ao ácido giberélico, comprimento do coleóptilo e estatura de planta em um painel de genótipos de trigo e sua relação com a presença de genes <i>Rht</i>	27
3.1 Introdução.....	28
3.2 Material e métodos.....	30
3.2.1 Germoplasma utilizado.....	30
3.2.2 Medição da sensibilidade ao ácido giberélico.....	31
3.2.3 Medição do comprimento do coleóptilo.....	31
3.2.4 Medição da estatura de planta.....	32
3.2.5 Comportamento das cultivares brasileiras por período de registro.....	33

	Página
3.2.6 Detecção de genes de nanismo por meio de marcadores moleculares....	33
3.2.7 Análise estatística.....	34
3.3 Resultados.....	36
3.3.1 Sensibilidade ao ácido giberélico.....	36
3.3.2 Comprimento do coleótilo.....	38
3.3.3 Estatura de planta.....	40
3.3.4 Comportamento das cultivares brasileiras por período de registro.....	42
3.3.5 Correlação entre os caracteres fenotípicos avaliados.....	45
3.3.6 Distribuição dos genes de nanismo nos genótipos de trigo.....	45
3.3.7 Regressão linear múltipla entre caracteres fenotípicos avaliados e os genes <i>Rht</i>	48
3.4 Discussão.....	49
3.5 Conclusões.....	56
3.6 Referências.....	57
4 CAPÍTULO 2 - Variabilidade para componentes da estatura de planta, ciclo e caracteres agrônômicos em um painel de genótipos de trigo e sua relação com alguns genes de nanismo.....	62
4.1 Introdução.....	63
4.2 Material e métodos.....	64
4.2.1 Germoplasma utilizado e ambientes de avaliação.....	64
4.2.2 Medição dos componentes da estatura de planta.....	65
4.2.3 Medição do número de dias até a antese, número de grãos por espiga e dimensões da folha bandeira.....	65
4.2.4 Detecção de genes de nanismo por meio de marcadores moleculares....	66
4.2.5 Análise estatística.....	66
4.3 Resultados.....	67
4.3.1 Componentes da estatura de planta.....	67
4.3.1.1 Comprimento do primeiro e segundo entrenós.....	67
4.3.1.2 Comprimento do terceiro e quarto entrenós.....	67
4.3.1.3 Comprimento do quinto entrenó.....	69
4.3.1.4 Comprimento do pedúnculo.....	70
4.3.1.5 Exserção do pedúnculo.....	71
4.3.1.6 Comprimento da espiga.....	73

	Página
4.3.1.7 Número de nós.....	74
4.3.2 Dias até a antese.....	75
4.3.3 Número de grãos por espiga.....	77
4.3.4 Largura e comprimento da folha bandeira.....	78
4.3.5 Correlação entre os caracteres fenotípicos avaliados.....	79
4.3.6 Genes de nanismo nos genótipos de trigo.....	82
4.3.7 Regressão linear múltipla entre caracteres fenotípicos avaliados e os genes <i>Rht</i>	83
4.4 Discussão.....	85
4.5 Conclusões.....	89
4.6 Referências.....	90
5 CONCLUSÕES GERAIS.....	93
6 APÊNDICES.....	95
7 ANEXO.....	110

RELAÇÃO DE TABELAS

Página

CAPÍTULO 1

1. Genes *Rht* com sensibilidade ao AG, nome dos marcadores e tipo, sequência e orientação dos pares de *primers* utilizados para amplificação e tamanho do fragmento de PCR dos genes *Rht* investigados..... 34
2. Genes *Rht* com insensibilidade ao AG, nome dos marcadores do tipo KASP e sequência dos *primers* para amplificação..... 34
3. Período de registro das cultivares brasileiras presentes no conjunto de genótipos de trigo e as médias dos grupos de cultivares lançadas em cada período para cada um dos caracteres fenotípicos avaliados..... 43
4. Distribuição dos genes de nanismo no conjunto de genótipos avaliado e médias dos grupos de genótipos portadores de cada gene ou combinação de genes *Rht* para cada um dos caracteres fenotípicos avaliados..... 46
5. Coeficientes de regressão linear múltipla dos genes *Rht* sozinhos ou em combinação para as variáveis sensibilidade ao ácido giberélico (SAG), comprimento do coleóptilo (CC) e estatura de planta (EP) em três ambientes (PF_20, PF_21 e CH_21)..... 45

CAPÍTULO 2

1. Médias dos genótipos agrupados quanto à presença de genes *Rht* ou combinações de genes para cada um dos caracteres fenotípicos avaliados..... 82
2. Coeficientes de regressão linear múltipla dos genes *Rht* sozinhos ou em combinação para as variáveis fenotípicas avaliadas..... 84

RELAÇÃO DE FIGURAS

	Página
CAPÍTULO 1	
1. Gráfico boxplot para o caráter sensibilidade ao ácido giberélico (%) avaliada em 186 genótipos de trigo hexaploide. Pontuações representam os genótipos. Porto Alegre, RS, 2022.....	38
2. Gráfico boxplot para o caráter comprimento do coleóptilo (cm) avaliado em 186 genótipos de trigo hexaploide. Pontuações representam os genótipos. Porto Alegre, RS, 2022.....	39
3. Gráfico boxplot dos dados das avaliações da estatura de planta (cm) em Passo Fundo (Brasil) em 2020 e 2021 e em Chacabuco (Argentina) em 2021. Pontuações representam os genótipos. Porto Alegre, RS, 2022.....	42
4. Regressões lineares simples das médias de estatura de planta (EP) avaliadas em Passo Fundo (PF, Brasil) em 2020 e 2021 e em Chacabuco (CH, Argentina) em 2021 em diferentes períodos de registro. Porto Alegre, RS, 2022.	44
5. Correlações significativas ($p < 0,05$) entre os caracteres fenotípicos avaliados: sensibilidade ao ácido giberélico (SAG), comprimento do coleóptilo (CC) e estatura de planta (EP) em três ambientes (PF_20, PF_21 e CH_21). Porto Alegre, RS, 2022.....	45
CAPÍTULO 2	
1. Gráficos boxplot do comprimento do primeiro e segundo entrenó avaliados em um painel de 179 genótipos de trigo em Passo Fundo, Brasil, em 2021 (ENTRENÓ 1 e ENTRENÓ 2). Pontuações representam os genótipos.....	68
2. Gráficos boxplot do comprimento do terceiro e quarto entrenó avaliados em um painel de 178 genótipos de trigo em Passo Fundo, Brasil, em 2021 (ENTRENÓ 3 e ENTRENÓ 4). Pontuações representam os genótipos.....	69
3. Gráfico boxplot do comprimento do pedúnculo (CP) avaliado em um painel de 179 genótipos de trigo em Passo Fundo, Brasil, em 2021 (CP_PF_21). Pontuações representam os genótipos.....	71
4. Gráfico boxplot da exserção do pedúnculo (EX) avaliada em um painel de 179 genótipos de trigo em 2021 em Chacabuco (Argentina) e Passo Fundo (Brasil) (EX_CH_21 e EX_PF_21). Pontuações representam os genótipos.....	73

	Página
5. Gráfico boxplot do comprimento da espiga (CE) avaliado em um painel de 179 genótipos de trigo em Passo Fundo (Brasil) e Chacabuco (Argentina) (CE_PF_21 e CE_CH_21). Pontuações representam os genótipos.....	74
6. Gráfico boxplot do número de dias até a antese avaliado em um painel de 179 genótipos de trigo em Passo Fundo, Brasil, em 2020 e 2021 (DAA_PF_20 e DAA_PF_21, respectivamente). Pontuações representam os genótipos.....	76
7. Gráfico boxplot do número de grãos por espiga (GE) avaliado em um painel de 179 genótipos de trigo em Passo Fundo, Brasil, em 2021 (GE_PF_21). Pontuações representam os genótipos.....	78
8. Gráficos boxplots da largura (LFB) e comprimento da folha bandeira (CFB) avaliados em um painel de 179 genótipos de trigo em Passo Fundo (PF), Brasil, em 2021. Pontuações representam os genótipos.....	79
9. Correlações fenotípicas entre os caracteres avaliados. EP_PF_20= Estatura de planta avaliada em Passo Fundo em 2020. EP_PF_21= Estatura de planta avaliada em Passo Fundo em 2021. EP_CH_21= Estatura de planta avaliada em Chacabuco em 2021. CE_PF_21= Comprimento da espiga avaliado em Passo Fundo em 2021. CE_CH_21= Comprimento da espiga avaliado Chacabuco em 2021. EX_PF_21= Exserção do pedúnculo avaliado em Passo Fundo em 2021. EX_CH_21= Exserção do pedúnculo avaliado Chacabuco em 2021. CP_PF_21= Comprimento do pedúnculo avaliado em Passo Fundo em 2021. ENTRENÓ 4= Quarto entrenó avaliado em Passo Fundo em 2021. ENTRENÓ 3= Terceiro entrenó avaliado em Passo Fundo em 2021. ENTRENÓ 2= Segundo entrenó avaliado em Passo Fundo em 2021. ENTRENÓ 1= Primeiro entrenó avaliado em Passo Fundo em 2021. NN_PF_21= Número de nós avaliado em Passo Fundo em 2021. GE_PF_21= Número de grãos por espiga avaliado em Passo Fundo em 2021. LFB_PF_21= Largura da folha bandeira avaliada em Passo Fundo em 2021. CFB_PF_21= Comprimento da folha bandeira avaliada em Passo Fundo em 2021. DAA_PF_20= Dias até a antese avaliado em Passo Fundo em 2020. DAA_PF_21= Dias até a antese avaliado em Passo Fundo em 2021. Espaços em branco correspondem a correlações não significativas.....	81

RELAÇÃO DE APÊNDICES

Página

CAPÍTULO 1

1. Genótipos utilizados no estudo, país de origem e ano de lançamento. Médias de sensibilidade ao ácido giberélico (SAG), comprimento do coleóptilo (CC) e estatura de planta (EP) avaliada no Brasil (Passo Fundo - PF) em 2020 e 2021 e na Argentina (Chacabuco - CH) em 2021. Porto Alegre, RS, 2022..... 95
2. Análise de variância para as variáveis sensibilidade ao ácido giberélico e comprimento do coleóptilo em um conjunto de 186 genótipos de trigo hexaploide. Porto Alegre, RS, 2022..... 100
3. Análise de variância para a estatura de planta em um conjunto de 186 genótipos de trigo hexaploide avaliado em três ambientes (Passo Fundo em 2020, Passo Fundo em 2021 e Chacabuco em 2021). Porto Alegre, RS, 2022..... 100

CAPÍTULO 2

4. Genótipos utilizados, país de origem, comprimento dos entrenós (1, 2, 3, 4 e 5), número de nós (NN), comprimento do pedúnculo (CP), exserção do pedúnculo (EX) e comprimento da espiga (CE) avaliados em Passo Fundo (Brasil) em 2021, exserção do pedúnculo (EP) e comprimento da espiga (CE) avaliados em Chacabuco (Argentina) em 2021, dias até a antese (DAA) avaliados em Passo Fundo em 2020 e 2021, número de grãos por espiga (GE) e largura (LFB) e comprimento (CFB) da folha bandeira avaliados em Passo Fundo, Brasil, em 2021..... 101
5. Análise de variância para os caracteres comprimento do primeiro e segundo entrenós, comprimento do pedúnculo (CP), número de nós (NN), número de grãos por espiga (GE), largura e comprimento da folha bandeira (FB) em um conjunto de 179 genótipos de trigo hexaploide avaliado em Passo Fundo em 2021. Porto Alegre, RS, 2022..... 108
6. Análise de variância para os caracteres comprimento do terceiro e quarto entrenós em um conjunto de 178 genótipos de trigo hexaploide avaliado em Passo Fundo em 2021. Porto Alegre, RS, 2022..... 108
7. Análise de variância para o caráter comprimento do quinto entrenó em um conjunto de 25 genótipos de trigo hexaploide avaliado em Passo Fundo em 2021. Porto Alegre, RS, 2022..... 108
8. Análise de variância para os caracteres dias até a antese, exserção do pedúnculo e comprimento da espiga em um conjunto de 179 genótipos de trigo hexaploide avaliado em dois anos (Passo Fundo em 2020 e Passo Fundo em 2021). Porto Alegre, RS, 2022..... 109

RELAÇÃO DE ANEXOS

	Página
CAPÍTULO 1	
1. Dados pluviométricos mensais (mm) de Passo Fundo (Brasil) em 2020 e 2021 e Chacabuco (Argentina) em 2021.....	110

1 INTRODUÇÃO

O trigo comum (*Triticum aestivum* L.) é a espécie de cereal mais consumida na alimentação humana através de produtos elaborados com farinha de trigo, responsável por 19% das calorias da dieta humana global. A farinha branca é produzida com o endosperma do grão, constituído principalmente por carboidratos, sobretudo amido (amilose e amilopectina). No entanto, são as proteínas de reserva (gliadina e glutenina) que conferem sua principal finalidade, a panificação, visto que, quando são hidratadas e submetidas ao trabalho mecânico, dão origem ao glúten. Além disso, o trigo também dá origem a outros alimentos da dieta humana, como bolos, massas, biscoitos e também bebidas, como a cerveja. O cereal também tem sido utilizado na alimentação animal com seus grãos, compondo rações, e como espécie forrageira, com folhas servindo tanto para pastejo quanto para produção de forragens conservadas (feno, pré-secado e silagem).

O trigo é a segunda cultura mais cultivada no mundo, ocupando área estimada em 220 milhões de hectares no ano de 2021. O cereal é cultivado em larga escala devido à ampla adaptação climática mundial, desde regiões de clima desértico em alguns países do Oriente Médio até regiões com alto índice pluviométrico na China e Índia, englobando regiões de clima temperado, subtropical e tropical. No Brasil, o trigo é cultivado desde a Região Sul até a Região Central, no Cerrado, além de experimentos sendo realizados nas Regiões Norte e Nordeste. Em 2021, a área cultivada foi superior a 2,7 milhões de hectares, com produção anual aproximada de 7,7 milhões de toneladas de grãos, que atende mais da metade da demanda de consumo brasileira, atualmente em cerca de 12,5 milhões de toneladas.

Junto ao grande crescimento populacional mundial durante o século XX, cresceu a demanda por alimentos e, com isso, a necessidade de desenvolver cultivares cada vez mais adaptadas e produtivas. No trigo, a arquitetura de planta vem sendo melhorada no decorrer dos anos para que estes objetivos sejam atendidos. Nesse contexto, a redução na estatura de planta incorporada em cultivares modernas de trigo, relacionada ao aumento da resistência ao acamamento, se tornou essencial para o avanço da cultura mundialmente. A associação

desta característica fenotípica à utilização mais eficiente de práticas agronômicas que aumentam o rendimento de grãos a nível global caracterizou o momento histórico conhecido como Revolução Verde (RV).

A base genética da baixa estatura em trigo envolve principalmente a expressão de genes *Rht* (*Reduced height*), denominados “genes de nanismo”. Atualmente, são citados, descritos e/ou catalogados 27 genes e alelos *Rht*, sendo dois alelos mutantes do gene *Rht1* majoritariamente empregados no mundo, o *Rht-B1b* (*Rht1*) e o *Rht-D1b* (*Rht2*), caracterizados pela insensibilidade ao ácido giberélico, ou seja, conferem redução na sensibilidade ao fito-hormônio quando aplicado de forma exógena. Além desses, outros alelos do gene *Rht1* catalogados são o alelo *Rht-B1c* (*Rht3*), *Rht-B1d*, *Rht-B1e* (*Rht11*), *Rht-B1p* (*Rht17*), *Rht-D1c* (*Rht10*) e *Rht-D1d*. Outro gene importante é o *Rht8*, amplamente utilizado em cultivares europeias. Diferente dos primeiros, o *Rht8* é classificado pela sensibilidade ao ácido giberélico e reduz a estatura da planta sem afetar o comprimento do coleóptilo, característica fenotípica importante para o estabelecimento inicial da cultura em ambientes mais secos. Outros genes classificados e descritos como sensíveis ao ácido giberélico são os genes *Rht4*, *Rht5*, *Rht9*, *Rht12*, *Rht13*, *Rht14*, *Rht16*, *Rht18*, *Rht22*, *Rht23*, *Rht24* e *Rht25*. Os genes *Rht6*, *Rht7*, *Rht15*, *Rht19*, *Rht20* e *Rht21* possuem alguma citação, no entanto, sem descrições e estudos aprofundados. Os genes de nanismo afetam diferentes vias relacionadas à biossíntese (diminuindo o conteúdo ativo) e sinalização hormonal para reduzir a estatura de planta, envolvendo ácido giberélico (AG) ou brassinosteroides (BR).

Com o propósito de tornar a cultura do trigo cada vez mais presente nas amplas regiões de cultivo brasileiras, o presente trabalho teve como objetivo geral estudar a variação genética dos caracteres sensibilidade ao ácido giberélico, comprimento do coleóptilo, estatura de planta e outros caracteres agronômicos relacionados em um conjunto de genótipos de trigo hexaploide que compõe o programa de melhoramento genético de trigo da Biotrigo Genética. Como objetivos específicos avaliar o conjunto de genótipos de trigo para os caracteres estatura e dias até a antese nas safras 2020 e 2021. Na safra 2021, também avaliar os componentes da estatura, número de grãos por espiga e a largura e comprimento da folha bandeira. Além disso, avaliar os caracteres comprimento do coleóptilo e sensibilidade ao ácido giberélico e verificar a presença de distintos genes *Rht* no conjunto de genótipos de trigo por meio do uso de marcadores de DNA diagnósticos.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 A cultura do trigo

O trigo (*Triticum aestivum* L.) é uma espécie com ampla adaptação climática, sendo cultivado desde regiões de clima desértico, em alguns países do Oriente Médio, até regiões com alto índice pluviométrico, como a China e Índia. No Brasil, o trigo é cultivado desde a Região Sul até a Região Central, no Cerrado (Oliveira Neto e Santos, 2017). No mundo, o trigo foi cultivado em uma área estimada em 220 milhões de hectares com produtividade média de 3.510 kg ha⁻¹ e produção de 775,8 milhões de toneladas de grãos em 2021 (USDA, 2022).

No mesmo ano, a área cultivada no Brasil foi de 2,74 milhões de hectares com produtividade média de 2.803 kg ha⁻¹ e produção de 7,68 milhões de toneladas de grãos. O consumo brasileiro foi de aproximadamente 12,5 milhões de toneladas. A Região Sul, principalmente Rio Grande do Sul e Paraná, é a principal região produtora de trigo no Brasil, concentrando mais de 90% da produção brasileira. O Paraná é o estado que deteve a maior área cultivada com 1,215 milhões de hectares. A maior produtividade média se deu na Bahia, onde foram colhidos 5.700 kg ha⁻¹. No Rio Grande do Sul, a área cultivada foi de 1,164 milhão de hectares, sendo a principal cultura de inverno produtora de grãos no período, com produtividade média de 2.998 kg ha⁻¹ e produção superior aos demais estados produtores, com 3,491 milhões de toneladas de grãos (CONAB, 2022).

2.1.1 Importância da cultura

O trigo foi inicialmente consumido na forma de grãos, como uma papa, junto a peixes e frutas. Os egípcios descobriram o processo de fermentação do cereal por volta do ano 4.000 a.C. e, com essa descoberta, passaram a produzir o pão. A partir disso espalhou-se pelo mundo e por volta do ano 2.000 a.C. também já estava sendo utilizado para elaboração de farinha, macarrão e pastéis (Flandrin e Montanari, 1998).

O grão de trigo é constituído por pericarpo (camada mais externa e protetora), camada de aleurona (camada mais externa do endosperma, responsável pela síntese de

enzimas para o processo germinativo), endosperma (tecido para o armazenamento de substâncias de reserva) e gérmen (embrião). A farinha de trigo branca compreende o endosperma, representando em torno de 80% do peso do grão. A constituição é de 88% de carboidratos, formados basicamente pelo amido na forma de amilose e amilopectina (Gwirtz *et al.*, 2006). Esses carboidratos são responsáveis pela formação de géis que proporcionam grande potencial de modificação na textura, logo, na qualidade dos produtos elaborados. Dentre as proteínas, as proteínas de reserva, gliadinas e gluteninas, quando hidratadas e submetidas ao trabalho mecânico, dão origem ao glúten, principal responsável pela funcionalidade do trigo ao proporcionar propriedades viscoelásticas à massa, tornando-a apropriada à elaboração de produtos panificáveis (Scheuer *et al.*, 2011).

A farinha de trigo é o principal produto obtido do grão de trigo e representa uma fonte importante de energia na dieta humana (Gwirtz *et al.*, 2006), responsável por 19% das calorias da dieta humana global (Aksoy e Beghin, 2005). O cereal é utilizado principalmente na alimentação humana com a produção de farinha, massas, biscoitos, bolos, pães, etc. e de forma secundária na alimentação animal, como forrageira ou na composição de ração. O complexo agroindustrial do trigo compreende os atores envolvidos na produção agrícola, indústria de transformação (primária, secundária e terciária), comércio e consumidores finais. A indústria moageira atua diretamente com a transformação dos grãos produzidos e, portanto, é o elo do complexo que repassa para cooperativas e produtores as necessidades dos setores de panificação, massas, consumo doméstico, biscoito e outros usos. Estimativas apontam que 55% da farinha processada é utilizada na panificação, 16% para produção de massas, 13% no consumo doméstico e 10% para produção de biscoitos (De Mori e Ignaczak, 2011).

2.1.2 Origem do trigo

O trigo moderno cultivado atualmente para industrialização (*Triticum aestivum* L.) é uma espécie alohexaploide (genoma AABBDD) e pertence à família Poaceae. O primeiro cultivo de trigo ocorreu há cerca de 10.000 anos, sendo que as formas cultivadas foram os trigos diploides (genoma AA) (einkorn) e tetraploides (genoma AABB) (emmer). As relações genéticas indicam que eles se originaram na parte sudeste da Turquia. O cultivo se espalhou para o Oriente Próximo há aproximadamente 9.000 anos, quando o trigo hexaploide foi primeiramente percebido nos campos (Feldman, 2001). Evidências indicam que sua origem se deu por meio de dois eventos de anfiploidização natural a partir de gramíneas silvestres que se desenvolviam nas proximidades dos rios Tigre e Eufrates

(Scheeren *et al.*, 2015). A primeira hibridação ocorreu entre as espécies diploides, *Triticum urartu* ($2n=2x=14$), portadora do genoma A e *Aegilops speltoides* ($2n=2x=14$), suposta portadora do genoma B, dando origem à espécie tetraploide *Triticum turgidum* ($2n=4x=28$) (Petersen *et al.*, 2006). A segunda hibridação ocorreu entre *Triticum turgidum* e a gramínea diploide selvagem *Triticum tauschii* ($2n=2x=14$), portadora do genoma D, dando origem à espécie hexaploide *Triticum aestivum* ($2n=6x=42$) (Scheeren *et al.*, 2015).

2.2 Melhoramento genético do trigo

No Brasil, o melhoramento genético de trigo teve início em 1919 (Sousa e Caierão, 2014) com a criação de estações experimentais nos estados do Rio Grande do Sul e Paraná. A partir de 1925 foram realizados os primeiros cruzamentos artificiais, dando origem à cultivar Frontana, lançada em 1940 (Beckman, 1965). Esta cultivar é considerada uma das maiores contribuições do melhoramento genético nacional de trigo para o mundo, principalmente pela resistência da planta adulta à ferrugem da folha, à debulha e à germinação na espiga (Sousa e Caierão, 2014).

Com o avanço do cultivo de trigo no país, houve a criação de vários centros de pesquisa, estatais e privados, durante a década de 1970 na Região Sul, com destaque para o Centro Nacional de Pesquisa de Trigo (Embrapa Trigo, localizada em Passo Fundo, RS), que permitiu a expansão da área de cultivo deste cereal e o surgimento de diversas cooperativas (Oliveira Neto e Santos, 2017). No Brasil, o primeiro objetivo no melhoramento do trigo foi tornar a cultura tolerante à acidez do solo. Atualmente, um dos principais objetivos dos programas de melhoramento genético no país está relacionado à resistência a estresses abióticos e a moléstias, com enfoque em doenças que danificam os órgãos vegetativos, como a ferrugem-da-folha, ferrugem-do-colmo, oídio e virose do nanismo amarelo da cevada (VNAC), e aquelas que causam danos nas espigas, como a giberela e, mais recentemente, a brusone. Contudo, esses objetivos não são buscados isoladamente, visto que devem estar associados à qualidade tecnológica dos grãos e ao alto potencial produtivo, o qual deve ser estável ao longo dos anos e nos diferentes locais de cultivo (Oliveira Neto e Santos, 2017; Federizzi *et al.*, 1999).

O aperfeiçoamento da arquitetura de planta, definida pelo perfilhamento, morfologia das folhas e espiga e estatura de planta, é uma estratégia para o desafio de aumentar o rendimento de grãos (Reinhardt e Kuhlemeier, 2002). Há importante relação entre o aumento no rendimento de grãos e a redução na estatura de planta, já que a condição aumenta a adaptabilidade da planta ao cultivo, a resistência ao acamamento,

melhora a partição de assimilados no desenvolvimento de grãos (índice de colheita) e aumenta a eficiência na utilização de recursos disponíveis no ambiente. A partir disso, a estatura de planta ideal para cada ambiente alvo é uma das principais características buscadas em programas de melhoramento de trigo em todo o mundo (Mathews *et al.*, 2006).

2.3 Baixa estatura em trigo

2.3.1 Histórico

A primeira cultivar com genes de nanismo foi lançada no início do século 20 no Japão, conhecida como Daruma (Sial *et al.*, 2002). Posteriormente, este genótipo foi hibridizado com Fultz, um genótipo americano. Em 1925, Daruma – Fultz foi hibridizado com Turkey Red, um genótipo russo, obtendo o Norin 10, lançado em 1935 no Japão (Milach e Federizzi, 2001). A partir disso, melhoristas de trigo norte-americanos introduziram Norin 10 em programas de melhoramento genético dos Estados Unidos da América e obtiveram progênies satisfatórias quando o cruzaram com Brevor 14, originando a cultivar Gaines, lançada em 1962 (Morrison e Voguel, 1962; Reitz, 1968). Contudo, antes disso, o melhorista italiano Nazareno Strampelli cruzou, em 1913, cultivares italianas com resistência à ferrugem e bom rendimento de grãos com a cultivar japonesa Akakomugi, a qual tinha estatura de planta de apenas 60 a 65 cm. Este cruzamento gerou linhagens com estatura de planta entre 90 e 110 cm, muito menores que as cultivares tradicionais da época que tinham quase o dobro disso. Uma das linhagens derivadas deste cruzamento foi a cultivar Mentana, utilizada no cruzamento com a cultivar Fronteira no Brasil, gerando a cultivar Frontana, lançada em 1940. Além disso, Mentana foi incorporada no programa de melhoramento de trigo de outro importante melhorista de trigo, Norman Borlaug (Salvi *et al.*, 2013; Sousa e Caierão, 2014).

Norman Borlaug estava trabalhando com resistência à ferrugem-da-folha em trigo no Centro Internacional de Melhoramento de Milho e Trigo (CIMMYT) no México e em 1953 recebeu linhagens advindas do cruzamento Norin 10 x Brevor 14. Utilizou-as em cruzamentos com trigos mexicanos para o desenvolvimento de novos tipos de trigo em que as plantas viriam a ter elevado número de perfilhos, alta resistência ao acamamento, estatura de planta reduzida (semi-anã) e menor comprimento e largura de folha, características superiores à cultivar americana Gaines, levando as cultivares Sonora 64 e Lerma Rojo 64 a obterem maior sucesso. A combinação destas cultivares com baixa

estatura de planta com novas técnicas de cultivo foi responsável pela Revolução Verde (RV) (Borlaug, 1968; Lumpkin, 2015). Neste período, houve grande investimento em pesquisa agrícola, principalmente no melhoramento de culturas como o trigo, milho e arroz, com propósito de adaptá-las para cultivo em países em desenvolvimento e aumentar a produtividade de grãos (Pingali, 2012).

As cultivares de trigo utilizadas em larga escala até a RV ainda possuíam porte alto e propensão ao acamamento, principalmente quando cultivadas em condições ambientais favoráveis ao desenvolvimento e com emprego de altas doses de fertilizantes (Hedden, 2003; Guedira *et al.*, 2010). Com isso, a redução na estatura de planta em cultivares desenvolvidas nesse período reduziu consistentemente o risco de danos desta natureza e possibilitou a melhoria no manejo por meio do aumento das doses de adubos nitrogenados (Borlaug, 1968). O acamamento também pode ocasionar perdas na qualidade tecnológica de grãos em plantas de porte alto, que não possuem colmos fortes o suficiente para suportarem o peso dos grãos durante eventos climáticos adversos, como ventos e chuvas, durante a maturação. Os grãos de plantas que acamam são mantidos mais próximos ao solo, condição que os torna mais propensos a serem atacados por fungos, insetos e a germinação em pré-colheita, fatores que reduzem a qualidade tecnológica (Hedden, 2003; Miranda *et al.*, 2011). A redução na estatura também impactou diretamente no incremento do índice de colheita, através da maior partição da matéria seca para o grão. Com isso, maiores rendimentos de grãos foram alcançados através da incorporação de genes de nanismo, melhorias nas técnicas de manejo e redução de perdas por acamamento (Rebetzke *et al.*, 2012; Hayat *et al.*, 2019).

Os genes de redução na estatura *Rht* (*Reduced height*) derivados de Norin 10, *Rht-B1b* e *Rht-D1b* (anteriormente conhecidos como *Rht1* e *Rht2*, respectivamente), conferiram aumento no rendimento de grãos em ambientes favoráveis, ou seja, sem restrições hídricas ou nutricionais ao desenvolvimento da cultura, e seguem sendo amplamente utilizados no melhoramento genético de trigo (Pearce *et al.*, 2011; Lumpkin, 2015). No entanto, eles não têm nenhum efeito positivo ou até mesmo ocasionam efeitos negativos em condições ambientais desfavoráveis (Singh *et al.*, 2001). Os efeitos negativos podem ser vistos no rendimento de grãos de trigos com estatura reduzida comparados com trigos mais altos, quando ambos são cultivados sob período de seca precoce e severa. O menor comprimento do coleóptilo e folhas menores foram identificados como os principais fatores morfológicos responsáveis por uma maior vulnerabilidade à seca em plântulas de trigo anão ou semi-anão (Jatayev *et al.*, 2020). Por outro lado, a redução na estatura de planta

associada a *Rht-B1b* e *Rht-D1b*, quando presentes individualmente, pode não ser suficiente para reduzir o caráter e evitar o acamamento em ambientes altamente favoráveis (Stapper e Fischer, 1990; Rebetzke *et al.*, 2012). Portanto, seria útil que os melhoristas tivessem à sua disposição uma maior diversidade de genes de nanismo, aumentando a variabilidade genética e, ao mesmo tempo, propiciando uma estatura apropriada para cada ambiente-alvo, com o menor impacto negativo em outros caracteres (Richards, 1992).

2.3.2 Bases genéticas da baixa estatura em trigo

Atualmente, estão descritos e catalogados 27 genes e alelos *Rht*, denominados genes de nanismo, principalmente responsáveis pela baixa estatura de planta em trigo (Mo *et al.*, 2018). A redução na estatura teve início durante a década de 1910, com o uso das cultivares japonesas Daruma e Akakomugi e posteriormente com o lançamento de Norin 10 na década de 1930 (Lorenzetti, 2000). A cultivar Mentana, descendente de Akakomugi, é portadora dos genes *Rht8* e *Ppd-D1* (gene de insensibilidade ao fotoperíodo) e foi amplamente utilizada em cruzamentos ao redor do mundo, principalmente no sul e leste europeu, devido a sua boa adaptação à região. Com uma estatura de planta e ciclo menores, comparada às cultivares tradicionais da época, permitiu que os cultivos de trigo escapassem dos efeitos da alta temperatura e seca durante o período de enchimento grãos, situação recorrente no sul e leste europeu no verão (Ellis *et al.*, 2004; Zhang *et al.*, 2006; Salvi *et al.*, 2013; Daba *et al.*, 2020). Diferentemente de *Rht-B1b* e *Rht-D1b*, o *Rht8*, derivado de Akakomugi, reduz a estatura da planta sem diminuir a sensibilidade ao ácido giberélico (AG) (Korzun *et al.*, 1998) e, por isso, não afeta o comprimento do coleóptilo (Rebetzke *et al.*, 1999a). Além disso, também tem o potencial de aumentar o vigor inicial do trigo (Rebetzke *et al.*, 1999b; Botwright *et al.*, 2005). A constatação da estreita associação de *Rht8* com o *Ppd-D1a* ocorreu posteriormente, reduzindo a estatura da planta e ciclo sem efeitos negativos significativos sobre o rendimento de grãos de trigo na Inglaterra (Börner *et al.*, 1993; Worland *et al.*, 1998).

Por outro lado, foram os dois alelos alternativos do gene *Rht1*, *Rht-B1b* e *Rht-D1b*, as principais fontes de genes de nanismo empregados no mundo, derivados da cultivar Norin 10. Esses dois genes diminuem a sensibilidade dos tecidos vegetais ao AG endógeno, o que reduz o crescimento das células e, com isso, a alongação do colmo (Rebetzke *et al.*, 2001). Em avaliação de linhagens quase isogênicas da cultivar Bersée comparadas à correspondente cultivar alta, houve redução de 13-28% na estatura de planta

e de 27-35% no comprimento do coleótilo (Ellis *et al.*, 2004) quando estes alelos foram utilizados.

Os alelos mutados *Rht-B1b* e *Rht-D1b* estão localizados nos braços dos cromossomos 4BS e 4DS, respectivamente. Além desses, outros alelos do gene *Rht1* foram descritos e também estão localizados nos braços dos cromossomos 4BS. O alelo *Rht-B1c* (*Rht3*), presente na cultivar Tom Thumb, confere severa redução na estatura, há também o alelo *Rht-B1d*, presente na cultivar japonesa Saitama 27, *Rht-B1e* (*Rht11*), presente na cultivar russa Bezostaya (Pearce *et al.*, 2011) e *Rht-B1p* (*Rht17*), presente na cultivar Chris Mutant (Bazhenov *et al.*, 2015). Pearce *et al.* (2011) também descrevem o alelo de nanismo severo *Rht-D1c* (*Rht10*) e *Rht-D1d*, presentes na cultivar chinesa Ai-bian 1 e localizados nos braços dos cromossomos 4DS. O gene *Rht21* foi inicialmente localizado no cromossomo 2AL em uma cultivar de trigo comum (Yang *et al.*, 1993), no entanto, a informação não foi confirmada em estudos posteriores (Börner e Worland, 2002). Todos os alelos de *Rht1*, assim como *Rht21*, são caracterizados pela insensibilidade ao AG, ou seja, conferem redução na sensibilidade ao fito-hormônio. Recentemente, o gene *Rht23* também foi descrito, caracterizado por regular a morfologia da espiga e a arquitetura da planta em trigo comum. Este gene não apresenta sensibilidade à aplicação exógena de AG, no entanto, não é confirmado se *Rht23* é caracterizado com insensibilidade ao AG (Chen *et al.*, 2015).

Outro grupo de genes *Rht* é caracterizado com sensibilidade à aplicação exógena de AG. Dentre eles, os genes *Rht4* (2BL), *Rht5* (3BS), *Rht8* (2DS), *Rht9* (5AL), *Rht12* (5AL) e *Rht13* (7BS) foram mapeados em trigo comum (Ellis *et al.*, 2005) e os genes *Rht14* (6AS), *Rht15* (sem localização cromossômica definida), *Rht16* (6AS), *Rht18* (6AS) e *Rht19* (sem localização cromossômica definida) em trigo duro (*Triticum durum*) (Konzak, 1987), sendo que *Rht14*, *Rht16* e *Rht18* foram geneticamente mapeados (Haque *et al.*, 2011). Dentre as descrições e mapeamentos com marcadores moleculares feitas recentemente de genes com sensibilidade ao AG, o gene *Rht22* foi encontrado em *Triticum turgidum* (Peng *et al.*, 2011). O mesmo foi descrito para o gene *Rht24*, identificado como um importante locus *Rht*, localizado no cromossomo 6AL, com redução substancial da estatura de planta, sem detecção de efeitos pleiotrópicos (Würschum *et al.*, 2017). O gene *Rht25*, localizado no cromossomo 6AS do trigo comum, também foi caracterizado e apresenta efeitos pleiotrópicos em importantes características agronômicas, como o período de espigamento e o desenvolvimento da espiga (Mo *et al.*, 2018).

Poucas informações estão disponíveis quanto aos genes *Rht* conhecidos como *Rht6*, *Rht7* e *Rht20*, com sensibilidade ao AG. O símbolo *Rht6* foi designado para explicar a diferença de estatura recessiva em uma cultivar conhecida como Burt comparada a trigos mais altos (Konzak, 1976), no entanto, nenhum alelo único foi diretamente descrito como *Rht6* posteriormente, supostamente localizado no cromossomo 4D. O mesmo autor também cita o gene *Rht20*, porém sem maiores detalhes quanto à localização cromossômica. O gene *Rht7* é recessivo e foi localizado no cromossomo 2AS, a partir de uma mutação em um locus promotor de estatura com efeitos negativos significativos em parâmetros produtivos (Worland *et al.*, 1980). Novos candidatos a genes de nanismo poderão ser descritos ou surgir a partir de mutações em genes que modifiquem os níveis ou a atividade de fito-hormônios, principalmente AG bioativo, envolvidos na divisão e expansão celular (Ellis *et al.*, 2005; Pearce, 2021).

2.3.3 Bases moleculares da baixa estatura em trigo

Os genes de nanismo que formaram a base da RV estão associados a maiores rendimentos de grãos em arroz (*Oryza sativa* L.) e trigo e podem afetar diferentes vias relacionadas à biossíntese (diminuindo o conteúdo ativo) e sinalização hormonal para reduzir a estatura de planta, envolvendo ácido giberélico (AG) e brassinosteroides (BR) (Hedden, 2003; Pearce, 2021). As moléculas de ácido giberélico são uma classe de fito-hormônios importantes na regulação de aspectos de crescimento e desenvolvimento, como a germinação de sementes, crescimento de folhas, indução floral e, com maior destaque aqui, o alongamento do colmo (Yamaguchi, 2008). Os genes *Rht* podem ser classificados conforme a avaliação da resposta à aplicação exógena de ácido giberélico (AG) em: genes com insensibilidade ao ácido giberélico (GAI - *Gibberellic Acid Insensitive*) e genes com sensibilidade ao ácido giberélico (GAR - *Gibberellic Acid Responsive*). Cultivares portadoras de genes GAI não respondem à aplicação exógena de AG, já que estes estão associados à inibição da sinalização de AG. Por outro lado, cultivares portadoras de genes GAR respondem à aplicação de AG, dependendo do *background* de outros genes de nanismo, já que reduzem o conteúdo de AG bioativo (Ford *et al.*, 2018; Daba *et al.*, 2020).

Os reguladores centrais da via de sinalização do AG são proteínas DELLA, codificadas pelos genes *Rht-B1* e *Rht-D1*, que atuam para reprimir o crescimento, responsivo ao AG, através de sua associação física com fatores de transcrição e outros componentes em sequência (Thomas *et al.*, 2016). Moléculas de AG bioativas reduzem a repressão do crescimento mediada por DELLA, direcionando a rápida degradação desta

proteína por meio de uma via de sinalização mediada pelo receptor GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1 (GID1)-AG (Nelson e Steber, 2016). As proteínas DELLA são membros da família GRAS de reguladores transcricionais (Thomas *et al.*, 2016) e possuem dois domínios distintos, o domínio regulador N-terminal e o domínio GRAS funcional C-terminal. O domínio N-terminal é fundamental para a ligação do complexo receptor GID1-AG e desencadeamento da poliubiquitinação e eventual degradação de DELLA através do proteossoma 26S, promovendo o crescimento em resposta ao AG (Thomas *et al.*, 2017; SUN, 2011). Portanto, as proteínas DELLA restringem o crescimento da planta enquanto o AG promove o crescimento ao direcionar as proteínas DELLA para degradação (Wu *et al.*, 2011). Embora existam casos em que as respostas ao AG sejam independentes de proteínas com domínio DELLA, a maioria dos processos de sinalização do AG são regulados primariamente por degradação de proteínas DELLA mediada por AG, causando mudanças transcricionais que mediam a resposta ao crescimento (Mo *et al.*, 2018).

Os principais alelos mutantes de redução na estatura de planta, *Rht-B1b* e *Rht-D1b*, conferem redução na sinalização do AG, porque codificam proteínas DELLA truncadas que reprimem a resposta ao AG (Peng *et al.*, 1999). Devido à substituição de um par de bases nestes alelos *Rht*, são codificadas proteínas DELLA com códon de parada prematuro, ocasionando alterações no domínio N-terminal, o que reduz a afinidade com o complexo GID1-AG (Peng *et al.*, 1999; Pearce *et al.*, 2011; Velde *et al.*, 2021). As proteínas truncadas DELLA funcionam como repressores constitutivos do crescimento, já que são acumuladas por serem menos sensíveis ao mecanismo de degradação induzido por AG, reprimindo o crescimento e as respostas de desenvolvimento (Velde *et al.*, 2021).

Outro alelo de redução na estatura de planta é o alelo que expressa nanismo severo *Rht-B1c*, caracterizado por uma inserção intragênica de 90 pb no transcrito, que resulta numa inserção prevista de 30 aminoácidos dentro do domínio DELLA N-terminal altamente conservado. Já o nanismo extremo causado pelo alelo *Rht-D1c* ocorre devido à superexpressão do alelo mutante *Rht-D1b*, o que corresponde ao aumento de quatro vezes o número de cópias do alelo *Rht-D1b*. O alelo de redução na estatura *Rht-B1d* possui a mesma mutação pontual de *Rht-B1b* e nenhuma outra mutação foi encontrada na região codificadora deste alelo. Contudo, plantas portadoras de *Rht-B1d* são menos baixas que aquelas que são portadoras de *Rht-B1b* isoladamente, sugerindo a presença de uma mutação não detectada fora da região codificante de *Rht-B1*. No caso do alelo *Rht-B1e* também há a introdução de um códon de parada prematuro na região de codificação N-terminal, três códons a montante da mutação pontual *Rht-B1b* (Pearce *et al.*, 2011).

Outros genes promovem efeitos em precursores da via de biossíntese de AG, fazendo com que haja resposta à aplicação exógena do fito-hormônio. Como exemplo, o principal gene de nanismo em arroz, *sd-1*, codifica uma enzima chave na via biossintética do AG não funcional, GA20-oxidase, causando um menor conteúdo de AG bioativo (Spielmeyer *et al.*, 2002). Mutações nos genes que codificam enzimas da via biossintética de AG que reduzem a estatura de plantas também foram identificadas em outras espécies cultivadas, como o gene *dwarf1* em milho (*Zea mays*) e o gene *sdw1/denso* em cevada (*Hordeum vulgare*) (Spray *et al.*, 1996; Jia *et al.*, 2015). Em trigo, o gene de nanismo *Rht18* reduz a estatura através da regulação positiva da região de codificação TaGA2oxA9 que aumenta a expressão de enzima metabólica GA 2-oxidase (GA2oxA9), que metaboliza intermediários biossintéticos de AG em produtos inativos, reduzindo efetivamente a quantidade de AG bioativo (GA₁). A análise funcional da proteína GA2oxA9 demonstrou que GA2oxA9 converte o intermediário GA₁₂ no metabólito inativo GA₁₁₀. Com isso, o aumento da expressão de GA2oxA9 devido à presença de *Rht18* resultou em uma redução tanto do conteúdo de AG bioativo quanto da estatura da planta (Ford *et al.*, 2018). Um ponto importante que deve ser considerado é que as enzimas da via biossintética de AG são codificadas por vários genes, muitas vezes em tecidos distintos e com padrões de expressão específicos à etapa do desenvolvimento em que a enzima está envolvida (Pearce *et al.*, 2015). Mutações na GA 20-oxidase expressa no colmo, como no mutante *sd-1* do arroz, reduzem a estatura de planta sem afetar outros caracteres importantes relacionados ao AG, como o desenvolvimento reprodutivo (Spielmeyer *et al.*, 2002). Além disso, ao contrário dos mutantes de sinalização de AG que envolvem a proteína DELLA, os mutantes biossintéticos de AG são responsivos à aplicação exógena de AG (Ford *et al.*, 2018).

Embora ainda não tenham sido isolados, *Rht18*, *Rht16* e *Rht14* são provavelmente alélicos, sendo que, assim como *Rht18*, *Rht14* está associado ao aumento da expressão de TaGA2ox-A9, enzima que reduz os níveis bioativos de AG e, portanto, o alongamento celular no caule (Haque *et al.*, 2011; Ford *et al.*, 2018; Vikhe *et al.*, 2017; Pearce, 2021). O gene *Rht24* é outro importante gene com sensibilidade ao AG e está localizado no cromossomo 6A, assim como os genes citados anteriormente. Da mesma forma, *Rht24* codifica GA2-oxidase, TaGA2ox-A9, conferindo maior expressão de TaGA2ox-A9 nos colmos, levando à redução do AG bioativo nestes tecidos (Tian *et al.*, 2022). Um locus independente, *Rht12*, também parece agir de maneira semelhante e está associado ao aumento da expressão de GA2ox-A13 (Buss *et al.*, 2020; Pearce, 2021). *Rht12* é um gene dominante de nanismo responsivo ao AG identificado no mutante de trigo Karcagi

522M7K induzido por raios gama (Sun *et al.*, 2018). A maioria dos alelos mutantes com sensibilidade ao AG é dominante e provoca deficiência de AG devido a um bloqueio na via biossintética, fazendo com que esta perca parte de sua função (Herskowitz, 1987). Com isso, o AG endógeno disponível restringe a estatura de planta, já que qualquer possível bloqueio na via biossintética de AG pode levar a uma deficiência ou resultar em uma modificação indireta no metabolismo (Würschum *et al.*, 2017).

Por outro lado, o gene *Rht8*, que é caracterizado pela sensibilidade ao AG pelo fato de que as plantas que possuem o gene respondem à aplicação exógena de AG, não apresenta redução no conteúdo de AG bioativo quando comparado a plantas sem o gene. A partir de análises fisiológicas, é proposto que a redução na estatura de planta causada pela redução no alongamento celular expressa por *Rht8* pode ser explicada possivelmente pela redução na sensibilidade a brassinosteroides (BR) (Gasperini *et al.*, 2012). Mutantes de arroz com problemas na biossíntese ou sinalização de BR expressam fenótipos de nanismo, como é o caso de plantas com o gene mutante *Osdwarf4-1*, que apresenta folhas eretas e leve nanismo sem comprometer o rendimento de grãos. Este fenótipo é devido à perda de função do citocromo P450 (CYP90B2) envolvido na biossíntese de BR (Sakamoto *et al.*, 2006).

2.4 Efeitos pleiotrópicos de genes *Rht* em trigo

2.4.1 Comprimento do coleóptilo e sensibilidade ao ácido giberélico

Quando um gene influencia muitos aspectos do fenótipo, diz-se que é pleiotrópico (Snustad e Simmons, 2017). A redução na estatura é o principal efeito fenotípico associado aos alelos *Rht-B1b* e *Rht-D1b*. Contudo, são descritos efeitos destes alelos e também de outros genes *Rht* em outros caracteres (Gale e Youseffian, 1985; Flintham *et al.*, 1997). Em linhagens com *Rht-B1b* e *Rht-D1b*, os coleóptilos são mais curtos, um efeito importante observado em genótipos portadores de genes *Rht* com insensibilidade ao AG (Trethowan *et al.*, 2001).

Coleóptilos mais curtos em trigo não afetam adversamente o estabelecimento quando as condições iniciais de cultivo são favoráveis, o que explica o fato deste efeito adverso não ter impedido a ampla adoção de cultivares com estatura reduzida contendo *Rht-B1b* ou *Rht-D1b* em grande parte do mundo. No entanto, o comprimento do coleóptilo reduzido pode impedir a emergência quando as condições de umidade são mais restritivas ou quando o equipamento de plantio está mal regulado, situações em que a semeadura

pode estar sendo feita em maior profundidade no solo, levando ao pior estabelecimento de plântulas (Rebetzke *et al.*, 1999a; 2007). Além disso, devido aos alelos *Rht-B1b* e *Rht-D1b* reduzirem o comprimento de células (Keyes *et al.*, 1989) e o tamanho das folhas (Hoogendoorn *et al.*, 1990) em comparação aos alelos selvagens, é também relacionado o baixo vigor inicial, outro fator que afeta o estabelecimento e o crescimento das plântulas (Rebetzke e Richards, 2000).

O gene com sensibilidade ao AG, *Rht8*, demonstra reduzir a estatura em até 12% enquanto que a redução na estatura devido a *Rht-B1b* e *Rht-D1b* é mais expressiva, chegando a 35% (Rebetzke e Richards, 2000; Trethowan *et al.*, 2001). Por outro lado, o efeito de *Rht8* no comprimento do coleóptilo é insignificante (Rebetzke *et al.*, 1999a) ao mesmo tempo que *Rht-B1b* e *Rht-D1b* podem reduzir até 40% (Trethowan *et al.*, 2001). Portanto, com base na ausência de impacto nesta característica, *Rht8* é sugerido como um valioso gene de nanismo para o trigo cultivado em ambientes quentes e secos (Botwright *et al.*, 2005). Cabe destacar também que outros genes com sensibilidade ao AG, como *Rht12*, *Rht14*, *Rht18* e *Rht24*, não estão associados à redução no comprimento do coleóptilo (ao contrário dos alelos que provocam alterações na proteína DELLA) (Ford *et al.*, 2018; Vikhe *et al.*, 2017; Buss *et al.*, 2020; Tian *et al.*, 2022).

Dada a importância do estabelecimento inicial da cultura a campo, a avaliação da sensibilidade ao ácido giberélico e do comprimento do coleóptilo tem sido testada ao longo dos anos em estudos relacionados à caracterização de genes *Rht* devido à relação entre genes com insensibilidade ao AG e coleóptilos menores (Flintham *et al.*, 1997; Rebetzke *et al.*, 2007; Würschum *et al.*, 2017; Mo *et al.*, 2018). A avaliação do comprimento do coleóptilo é feita considerando a medida entre o escutelo até a ponta do coleóptilo (Hakizimana *et al.*, 2000; Yu e Bai, 2010; Xu *et al.*, 2017). Para a avaliação da sensibilidade ao AG, são utilizados dois tratamentos, solução contendo água com AG e somente água, podendo ser aplicados na forma de irrigação em substrato ou por pulverização sobre as folhas. As concentrações de AG utilizadas variam conforme o tipo de aplicação, sendo 5 mg.L⁻¹, quando a aplicação ocorre por pulverização, a 100 mg.L⁻¹, quando a aplicação ocorre por irrigação. A caracterização da sensibilidade ao AG pode ser feita pela avaliação da estatura da plântula, altura de inserção da lâmina da primeira e segunda folha ou diferença da altura de inserção da lâmina da primeira e segunda folha. Um genótipo é considerado sensível ao AG quando as médias de resposta da variável avaliada, através da porcentagem de diferença de crescimento entre os tratamentos com e

sem AG, possuírem diferenças estatísticas significativas (Federizzi *et al.*, 1992; Canci *et al.*, 1997; Pandey *et al.*, 2015).

2.4.2 Número de grãos por espiga

A redução na taxa de desenvolvimento do colmo e do acúmulo de matéria seca em tecidos vegetativos se mostraram como os efeitos primários dos alelos redutores da estatura *Rht-B1b* e *Rht-D1b*. Desde o início do desenvolvimento, há redução na competição do colmo por nutrientes, levando a uma maior proporção de massa seca sendo alocada para as espigas. Com isso, há o aumento da partição de água e nutrientes para a estrutura reprodutiva, resultando em espiguetas mais férteis e, conseqüentemente, favorecendo o aumento no número de grãos por espiga (Youssefian *et al.*, 1992). O incremento no número de grãos é comumente associado aos alelos *Rht-B1b* e *Rht-D1b*. Em cinco populações segregantes desenvolvidas para alelos dos *loci* de insensibilidade ao AG *Rht-B1* ou *Rht-D1* e para o *locus* com sensibilidade a AG *Rht8*, os alelos de nanismo com insensibilidade ao AG foram associados a um aumento médio de 15% no índice de colheita, o que produziu um aumento geral de 13% no rendimento de grãos. O maior rendimento de grãos ocorreu principalmente pelo aumento no número médio de grãos por m² de 13%, já que houve uma redução de apenas 1% no peso de grãos (Rebetzke *et al.*, 2012). Em outro estudo, 95 linhagens com diferentes genótipos *Rht* foram testadas durante cinco anos, onde os *loci Rht* também tiveram um efeito significativo no rendimento de grãos, com as linhagens *Rht-D1b* apresentando maior rendimento médio de grãos (4,03 t ha⁻¹) em comparação com linhagens *Rht-B1b* (3,83 t ha⁻¹) e linhagens do tipo silvestre (3,49 t ha⁻¹). A diferença entre genótipos *Rht* foi resultado do peso de mil grãos e peso de grãos por espiga de linhagens *Rht-D1b* ser superior a linhagens *Rht-B1b* e, em ambos os casos, terem número de grãos por espiga superior às linhagens do tipo silvestre (Hayat *et al.*, 2019).

2.4.3 Dias até a antese

Constatou-se estreita associação de *Rht8* com o gene de insensibilidade a fotoperíodo *Ppd-D1a* (Börner *et al.*, 1993). O *Ppd-D1* está localizado no braço do cromossomo 2DS, assim como o *Rht8*, e desempenha um papel importante na regulação da sensibilidade ao fotoperíodo. O alelo *Ppd-D1a* confere insensibilidade ao fotoperíodo, promovendo o início precoce da floração e pode levar à diminuição da estatura devido a um período de crescimento vegetativo encurtado e à emergência acelerada da espiga (Guo

et al., 2010; Shaw *et al.*, 2012). A combinação de *Rht8* e *Ppd-D1a* provavelmente reduz a estatura e acelera a florescimento (Gasperini *et al.*, 2012). Zhang *et al.* (2019) concluíram que tanto *Rht8* quanto *Ppd-D1a* reduzem a estatura da planta, mas somente *Ppd-D1* reduz o número de dias até o florescimento, logo, não há pleiotropia neste caráter por parte do gene de nanismo.

2.4.4 Qualidade tecnológica dos grãos

Os alelos *Rht* melhoraram a qualidade da panificação através do aumento do número de queda ou *Hagberg Falling Number* (HFN), provocado pela redução na sensibilidade ao AG e na atividade da α -amilase (Gooding *et al.*, 2012). O número de queda reflete a viscosidade de uma pasta de farinha. A viscosidade da solução de farinha depende da quantidade de carboidratos de cadeia longa. Quanto menor a viscosidade, menor o número de queda, que resulta principalmente da quebra dos carboidratos de cadeia longa pela atividade da α -amilase (Pertin, 1964). Além do alongamento celular, proteínas DELLA controlam a síntese de enzimas hidrolíticas na camada de aleurona do grão, como a α -amilase (Richards *et al.*, 2001). Em quatro anos de avaliação, houve benefício no número de queda causado pelos alelos *Rht-B1b* e *Rht-D1b*, que codificam proteínas DELLA truncadas, em distintos *backgrounds* em comparação a linhagens sem sua presença. Além disso, o alelo de nanismo severo *Rht-B1c* teve número de queda ainda mais alto que *Rht-B1b* e *Rht-D1b*, o que pode estar relacionado à redução extrema na atividade da α -amilase, levando à dormência dos grãos e aumento da resistência à germinação na espiga (Wu *et al.*, 2011; Gooding *et al.*, 2012).

2.5 Marcadores de DNA associados a genes *Rht* em trigo

O uso de marcadores moleculares para a detecção e exploração de polimorfismos no DNA fornece um número praticamente ilimitado de informações distribuídas aleatoriamente ao longo do genoma. Há vários tipos de marcadores moleculares, diferindo em seus princípios, metodologias e aplicações. Os marcadores de DNA são divididos em três categorias principais: os baseados em hibridização, os baseados em PCR (*Polymerase Chain Reaction* – Reação em Cadeia da Polimerase) e os baseados em sequenciamento (Turchetto-Zolet *et al.*, 2017).

Alguns genes *Rht* em trigo possuem marcadores moleculares descritos na literatura, principalmente baseados em PCR. Marcadores do tipo microssatélites ou SSR (*Simple Sequence Repeats*) vem sendo amplamente utilizados já que este tipo de marcador baseia-

se na amplificação por PCR de regiões específicas do genoma utilizando um par de *primers locus* específico (Turchetto-Zolet *et al.*, 2017). Estes marcadores amplificam uma classe de sequências repetidas amplamente distribuídas em genomas de plantas, consistindo em repetições em série de 1 a 6 nucleotídeos, flanqueadas por regiões altamente conservadas. São marcadores frequentemente multialélicos, além de segregarem de modo co-dominante (Grover e Sharma, 2016).

Os alelos do gene *Rht1* causam insensibilidade ao AG e expressiva redução na estatura de planta, onde se destacam o *Rht-B1b* e o *Rht-D1b*. Eles possuem marcadores moleculares validados baseados em PCR que detectam suas mutações de ponto (Ellis *et al.*, 2002). Dentro de um conjunto de genótipos formado por 349 genótipos brasileiros, usando marcadores de diagnóstico para o estado alélico nestes dois *loci*, *Rht-B1b* e *Rht-D1b*, 59% dos acessos foram classificados como sendo ‘semi-anões’ em estatura, enquanto que as linhagens restantes que não tinham estes alelos foram classificadas como ‘altas’. Os alelos mutantes *Rht-B1b* ou *Rht-D1b* foram responsáveis pelo fenótipo ‘semi-anão’ em 75% e 25% dos acessos com baixa estatura, respectivamente (Mellers *et al.*, 2020). Outros alelos do gene *Rht1* também possuem marcadores moleculares baseados em PCR descritos, como os alelos *Rht-B1c* (*Rht3*), *Rht-B1e* (*Rht11*) e *Rht-B1p* (*Rht17*), ampliando a gama de marcadores disponíveis para genes de insensibilidade ao AG (Pearce *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2012; Bazhenov *et al.*, 2015).

Recentemente, genes *Rht* com sensibilidade ao AG tiveram marcadores moleculares descritos. Os genes *Rht18*, *Rht24* e *Rht25* foram caracterizados e mapeados, e marcadores moleculares do tipo SSR e CAPS (*Rht18* e *Rht24*, respectivamente) e KASP (*Rht25*) foram identificados. Genes que expressam a baixa estatura com sensibilidade ao AG são úteis em ambientes secos, já que possuem coleótilos maiores, melhor emergência e vigor de plântula. Este grupo de genes fornece alternativas aos genes de insensibilidade ao AG, amplamente utilizados mundialmente em programas de melhoramento (Vikhe *et al.*, 2017; Tian *et al.*, 2017; Mo *et al.*, 2018). Tian *et al.* (2019) mostraram através de uma análise com marcadores em 221 genótipos chineses e outros 95 genótipos introduzidos que *Rht24* foi detectado em uma frequência de 84,2%, superior aos alelos *Rht-B1b* (34,3%), *Rht-D1b* (47%) e *Rht8* (58,8%). Outro ponto importante é que as cultivares japonesas Akakomugi e Norin 10, amplamente conhecidas como doadoras de genes de nanismo, também carregam *Rht24*, o que deve ter espalhado este gene pelo mundo conjuntamente a *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht8*. Curiosamente, a genotipagem de cultivares antigas deste estudo ainda mostrou que o *Rht24* era amplamente utilizado no melhoramento de trigo antes da RV.

O gene de nanismo com sensibilidade reduzida a brassinosteroides, *Rht8*, está intimamente ligado ao marcador molecular SSR Xgwm261, que está associado à amplificação de um fragmento de 192 bp (Korzun *et al.*, 1998). Entretanto, foi demonstrado que muitas linhagens com o alelo Xgwm261 amplificando a banda 192 bp não carregam *Rht8*, concluindo que o marcador só é diagnóstico para a presença desse gene se uma fonte de *Rht8* conhecida estiver presente nos ancestrais da linhagem (Ellis *et al.*, 2007). Ellis *et al.* (2005) também identificaram marcadores moleculares SSR para os genes *Rht4*, *Rht5*, *Rht8*, *Rht9*, *Rht12* e *Rht13*, genes com sensibilidade ao AG que reduzem a estatura de planta adulta sem comprometer o comprimento do coleóptilo.

A identificação de marcadores moleculares associados a genes de baixa estatura é extremamente importante e útil para organizar o germoplasma disponível para o melhoramento deste caráter nos programas de melhoramento. Tal possibilidade, aliada à caracterização fenotípica e por meio da sensibilidade ou insensibilidade ao ácido giberélico, permite planejar cruzamentos de forma a utilizar tais genes em ambientes-alvo específicos.

2.6 Referências

AKSOY, M.; BEGHIN, J. **Global agricultural trade and developing countries**. Washington, DC: World Bank, 2005.

BAZHENOV, M. S. *et al.* Isolation of the dwarfing *Rht-B1p* (*Rht17*) gene from wheat and the development of an allele-specific PCR marker. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 35, [art.] 213, 2015.

BECKMAN, I. **Retrospecto da obra fitotécnica de um geneticista**. Bagé: Estação Experimental de Bagé, 1965.

BORLAUG, N. E. Wheat breeding and its impact on world food supply. *In*: FINLAY, K. W.; SHEPHERD, K. W. (ed.). **Proceedings of the third international wheat genetic symposium**. Sydney: Butterworths Australian Academy of Sciences, 1968. p. 1-36.

BÖRNER, A. *et al.* Pleiotropic effects of genes for reduced (*Rht*) and day-length insensitivity (*Ppd*) on yield and its components for wheat grown in middle Europe. **Plant Breeding**, Berlin, v. 111, p. 204–216, 1993..

BÖRNER, A.; WORLAND A. J. Does the Chinese dwarf wheat variety ‘XN0004’ carry *Rht21*? **Cereal Research Communications**, Szeged, v. 30, p. 25-29, 2002.

BOTWRIGHT, T. L. *et al.* Influence of gibberellin-sensitive *Rht8* dwarfing genes on leaf epidermal cell dimensions and early vigour in wheat (*Triticum aestivum* L.). **Annals of Botany**, Oxford, v. 95, p. 631–639, 2005.

- BUSS, W. *et al.* Overgrowth mutants determine the causal role of gibberellin GA2oxidaseA13 in *Rht12* dwarfism of wheat. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 71, p. 7171-7178, 2020.
- CANCI, P. C. *et al.* Caracteres para identificação de genótipos de trigo sensíveis ao ácido giberélico. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 27, p. 177-182, 1997.
- CHEN, S. *et al.* Characterization of a novel reduced height gene (*Rht23*) regulating panicle morphology and plant architecture in bread wheat. **Euphytica**, Dordrecht, v. 203, p. 583–594, 2015.
- CONAB - COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. Safra 2021/22: quinto levantamento. **Acompanhamento da Safra Brasileira: grãos**, Brasília, DF, v. 9, n. 5, p. 1-101, 2022.
- DABA, S. D. *et al.* Genome-wide association study in historical and contemporary U.S. winter wheats identifies height reducing loci. **The Crop Journal**, Amsterdam, v. 8, p. 243–251, 2020.
- DE MORI, C.; IGNACZAK, J. C. Aspectos econômicos do complexo agroindustrial do trigo. *In*: CUNHA, G. R. *et al.* **Trigo no Brasil: bases para produção competitiva e sustentável**. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2011. cap. 3, p. 41-76.
- ELLIS, M. H. *et al.* “Perfect” markers for the *Rht-B1b* (*Rht1*) and *Rht-D1b* (*Rht2*) dwarfing genes in wheat. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 105, p. 1038–1042, 2002.
- ELLIS, M. H. *et al.* The effect of different height reducing genes on the early growth of wheat. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 31, p. 583-589, 2004.
- ELLIS, M. H. *et al.* Molecular mapping of gibberellin-responsive dwarfing genes in bread wheat. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 111, p. 423-430, 2005.
- ELLIS, M. H. *et al.* A 192bp allele at the Xgwm261 locus is not always associated with the *Rht8* dwarfing gene in wheat (*Triticum aestivum* L.). **Euphytica**, Dordrecht, v. 157, p. 209–214, 2007.
- FEDERIZZI, L. C. *et al.* Genética da insensibilidade ao ácido giberélico em genótipo de trigo com diferentes estaturas. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 27, p. 1183-1193, 1992.
- FEDERIZZI, L. C. *et al.* Melhoramento do trigo. *In*: BORÉM, A. (ed.). **Melhoramento de espécies cultivadas**. Viçosa, MG: UFV, 1999. p. 535-571.
- FELDMAN, M. The origin of cultivated wheat. *In*: ANGUS, J. W.; BONJEAN, A. P. (ed.). **The world wheat book: a history of wheat breeding**. Londres: Intercept, 2001. p. 3-56.
- FLANDRIN, J. L.; MONTANARI, M. (ed.). **História da alimentação**. São Paulo: Estação Liberdade, 1998.

- FLINTHAM, J. *et al.* Optimizing wheat grain yield: effects of *Rht* (gibberellin-insensitive) dwarfing genes. **The Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 128, p. 11–25, 1997.
- FORD, B. A. *et al.* *Rht18* semidwarfism in wheat is due to increased GA 2-oxidaseA9 expression and reduced GA content. **Plant Physiology**, Rockville, v. 177, p. 168–180, 2018.
- GALE, M. D.; YOUSEFFIAN, S. Dwarfing genes in wheat. *In*: RUSSELL, G. E. (ed.). **Progress in plant breeding**. Londres: Butterworth, 1985. p. 1–35.
- GASPERINI, D. *et al.* Genetic and physiological analysis of *Rht8* in bread wheat: an alternative source of semi-dwarfism with a reduced sensitivity to brassinosteroids. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 63, p. 4419–4436, 2012.
- GOODING, M. J. *et al.* Reduced height alleles (*Rht*) and Hagberg falling number of wheat. **Journal of Cereal Science**, London, v. 55, p. 305–311, 2012.
- GROVER, A.; SHARMA, P. C. Development and use of molecular markers: past and present. **Critical Reviews in Biotechnology**, London, v. 36, p. 290–302, 2016.
- GUEDIRA, M. *et al.* Distribution of *Rht* genes in modern and historic winter wheat cultivars from the eastern and central USA. **Crop Science**, Madison, v. 50, p. 1811–1822, 2010.
- GUO, Z. *et al.* Discovery, evaluation and distribution of haplotypes of the wheat *Ppd-D1* gene. **New Phytologist**, Oxford, v. 185, p. 841–851, 2010.
- GWIRTZ, J. A. *et al.* Wheat: more than just a plant. *In*: POPPER, L. *et al.* **Future of flour: a compendium of flour improvement**. Bergen an der Dumme: Agrimedia, 2006.
- HAKIZIMANA, F. *et al.* Repeatability and genotype X environment interaction of coleoptile length measurements in winter wheat. **Crop Science**, Madison, v. 40, p. 1233–1237, 2000.
- HAQUE M. A. *et al.* Genetic mapping of gibberellic acid-sensitive genes for semi-dwarfism in durum wheat. **Cereal Research Communications**, Szeged, v. 39, p. 171–178, 2011.
- HAYAT, H. *et al.* Effects of allelic variation at *Rht-B1* and *Rht-D1* on grain yield and agronomic traits of southern US soft red winter wheat. **Euphytica**, Dordrecht, v. 215, [art.] 172, 2019.
- HEDDEN, P. The genes of the Green Revolution. **Trends in Genetics**, Amsterdam v. 19, p. 5–9, 2003.
- HERSKOWITZ, I. Functional inactivation of genes by dominant negative mutations. **Nature**, London, v. 329, p. 219–222, 1987.

HOOGENDOORN, J. *et al.* Differences in leaf and stem anatomy related to plant height in tall and dwarf wheat (*Triticum aestivum* L.). **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 136, p. 72–77, 1990.

JATAYEV, S. *et al.* Green revolution ‘stumbles’ in a dry environment: dwarf wheat with *Rht* genes fails to produce higher grain yield than taller plants under drought. **Plant, Cell & Environment**, Oxford, v. 43, p. 2355-2364, 2020.

JIA, Q. *et al.* Molecular characterization and functional analysis of barley semi-dwarf mutant Riso no. 9265. **BMC Genomics**, London, v. 16, [art.] 927, 2015.

KEYES, G. J. *et al.* The effect of dwarfing genes *Rht1* and *Rht2* on cellular dimensions and rate of leaf elongation in wheat. **Annals of Botany**, Oxford, v. 64, p. 683–690, 1989.

KONZAK, C. F. A review of semidwarfing gene sources and a description of some new mutants useful for breeding short stature wheats. *In*: FAO; IAEA. **Induced mutations in cross-breeding**. Rome: FAO; Vienna: IAEA, 1976. p. 79-83.

KONZAK, C. F. Mutations and mutation breeding. *In*: HEYNE, E. C. (ed.). **Wheat and wheat improvement**. Madison: American Society of Agronomy, 1987. p. 428–443.

KORZUN, V. *et al.* Genetic analysis of the dwarfing gene (*Rht8*) in wheat. Part I. Molecular mapping of *Rht8* on the short arm of chromosome 2D of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 96, p. 1104-1109, 1998.

LI, A. *et al.* Isolation of a gibberellin-insensitive dwarfing gene, *Rht-B1e*, and development of an allele-specific PCR marker. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 30, p. 1443–1451, 2012.

LORENZETTI, R. **The wheat science**. The green revolution of Nazareno Strampelli. Rome: Ministero per i Beni e le Attività Culturali. Ufficio Centrale per i Beni Archivistici, 2000.

LUMPKIN, T. A. How a gene from Japan revolutionized the world of wheat: CIMMYT’s quest for combining genes to mitigate threats to global food security. *In*: OGIHARA, Y. *et al.* (ed.). **Advances in wheat genetics: from genome to field**. Tokyo: Springer, 2015. p. 13-20.

MATHEWS, K. L. *et al.* Global adaptation of spring bread and durum wheat lines near-isogenic for major reduced height genes. **Crop Science**, Madison, v.46, p. 603–613, 2006.

MELLERS, G. *et al.* Genetic characterization of a wheat association mapping panel relevant to Brazilian breeding using a high-density single nucleotide polymorphism array. **G3:Genes, Genomes, Genetics**, Oxford, v. 10, p. 2229-2239, 2020.

MILACH, S. C. K.; FEDERIZZI, L. C. Dwarfing genes in plant improvement. **Advances in Agronomy**, San Diego, v. 73, p. 35-63, 2001.

MIRANDA, M. Z. *et al.* Qualidade tecnológica de trigo. *In*: CUNHA, G. R.; PIRES, J. L. F.; VARGAS, L. **Trigo no Brasil: bases para produção competitiva e sustentável**. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2011. cap. 15, p. 371-389.

- MO, Y. *et al.* Identification and characterization of *Rht25*, a locus on chromosome arm 6AS affecting wheat plant height, heading time, and spike development. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 131, p. 2021–2035, 2018.
- MORRISON, K. J.; VOGUEL, O. A. **Gaines, a semidwarf winter wheat for the pacific northwest**. Washington, DC: Washington State University, 1962.
- NELSON, S. K.; STEBER, C. M. Gibberellin hormone perception: down regulating DELLA repressors of plant growth and development. *In*: HEDDEN, P.; THOMAS, S. G. (ed.). **The gibberellins**. Chichester: John Wiley, 2016. v. 49, p. 153–187.
- OLIVEIRA NETO, A. A. (org.); SANTOS, C. M. R. (org.). **A cultura do trigo**. Brasília, DF: CONAB, 2017. 218 p.
- PANDEY, M. *et al.* Coleoptile length, gibberellin sensitivity, and plant height variation of durum wheat in Canada. **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, v. 95, p. 1259–1264, 2015.
- PEARCE, S. Towards the replacement of wheat ‘Green Revolution’ genes. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 72, p. 157–160, 2021.
- PEARCE, S. *et al.* Molecular characterization of *Rht-1* dwarfing genes in hexaploid wheat. **Plant Physiology**, Rockville, v. 157, p. 1820–1831, 2011.
- PEARCE, S. *et al.* Heterologous expression and transcript analysis of gibberellin biosynthetic genes of grasses reveals novel functionality in the GA3ox family. **BMC Plant Biology**, London, v.15, [art.] 130, 2015.
- PENG, J. *et al.* ‘Green revolution’ genes encode mutant gibberellin response modulators. **Nature**, London, v. 400, p. 256–261, 1999.
- PENG, Z. S. *et al.* A new reduced height gene found in the tetraploid semi-dwarf wheat landrace Aiganfanmai. **Genetics and Molecular Research**, Ribeirão Preto, v. 10, p. 2349–2357, 2011.
- PERTEN, H. Application of the falling number method for evaluating alpha-amylase activity. **Cereal Chemistry**, St. Paul, v. 41, p. 127–140, 1964.
- PETERSEN, G. *et al.* Phylogenetic relationships of Triticum and Aegilops and evidence for the origin of the A, B, and D genomes of common wheat (*Triticum aestivum*). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, Orlando, v. 79, p. 70–82, 2006.
- PINGALI, P. L. Green revolution: impacts, limits, and the path ahead. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, DC, v. 109, p. 12302–12308, 2012.
- REBETZKE, G. J.; RICHARDS, R.A. Gibberellic acid sensitive dwarfing genes reduce plant height to increase kernel number and grain yield of wheat. **Crop and Pasture Science**, Collingwood, v. 51, p. 235–245, 2000.

REBETZKE, G. J. *et al.* Breeding long coleoptile, reduced height wheats. **Euphytica**, Dordrecht, v. 106, p.159–168, 1999a.

REBETZKE, G. J. *et al.* Genetic improvement of early vigour in wheat. **Australian Journal of Agricultural Research**, East Melbourne, v. 50, p. 291–301, 1999b.

REBETZKE, G. J. *et al.* Quantitative trait loci on chromosome 4B for coleoptile length and early vigour in wheat (*Triticum aestivum* L.). **Australian Journal of Agricultural Research**, East Melbourne, v. 52, p. 1221–1234, 2001.

REBETZKE, G. J. *et al.* Genotypic increases in coleoptile length improves stand establishment, vigour and grain yield of deep-sown wheat. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 100, p. 10–23, 2007.

REBETZKE, G. J. *et al.* Combining gibberellic acid-sensitive and insensitive dwarfing genes in breeding of higher-yielding, sesqui-dwarf wheats. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 127, p. 17-25, 2012.

REINHARDT, D.; KUHLEMEIER, C. Plant architecture. **EMBO Reports**, Oxford, v. 3, p. 846–851, 2002.

REITZ, L. P. Short wheats stand tall. *In*: UNITED STATES. Department of Agriculture. **Yearbook of Agriculture**. Washington, DC: Department of Agriculture, 1968. p. 236-239.

RICHARDS, R. A. The effect of dwarfing genes in spring wheat in dry environments. I. Agronomic characteristics. **Australian Journal of Agricultural Research**, East Melbourne, v. 43, p. 517–527, 1992.

RICHARDS, D. E. *et al.* How gibberellin regulates plant growth and development: a molecular genetic analysis of gibberellin signaling. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 52, p. 67–88, 2001.

SAKAMOTO, T. *et al.* Erect leaves caused by brassinosteroid deficiency increase biomass production and grain yield in rice. **Nature Biotechnology**, New York, v. 24, p. 105–109, 2006.

SALVI, S. *et al.* Nazareno Strampelli, the ‘Prophet’ of the green revolution. **The Journal of Agricultural Science**, London, v. 151, p. 1-5, 2013.

SCHEEREN, P. L. *et al.* Botânica, morfologia e descrição fenotípica. *In*: BORÉM, A.; SCHEEREN, P. L. (ed.). **Trigo: do plantio à colheita**. Viçosa, MG: UFV, 2015. cap. 2, p. 35-55.

SCHEUER, P. M. *et al.* Trigo: características e utilização na panificação. **Revista Brasileira de Produtos Agroindustriais**, Campina Grande, v. 13, p. 211-222, 2011.

SHAW, L. M. *et al.* The impact of photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutations on the photoperiod pathway across the three genomes of hexaploid wheat (*Triticum aestivum*). **The Plant Journal**, Oxford, v. 71, p. 71-84, 2012.

- SIAL, M. A. *et al.* Genetic impact of dwarfing genes (*Rht1* and *Rht2*) for improving grain yield in wheat. **Asian Journal of Plant Sciences**, v. 1, p. 254-256, 2002.
- SINGH, R. P. *et al.* Grain yield and other traits of tall and dwarf isolines of modern bread and durum wheats. **Euphytica**, Dordrecht, v. 119, p. 241–244, 2001.
- SNUSTAD, D. P.; SIMMONS, M. J. **Fundamentos de genética**. 7. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2017.
- SOUSA, C. N. A.; CAIERÃO, E. **Cultivares de trigo indicadas para cultivo no Brasil e instituições criadoras – 1922 a 2014**. 2. ed. rev. e ampl. Brasília, DF: Embrapa, 2014.
- SPIELMEYER, W. *et al.* Semidwarf (*sd-1*), “Green revolution” rice, contains a defective gibberellin 20-oxidase gene. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, DC, v. 99, p. 9043–9048, 2002.
- SPRAY, C. R. *et al.* The dwarf-1 (*dl*) mutant of *Zea mays* blocks three steps in the gibberellin-biosynthetic pathway. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, DC, v. 93, p. 10515–10518, 1996.
- STAPPER, M.; FISCHER, R. A. Genotype, sowing date and plant spacing influence on high-yielding irrigated wheat in southern new south wales. II. growth, yield and nitrogen use. **Australian Journal of Agricultural Research**, East Melbourne, v. 41, p. 997-1019, 1990.
- SUN, T. P. The molecular mechanism and evolution of the GA-GID1-DELLA signaling module in plants. **Current Biology**, London, v. 21, p. 338–345, 2011.
- SUN, L. *et al.* A wheat dominant dwarfing line with *Rht12*, which reduces stem cell length and affects gibberellic acid synthesis, is a 5AL terminal deletion line. **The Plant Journal**, Oxford, v. 97 p. 887-900, 2018.
- THOMAS, S. G. *et al.* DELLA proteins: master regulators of gibberellin responsive growth and development. *In*: HEDDEN, P.; THOMAS, S. G. (ed.). **The gibberellins**. Chichester: John Wiley, 2016. v. 49, p. 189–228.
- THOMAS, S. G. *et al.* Novel *Rht-1* dwarfing genes: tools for wheat breeding and dissecting the function of DELLA proteins. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 68, p. 354-358, 2017.
- TIAN, X. *et al.* Molecular mapping of reduced plant height gene *Rht24* in bread wheat. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 8, [art.] 1379, 2017.
- TIAN, X. *et al.* Preliminary exploration of the source, spread, and distribution of *Rht24* reducing height in bread wheat. **Crop Science**, Madison, v. 59, p. 19-24, 2019.
- TIAN, X. *et al.* *Rht24b*, an ancient variation of TaGA2ox-A9, reduces plant height without yield penalty in wheat. **New Phytologist**, Oxford, v. 233, p. 738-750, 2022.

TRETHOWAN, R. M. *et al.* Coleoptile length variation of near isogenic *Rht* lines of modern CIMMYT bread and durum wheats. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 70, p. 167–176, 2001.

TURCHETTO-ZOLET, A. C. *et al.* **Marcadores moleculares na era genômica: metodologias e aplicações.** Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 2017. 181 p.

USDA - UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE. **World agricultural production.** Washington, DC: USDA, 2022. Disponível em: <https://apps.fas.usda.gov/psdonline/circulars/production.pdf>. Acesso em: 20 fev. 2022.

VELDE, K. V. D. *et al.* N-terminal truncated RHT-1 proteins generated by translational reinitiation cause semi-dwarfing of wheat Green Revolution alleles. **Molecular Plant**, Orlando, v. 14, p. 679-387, 2021.

VIKHE, P. *et al.* Mapping gibberellin-sensitive dwarfing locus *Rht18* in durum wheat and development of SSR and SNP markers for selection in breeding. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 37, [art.] 28, 2017.

WORLAND, A. J. *et al.* The genetical analysis of an induced height mutant in wheat. **Heredity**, London, v. 45, p. 61-71, 1980.

WORLAND, A. J. *et al.* Genetic analysis of the dwarfing gene *Rht8* in wheat. Part II. The distribution and adaptive significance of allelic variants at the *Rht8* locus of wheat as revealed by microsatellite screening. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 96, p. 1110–1120, 1998.

WU, J. *et al.* Dominant and pleiotropic effects of a GAI gene in wheat results from a lack of Interaction between DELLA and GID1. **Plant Physiology**, Rockville, v. 157, p. 2120-2130, 2011.

WÜRSCHUM, T. *et al.* A modern green revolution gene for reduced height in wheat. **The Plant Journal**, Oxford, v. 92, p. 892–903, 2017.

XU, X. *et al.* Genome-wide association study reveals genetic architecture of coleoptile length in wheat. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 130, p. 391–401, 2017.

YAMAGUCHI, S. Gibberellin metabolism and its regulation. **Annual Review Plant Biology**, Palo Alto, v. 59, p. 225–251, 2008.

YANG, T. Z. *et al.* Chromosomal arm location of a dominant dwarfing gene *Rht21* in common wheat variety-XN0004. **Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica**, Yangling, v. 21, p. 13-17, 1993.

YOUSEFFIAN, S. *et al.* Pleiotropic effects of the gibberellin-insensitive *Rht* dwarfing genes in wheat II. Effects on leaf, stem, ear and floret growth. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 28, p. 191–210, 1992.

YU, J. B.; BAI, G. H. Mapping quantitative trait loci for long coleoptile in chinese wheat landrace Wangshuibai. **Crop Science**, Madison, v. 50, p. 43-50, 2010.

ZHANG, K. *et al.* Assessment of the individual and combined effects of *Rht8* and *Ppd-D1a* on plant height, time to heading and yield traits in common wheat. **The Crop Journal**, Amsterdam, v. 7, p. 845-856, 2019.

ZHANG, X. *et al.* Distribution of the *Rht-B1b*, *Rht-D1b* and *Rht8* reduced height genes in autumn-sown Chinese wheats detected by molecular markers. **Euphytica**, Dordrecht, v. 152, p. 109-116, 2006.

3 CAPÍTULO 1

Caracterização da sensibilidade ao ácido giberélico, comprimento do coleóptilo e estatura de planta em um painel de genótipos de trigo e sua relação com a presença de genes *Rht*

3.1 Introdução

O desenvolvimento de cultivares com baixa estatura em trigo hexaploide (*Triticum aestivum* L.) durante a Revolução Verde (RV) foi um marco importante para que pudessem ser alcançados aumentos significativos no rendimento de grãos (Reynolds e Borlaug, 2006). O uso de genes de nanismo no desenvolvimento de cultivares modernas de trigo provou ser uma estratégia eficiente para reduzir a estatura de planta e aumentar a resistência ao acamamento, o índice de colheita e o rendimento de grãos (Evenson e Gollin, 2003). Estes genes são agrupados em duas categorias baseadas na resposta à aplicação exógena de ácido giberélico (AG), podendo ser insensíveis ou sensíveis ao AG (Börner *et al.*, 1987).

Em trigo, atualmente estão descritos e catalogados 27 genes e alelos para redução na estatura (do inglês *Reduced height*, abreviado em *Rht*), denominados genes de nanismo, principalmente responsáveis pela baixa estatura de planta (Mo *et al.*, 2018). Entre eles, os mais comuns em cultivares modernas de trigo são os encontrados nos loci *Rht-B1* e *Rht-D1* nos cromossomos 4B e 4D, respectivamente (Hedden, 2003). Os alelos *Rht-B1b* (*Rht1*) e *Rht-D1b* (*Rht2*) são derivados da cultivar japonesa Norin 10, lançada em 1935, e inibem o alongamento celular devido à insensibilidade ao ácido giberélico, reduzindo até 35% a estatura de planta (Rebetzke e Richards, 2000; Gale e Youssefian, 1985). O uso de marcadores de DNA em um grupo de 220 genótipos de trigo cultivados na China revelou a presença de *Rht-B1b* ou *Rht-D1b* em 70% das análises (Zhang *et al.*, 2006). Em um grupo de cultivares modernas de trigo brando e duro de inverno lançadas após 1964, ou seja, após a introdução dos genes de nanismo, foi detectado que mais de 90% dos genótipos testados carregam *Rht-B1b* ou *Rht-D1b* no leste e centro dos Estados Unidos da América (Guedira *et al.*, 2010). Na América do Sul, em um grupo de 102 genótipos da Argentina, aproximadamente 65% tiveram *Rht-B1b*, *Rht-D1b* ou ambos (Vanzetti *et al.*, 2013). No Brasil, dentro de um conjunto de 558 genótipos, os alelos *Rht-B1b* ou *Rht-D1b* foram detectados em 59% dos acessos (Mellers *et al.*, 2020). Comparado com os alelos do tipo selvagem *Rht-B1a* e *Rht-D1a*, os dois alelos mutantes *Rht-B1b* e *Rht-D1b* têm substituições de um único par de bases que formam um códon de parada prematuro, ocasionando alterações no domínio N-terminal e originando proteínas DELLA truncadas, o que reduz a afinidade com o complexo GID1-AG e reprime a resposta ao AG (Peng *et al.*, 1999; Pearce *et al.*, 2011; Velde *et al.*, 2021).

Os alelos *Rht-B1* e *Rht-D1* têm sido amplamente utilizados desde a RV. Porém, eles apresentam efeito pleiotrópico sobre o vigor inicial das plântulas se as condições de

estabelecimento forem desfavoráveis devido à diminuição no comprimento do coleóptilo quando comparados aos alelos silvestres (Ellis *et al.*, 2004). Visto que o coleóptilo de trigo é uma folha modificada que ajuda a elevar a primeira folha da plântula à superfície do solo, seu comprimento é uma medida fundamental para determinar a profundidade máxima em que as sementes podem ser semeadas (Rebetzke *et al.* 2007). A semeadura profunda é necessária quando ocorre em época de baixa precipitação ou em regiões com baixa precipitação (Schillinger *et al.* 1998), contudo quando genótipos com menor alongação do coleóptilo são associados a uma semeadura profunda pode ocorrer um estabelecimento deficiente do estande, emergência tardia e desenvolvimento lento das folhas iniciais do trigo (Bai *et al.* 2004).

Outros genes de nanismo também têm sido utilizados e promovem efeitos em precursores da via de biossíntese de AG, fazendo com que este grupo seja caracterizado como sensível ao AG. A cultivar japonesa Akakomugi é portadora do gene *Rht8*, localizado no cromossomo 2D e foi introduzida no germoplasma italiano no início do século XX, dando origem à cultivar Mentana (Gale e Youssefian, 1985; Salvi *et al.*, 2013). Esta cultivar foi amplamente utilizada em cruzamentos com cultivares europeias devido a sua boa adaptação ao sul e leste europeu, onde altas temperaturas e seca são normais no verão (Ellis *et al.*, 2004; Zhang *et al.*, 2006; Salvi *et al.*, 2013; Daba *et al.*, 2020) e a partir daí o gene *Rht8* se espalhou pela América do Norte e do Sul, Europa e Ásia. Diferentemente de *Rht-B1b* e *Rht-D1b*, o *Rht8* reduz a estatura da planta sem diminuir a sensibilidade ao AG (Korzun *et al.*, 1998) e, por isso, não afeta o comprimento do coleóptilo (Rebetzke *et al.*, 1999). A partir de análises fisiológicas é proposto que a redução na estatura causada pela redução no alongamento celular expressa por *Rht8* pode ser explicada possivelmente pela redução na sensibilidade a brassinosteroides (Gasperini *et al.*, 2012). Na Inglaterra, constatou-se que o gene *Rht8* reduziu em 10% a estatura da planta (Worland *et al.*, 1998) e que se encontra associado ao gene de insensibilidade ao fotoperíodo *Ppd-D1a* (Börner *et al.*, 1993). No mesmo conjunto de genótipos onde Zhang *et al.* (2006) indicaram que *Rht-B1b* e *Rht-D1b* foram detectados em 70% das análises, *Rht8* foi detectado em 46,8%. Além disso, neste estudo a frequência de *Rht8* se manteve constante ao longo do tempo, quando comparada com cultivares lançadas antes e depois de 1990. *Rht8* está intimamente ligado ao marcador de DNA SSR (*Simple Sequence Repeats*) Xgwm261 e está associado à amplificação de um fragmento de 192 pb (Korzun *et al.*, 1998). Por meio deste marcador, verificou-se que o *Rht8* foi detectado em 11% do

germoplasma de trigo de inverno norte-americano testado (Guedira *et al.*, 2010), enquanto que os alelos *Rht-B1b* ou *Rht-D1b* foram detectados em 90% deste germoplasma.

Os genes de nanismo *Rht18* e *Rht24*, localizados no cromossomo 6A, reduzem a estatura através da regulação positiva da região de codificação TaGA2oxA9 que aumenta a expressão de enzima metabólica GA 2-oxidase (GA2oxA9) nos colmos. Esta enzima metaboliza intermediários biossintéticos de AG em produtos inativos, reduzindo efetivamente a quantidade de AG bioativo (GA₁). A análise funcional da proteína GA2oxA9 demonstrou que a mesma converte o intermediário GA₁₂ no metabólito inativo GA₁₁₀. Com isso, o aumento da expressão de GA2oxA9 devido à presença destes genes resulta em uma redução tanto no conteúdo de GA bioativo quanto da estatura da planta sem os efeitos negativos sobre o comprimento do coleóptilo e vigor das plântulas (Würschum *et al.*, 2017; Ford *et al.*, 2018; Tian *et al.*, 2022). Por meio de uma análise com marcadores de DNA em 221 genótipos chineses e 95 genótipos introduzidos, Tian *et al.* (2019) mostraram que *Rht24* foi detectado em 84,2% dos genótipos, frequência maior que os alelos *Rht-B1b* (34,3%), *Rht-D1b* (47%) e *Rht8* (58,8%). Outro ponto importante é que as cultivares japonesas Akakomugi e Norin 10 também carregam *Rht24*, o que pode ter espalhado este gene pelo mundo conjuntamente a *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht8*. Considerando que o conjunto de genótipos avaliados no presente estudo é composto em sua maioria por genótipos adaptados ao subtropical, cabe destacar que somente 14,5% foram avaliados em estudos prévios, com diagnóstico de apenas *Rht-B1b* e *Rht-D1b* (Vanzetti *et al.*, 2013; Mellers *et al.*, 2020). Dentro deste contexto, o objetivo deste estudo foi caracterizar a sensibilidade ao ácido giberélico, comprimento do coleóptilo e estatura de planta em um conjunto de 186 genótipos de trigo hexaploide predominantemente brasileiro e verificar a presença de cinco genes *Rht* por meio do uso de marcadores de DNA diagnósticos neste mesmo conjunto de genótipos.

3.2 Material e métodos

3.2.1 Germoplasma utilizado

Um conjunto de 186 genótipos de trigo hexaploide de primavera e facultativo foi selecionado no banco ativo de germoplasma de trigo da Biotrigo Genética para este estudo. Esta coleção é composta por genótipos de diferentes obtentores, originários do Brasil, Argentina, França, Estados Unidos da América, China, México, Canadá e Bolívia, lançados comercialmente entre 1940 e 2021 (Apêndice 1).

3.2.2 Medição da sensibilidade ao ácido giberélico

A metodologia utilizada no experimento foi baseada em Canci *et al.* (1997) e Pandey *et al.* (2015), com algumas modificações. O experimento foi conduzido no delineamento experimental em blocos casualizados, com três repetições que corresponderam a três épocas de instalação e condução do experimento. A condução ocorreu em casa-de-vegetação sob condições ambientais de temperatura e radiação solar, com suprimento de água por meio de irrigação. A superação de dormência das sementes foi feita por meio de calor, expondo as sementes à temperatura de 38°C por 13 dias. A seguir, as sementes foram desinfestadas com hipoclorito de sódio a 1% de cloro ativo por um minuto, lavadas com água destilada e colocadas para germinar em placas de Petri mantidas em câmara de crescimento a 25°C. Após dois dias, cinco sementes pré-germinadas de cada genótipo foram semeadas na profundidade de 2 cm em copos plásticos (13 cm x 10 cm) contendo substrato e desbastadas para três plantas após o estabelecimento. A unidade experimental foi, portanto, composta por três plantas em cada copo, os quais foram alocados em bandejas plásticas, cada uma contendo um dos dois tratamentos: controle (irrigação com água destilada) e tratamento com AG (irrigação com solução de ácido giberélico a 100 mg.L⁻¹). Os tratamentos com e sem ácido giberélico foram aplicados por meio da deposição da solução ou somente da água diretamente no substrato dos copos a cada 48 horas, de forma a manter a umidade alta e constante desde o plantio até o fim das avaliações. A estatura das plantas foi avaliada dez dias após o transplante das mudas em ambos os tratamentos, correspondendo a distância entre a superfície de substrato e a extremidade apical da primeira folha. A sensibilidade ao ácido giberélico (SAG) foi medida como a porcentagem da diferença no crescimento das plantas tratadas com 100 mg.L⁻¹ de AG em relação ao mesmo genótipo no tratamento controle (água destilada), com base na seguinte fórmula:

$$\text{SAG (\%)} = ((\text{EPT} - \text{EPC}) / \text{EPC}) * 100$$
, onde SAG (%) é a porcentagem de resposta à aplicação exógena de AG, EPT é a estatura das plantas tratadas com AG e EPC é a estatura das plantas controle.

3.2.3 Medição do comprimento do coleóptilo

O comprimento do coleóptilo (CC) foi avaliado por meio do protocolo de germinação em papel umedecido com algumas modificações (Hakizimana *et al.*, 2000; Yu e Bai, 2010; Xu *et al.*, 2017). O experimento foi conduzido no delineamento inteiramente

casualizado, com quatro repetições para cada genótipo. A superação de dormência das sementes foi feita por meio de calor, expondo as mesmas à temperatura de 38°C por 13 dias. A seguir, as sementes foram desinfestadas com hipoclorito de sódio a 1% de cloro ativo por um minuto e lavadas com água destilada. O papel de germinação foi umedecido em água destilada na proporção de 2,5 vezes o peso do papel. Cada repetição correspondeu a dez sementes grandes, uniformes e de aparência saudável para cada genótipo, dispostas em linha reta a 1 cm de distância entre si e a 7 cm da parte de baixo do papel de germinação com a extremidade de todas voltadas na mesma direção, para baixo. Este foi dobrado e enrolado suavemente sem alterar a posição das sementes, amarrado com um elástico e disposto verticalmente em envelopes feitos com plástico preto. Logo após, os rolos de papel germinador foram colocados em uma câmara de crescimento sem luz a 20°C com umidade relativa de 100% por 12 dias. A temperatura de germinação tem grande influência no comprimento do coleóptilo. Por isso, foi utilizada a temperatura de 20°C, que é descrita como a que possibilita a melhor expressão do potencial genético para o comprimento do coleóptilo (Trethowan *et al.*, 2001). Já a ausência de luz objetivou dar condições para que cada genótipo expressasse o seu maior potencial de alongação do coleóptilo, uma vez que a luz inibe este processo. Após os 12 dias de germinação, os coleóptilos foram suavemente alinhados verticalmente para que o comprimento fosse medido (em centímetros) com uma régua, considerando a distância do escutelo até a ponta do coleóptilo. O intervalo de medição dentro de uma mesma repetição não ultrapassou quatro horas para minimizar erros de medição entre genótipos.

3.2.4 Medição da estatura de planta

A avaliação da estatura de planta (EP) dos genótipos foi realizada em experimentos conduzidos a campo em três ambientes distintos que correspondem a combinações de ano e local. Em cada um dos ambientes, os experimentos foram conduzidos no delineamento experimental de blocos casualizados com três repetições. Em 2020 e 2021 os genótipos foram avaliados na estação experimental da Biotrigo Genética, localizada em Passo Fundo, RS, Brasil e em 2021 a estatura de planta também foi avaliada na estação experimental da Biotrigo Genética em Chacabuco, província de Buenos Aires, Argentina. No primeiro experimento conduzido em Passo Fundo, semeado em 19 de junho de 2020 (PF_20), a unidade experimental correspondeu a uma linha de 1 metro de comprimento para cada genótipo com espaçamento de 0,3 m entre linhas. No segundo ano, o experimento em Passo Fundo foi semeado em 08 de julho de 2021 (PF_21) e em Chacabuco foi semeado

em 24 de junho de 2021 (CH_21) e em ambos a unidade experimental correspondeu a três linhas de dois metros de comprimento para cada genótipo com espaçamento de 0,17 m entre linhas. Nos três ambientes, a densidade de semeadura foi de três gramas de semente por metro linear. A adubação de base foi de 300 kg ha⁻¹ (05-23-30) e a adubação de cobertura no perfilhamento foi de 180 kg ha⁻¹ (45-00-00).

Nos dois anos, a estatura de planta foi avaliada 21 dias após a antese, em cinco plantas selecionadas aleatoriamente em cada unidade experimental e medida da superfície do solo até a ponta da espiga (excluindo aristas) do colmo mais alto da planta, gerando a média de cada genótipo por unidade experimental. (Rebetzke *et al.*, 1999; Yu e Bai, 2010).

3.2.5 Comportamento das cultivares brasileiras por período de registro

A partir do ano de lançamento dos genótipos mostrados no Apêndice 1, foram destacadas apenas as cultivares brasileiras presentes no estudo com data de registro disponível no Registro Nacional de Cultivares (MAPA, 2022). Com isso, as cultivares foram separadas em grupos de períodos de registro para cálculo de uma média geral do grupo para sensibilidade ao AG, comprimento do coleótilo e estatura de planta nos três ambientes (Tabela 3). Os grupos corresponderam às cultivares registradas pré-RV (antes de 1965) e durante as décadas de 1980, 1990, 2000, 2010 e 2020.

3.2.6 Detecção de genes de nanismo por meio de marcadores moleculares

Cinco genes de nanismo foram investigados neste estudo: *Rht-B1b*, *Rht-D1b*, *Rht8*, *Rht18* e *Rht24*, e sua presença ou ausência nos genótipos de trigo estudados foi verificada pelo uso de marcadores moleculares diagnósticos (Tabelas 1 e 2). Esta parte do trabalho foi conduzida por meio da contratação dos serviços genômicos da GENeTyC, que realizou a extração, quantificação e homogeneização de DNA e triagem com os marcadores moleculares diagnósticos supracitados. A GENeTyC está presente no Centro de Recursos Naturales Renovables de la Zona Semiárida (CERZOS) do Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) da Universidad Nacional del Sur, localizada em Bahía Blanca, província de Buenos Aires, Argentina. As amostras enviadas para genotipagem continham tecido vegetal da primeira folha de cada genótipo, obtido a partir do cultivo de sementes em bandeja plástica com células individuais. Para o envio, as amostras foram alocadas em poços de uma micro placa (Axygem, placas de poço profundo de 1.1 mL, 96 poços redondos), vedada com fita micropore.

Os marcadores moleculares que foram testados no conjunto de genótipos do estudo são baseados em reações específicas de PCR em termociclador PCR Max. O marcador do tipo SSR (*Simple Sequence Repeat*) para o gene *Rht8* foi visualizado em gel de agarose e para o *Rht18* em gel de acrilamida e os marcadores do tipo CAPS (*Cleaved Amplified Polymorphic Sequence*) para *Rht24* tiveram química fornecida pela Promega. O marcador do tipo KASP (*Kompetitive Allele-Specific PCR*) para *Rht-B1b* e *Rht-D1b* teve química fornecida pelo Grupo LGC. A leitura das amostras foi realizada em um leitor de placas PHERAStar Plus SNP (BGM Labtech).

TABELA 1. Genes *Rht* com sensibilidade ao AG, nome dos marcadores e tipo, sequência e orientação dos pares de *primers* utilizados para amplificação e tamanho do fragmento de PCR dos genes *Rht* investigados.

Gene	Marcador	Tipo	Orientação 5' - 3' <i>Forward</i> (Direta)	Orientação 5' - 3' <i>Reverse</i> (Reversa)	Fragmento de PCR (pb)	Literatura
<i>Rht8</i>	WMC503	SSR	GCAATAGTTCCTCCGCAA GAAAAG	ATCAACTACCTCCAG ATCCCGT	275	Ellis <i>et al.</i> , 2005*
<i>Rht18</i>	S470865SSR4F1S 470865SSR4R1	SSR	CTCAAGTAGTACTAGG CACGAACAAAT	TACCTACCGCGCCG AGCACC	225	Vikhe <i>et al.</i> , 2017**
<i>Rht24</i>	TaFAR-F TaFAR-CAPS-R	CAPS	CCCATACTACTCTGGA ACTTGCCCATCTC	ATATTTACCAACTCC TGGGATGTCCCAAC A	278	Tian <i>et al.</i> , 2017***
<i>Rht24</i>	TaAP2-F TaAP2-R	CAPS	GGTTAGAACATTATAT TATTAATTACTGGTTG ATTCTTATATTG	CTCGTATGAACAAG TAATTCAATTCAATT ATAAATAAGTC	258	Tian <i>et al.</i> , 2017****

pb= pares de bases.

* O marcador escolhido para diagnóstico de *Rht8* foi WMC503 (Ellis *et al.*, 2005), já que o marcador Xgwm261 (Korzun *et al.*, 1998) nem sempre é diagnóstico para a presença deste gene.

** Os marcadores utilizados não são os mesmos citados no artigo, desenvolvidos pelo grupo de Parimal Vikhe e Ravindra Patil. Os autores sugeriram os marcadores descritos na tabela, utilizando a cultivar Cappeli como controle positivo.

*** O fragmento pré-digerido para o marcador TaFAR foi de 278 pb. Após digestão com a enzima (Nla III), o peso molecular do fragmento obtido nos genótipos altos foi de 250bp e 28bp, e nos baixos foi de 278bp.

**** A banda de PCR de pré-digestão do marcador TaAP2 mostrou um peso molecular de 682 pb. Os autores explicam que após digestão com a enzima MseI, o peso molecular do fragmento obtido nos genótipos baixos deve ser de 258 pb. Já o peso molecular do fragmento nos genótipos altos é de 103 e 155 pb.

TABELA 2. Genes *Rht* com insensibilidade ao AG, nome dos marcadores do tipo KASP e sequência dos *primers* para amplificação.

Gene	Marcador	FAM <i>primer</i>	HEX <i>primer</i>	Common <i>primer</i>	FAM	HEX	Literatura
<i>Rht-B1b</i>	Rht-B1 SNP	CCCATGGCCAT CTCCAGCTG	CCCATGGCCAT CTCCAGCTA	TCGGGTACAA GGTGCGGGCG	<i>Wild Type</i>	<i>Dwarf</i>	Rasheed <i>et al.</i> , 2016
<i>Rht-D1b</i>	Rht-D1 SNP	CATGGCCATCT CGAGCTGCTC	CATGGCCATCT CGAGCTGCTA	CGGGTACAAG GTGCGCGCC			

3.2.7 Análise estatística

Os dados fenotípicos de sensibilidade ao ácido giberélico (SAG), avaliados no delineamento experimental de blocos casualizados, foram analisados com base no seguinte modelo estatístico:

$$y_{ij} = \mu + G_i + B_j + e_{ij}$$

Onde y_{ij} foi a observação fenotípica de i -ésimo genótipo no j -ésimo bloco, μ é a média geral, G_i é o efeito do i -ésimo genótipo, B_j é o efeito do j -ésimo bloco e e_{ij} refere-se ao erro residual.

Para o comprimento do coleóptilo (CC), avaliado em delineamento completamente casualizado, os dados foram analisados com base no seguinte modelo estatístico:

$$y_{ij} = \mu + G_i + e_{ij}$$

Onde y_{ij} foi a observação fenotípica de i -ésimo genótipo na j -ésima repetição, μ é a média geral, G_i é o efeito do i -ésimo genótipo e e_{ij} refere-se ao erro residual.

Os dados fenotípicos da estatura de planta, avaliados em dois anos e dois locais com o delineamento experimental de blocos casualizados, foram analisados com base no seguinte modelo estatístico, considerando-se fixos os efeitos de genótipo e ambiente:

$$y_{ijk} = \mu + G_i + A_j + GA_{ij} + B_k : A_j + e_{ijk}$$

Onde y_{ijk} foi a observação fenotípica de i -ésimo genótipo no j -ésimo ambiente, no k -ésimo bloco, μ é a média geral, G_i é o efeito do i -ésimo genótipo, A_j é o efeito de j -ésimo ambiente, GA_{ij} é o efeito da interação entre o i -ésimo genótipo e a j -ésimo ambiente, $B_k : A_j$ é o efeito do k -ésimo bloco no j -ésimo ambiente e e_{ijk} refere-se ao erro residual.

As análises estatísticas foram realizadas por meio do programa R (R Core Team, 2020). Os dados fenotípicos de sensibilidade ao AG, comprimento do coleóptilo e estatura de planta foram submetidos inicialmente aos testes de normalidade e, posteriormente, à análise de variância (ANOVA). Com diferença entre os tratamentos, os dados foram submetidos ao teste de agrupamento de médias de Scott-Knott. Para a análise de variância e teste de Scott-Knott utilizou-se o pacote *Agricolae* v.1.3-5 (Mendiburu, 2021).

Gráficos boxplots foram obtidos para mostrar a distribuição dos genótipos para cada uma das variáveis fenotípicas avaliadas. Os boxplots foram gerados com o pacote *ggplot2* (Wickham, 2016).

Os dados de marcadores moleculares foram utilizados para atestar a presença ou ausência dos cinco genes *Rht* investigados. De posse destes dados, os genótipos portadores do mesmo alelo ou grupos de alelos foram agrupados e a média de cada grupo obtida foi utilizada em uma nova análise para comparação de médias pelo teste de Duncan para verificar diferença significativa e o impacto da presença de determinado alelo ou grupos de alelos sobre as características avaliadas. Para o teste de Duncan utilizou-se o pacote *Agricolae* v.1.3-5 (Mendiburu, 2021). As médias das variáveis fenotípicas avaliadas foram

utilizadas em uma análise de correlação de Pearson entre as variáveis fenotípicas. As correlações de Pearson foram estimadas com a função *cor.test*.

As médias de genótipos brasileiros com ano de registro disponível foram utilizadas em análises de regressões lineares simples para demonstrar o comportamento das variáveis fenotípicas avaliadas (variáveis dependentes) no decorrer dos períodos históricos em que estas foram registradas (variáveis independentes). Análises de regressões lineares múltiplas utilizando as variáveis fenotípicas avaliadas (variáveis dependentes) e os grupos de genótipos para cada variação ou combinação *Rht* (variáveis independentes) foram utilizadas para descrever o quanto cada variável fenotípica foi impactada pela presença de genes *Rht* e suas combinações.

3.3 Resultados

O conjunto de 186 genótipos avaliados apresentou variabilidade genética para sensibilidade ao ácido giberélico, comprimento do coleótilo e estatura de planta, como pode ser constatado pela alta significância do efeito de genótipo nas análises de variância (Apêndices 2 e 3). No caso da estatura de planta, houve também efeito altamente significativo de ambiente e da interação genótipo x ambiente (Apêndice 3), o que indica que a estatura média dos genótipos diferiu conforme o ambiente (ano e local) de avaliação. A seguir, serão apresentados os dados das médias dos genótipos para cada uma das características fenotípicas avaliadas.

3.3.1 Sensibilidade ao ácido giberélico

Os genótipos estudados apresentaram uma variação altamente significativa na resposta ao AG (Apêndice 2), com variação de valores desde 2,9% na resposta ao AG no acesso 101, estadunidense, até 143,9% no acesso 39, linhagem brasileira da Biotrigo (Apêndice 1). A média geral de resposta ao ácido giberélico dos 186 genótipos foi de 35,4% (linha tracejada - Figura 1) e o desvio padrão foi de 23,15%. Na Figura 1, é possível observar a dispersão dos valores de resposta à aplicação de AG, onde nota-se que 75% dos genótipos têm média superior a 22%. Apesar disso, 50% dos genótipos possuem valores abaixo de 38% de resposta à aplicação de AG. Com isso, a grande maioria dos genótipos oscilou em uma faixa intermediária de resposta à aplicação de AG. Nos outliers acima do limite máximo, estão presentes 22 genótipos que apresentaram alta resposta à aplicação de AG, com valores de crescimento superiores a 65% do controle. Entre eles, encontram-se algumas linhagens da Biotrigo e também genótipos introduzidos como SUMAI 3 (China),

acesso 70 e acesso 81 (Argentinos) e genótipos de trigo locais mais antigos. O agrupamento de médias realizado pelo teste de Scott-Knott dividiu os genótipos em quatro grupos distintos (Apêndice 1), sendo que o primeiro grupo apresentou altíssima resposta ao AG (143,9%) e teve somente o acesso 39. O segundo grupo também apresentou uma alta resposta ao AG que variou de 114,07% a 93,83% e foi composto por oito genótipos, dentre eles a cultivar TBIO Energia II (107,7%), voltada à produção animal para silagem e pré-secados. O terceiro grupo teve uma resposta ao AG que variou de 90,53% a 66,23% e foi composto por 13 genótipos, dentre eles as cultivares pré-RV Toropi (77,6%) e Frontana (68,7%), além de cultivares da Embrapa, como BRS 404 (90,5%). Já o quarto e último grupo foi composto por todos os demais genótipos, que apresentaram uma porcentagem de diferença de crescimento em relação ao controle de 55,13% ou menos. Este grupo foi o mais numeroso, composto por 164 genótipos, o que sugere que a maioria dos genótipos de trigo estudados apresenta resposta moderada a baixa ao AG (Figura 1). Isto pode ser um indicativo de que tais genótipos devem ser portadores de, pelo menos, um dos alelos de insensibilidade ao AG avaliados neste estudo.

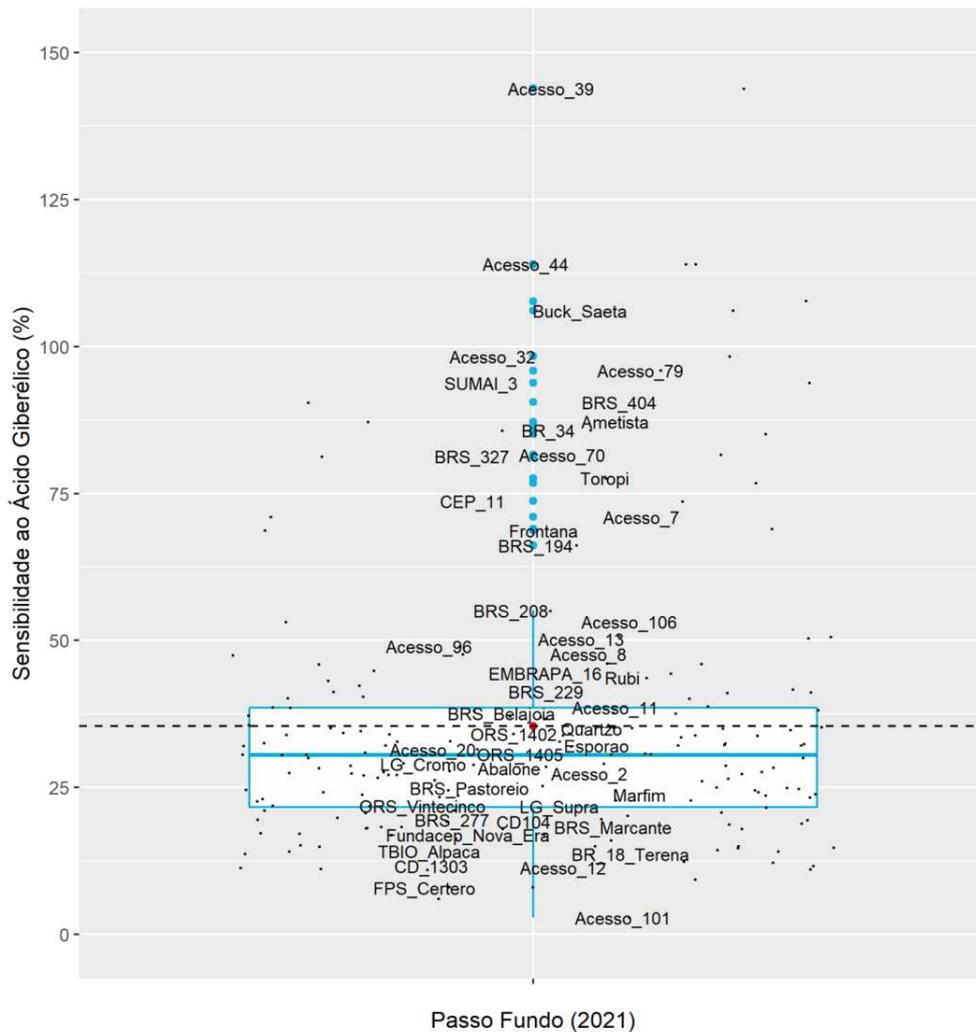


FIGURA 1. Gráfico boxplot para o caráter sensibilidade ao ácido giberélico (%) avaliada em 186 genótipos de trigo hexaploide. Pontuações representam os genótipos. Porto Alegre, RS, 2022.

3.3.2 Comprimento do coleóptilo

Os genótipos estudados apresentam uma variação altamente significativa para o comprimento do coleóptilo (Apêndice 2), com valores de 3,4 cm no acesso 101 até 11,8 cm na cultivar BRS 194 (Apêndice 1). A média geral de comprimento do coleóptilo dos 186 genótipos foi de 7,13 cm (linha tracejada - Figura 2) e o desvio padrão foi de 1 cm. Na Figura 2, é possível observar a dispersão dos dados, onde 75% dos genótipos tiveram coleóptilo entre 6,5 a 9 cm, mas 50% dos dados tiveram coleóptilo no curto intervalo de 6,5 e 7,6 cm. Além disso, apenas cinco genótipos são caracterizados como outliers acima do máximo, sendo o acesso 60, linhagem argentina da Biotrigo, e as cultivares CEP 11, BRS 327, Buck Saeta e BRS 194. Somente um genótipo foi caracterizado como outlier abaixo do mínimo, com coleóptilo de 3,4 cm, o acesso 101. No teste de agrupamento de médias pelo teste de Scott-Knott, houve a separação dos genótipos em 17 grupos, sendo

que o primeiro grupo apresentou comprimento do coleóptilo superior a 11,4 cm, composto pelas cultivares Buck Saeta e BRS 194. A cultivar BRS 404, indicada para cultivo em sequeiro com adaptação à região quente-seca do Cerrado no Brasil Central, lançada em 2015, é a cultivar mais recente entre os genótipos com maiores coleóptilos, com 8,84 cm. A cultivar TBIO Aton, lançada em 2018, é outra cultivar recomendada para cultivo na mesma região que aparece em sequência, com 8,37 cm. Mais cultivares da Biotrigo Genética estão listadas entre os genótipos com coleóptilos acima da média geral do estudo, como TBIO Audaz (8,24 cm), TBIO Ponteiro (8,06 cm) e TBIO Toruk (7,36 cm). É importante destacar que os três grupos com menor comprimento do coleóptilo, compostos por 19 genótipos com valor inferior 6,11 cm, têm presença majoritária de genótipos estrangeiros, principalmente originários da Argentina.

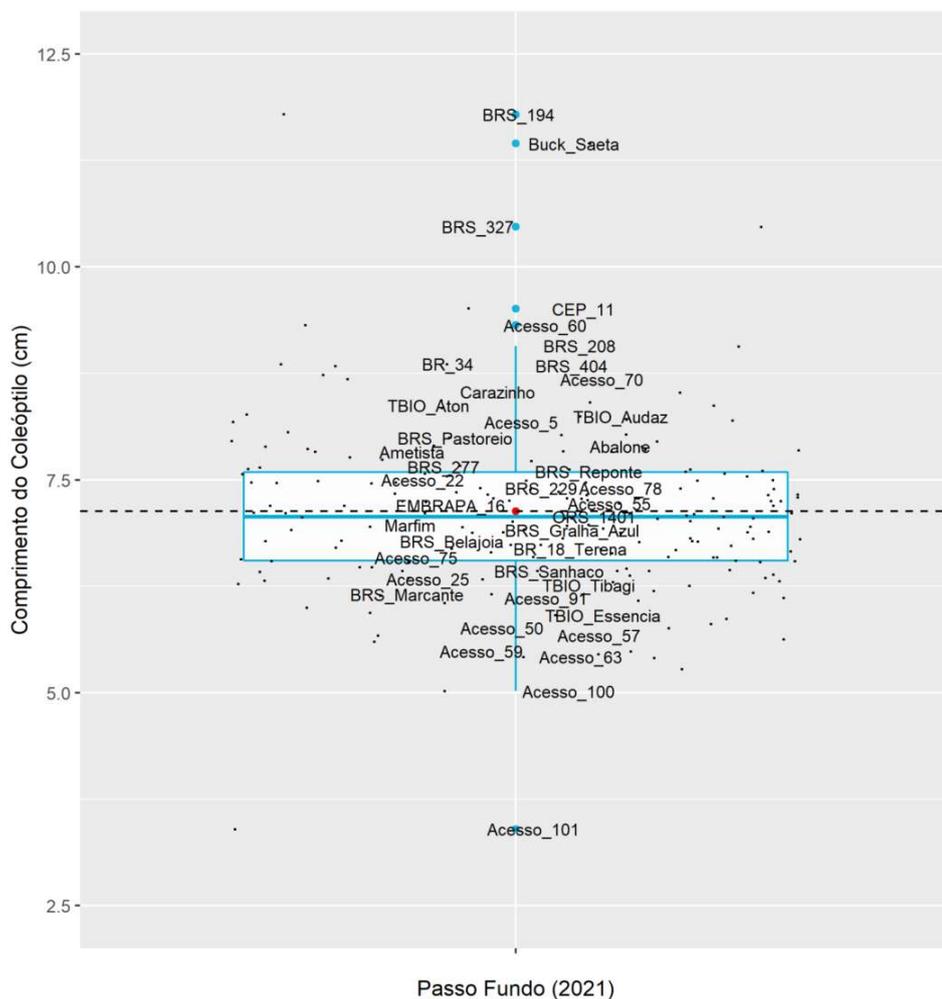


FIGURA 2. Gráfico boxplot para o caráter comprimento do coleóptilo (cm) avaliado em 186 genótipos de trigo hexaploide. Pontuações representam os genótipos. Porto Alegre, RS, 2022.

3.3.3 Estatura de planta

A estatura de planta foi avaliada em um grupo menor de genótipos (179) pelo fato de não ter sido possível obter semente em quantidade para estas avaliações para todos os genótipos do estudo em todos os ambientes. Esta característica foi avaliada em três ambientes e, pela análise de variância, pode-se observar que os genótipos estudados apresentaram variação altamente significativa para este caráter, assim como os ambientes e a interação entre genótipos e ambientes (Apêndice 3). Os dados médios de cada genótipo estudado nos três ambientes são mostrados no Apêndice 1. Em Passo Fundo, os valores variaram de 26 cm no acesso 101 até 106,3 cm na cultivar Toropi em 2020 e de 29 cm até 118,7 cm, também nestas cultivares, em 2021, indicando um maior crescimento no segundo ano do experimento neste local. Em Chacabuco, os valores variaram de 34,7 cm no acesso 101 até 117,4 cm na cultivar Frontana em 2021. A média geral de estatura de planta nos três ambientes foi de 79,2 cm (linha tracejada - Figura 3). O ambiente com a menor média de estatura de planta foi Passo Fundo em 2020 com 73,44 cm, inferior à média geral e com desvio padrão de 9,3 cm. Por outro lado, a média de estatura em Passo Fundo em 2021 foi de 84,29 cm, a mais alta entre os três ambientes, além de ser superior à média geral, com desvio padrão de 10,3 cm. Já a média de estatura de planta em Chacabuco foi de 79,9 cm, muito próxima à média geral, com desvio padrão de 9,8 cm. Na Figura 3, é possível observar que as dispersões dos dados seguiram tendências parecidas nos três ambientes avaliados, com concentração de dados em valores de porte médio de estatura de planta. Em Chacabuco, 50% dos genótipos tiveram médias variando entre aproximadamente 73 a 85 cm, Passo Fundo (2020) entre 67 a 78 cm e Passo Fundo (2021) entre 77 e 89 cm. As cultivares Frontana e Toropi foram caracterizadas como outliers acima do máximo nos três ambientes enquanto que o acesso 101 foi caracterizado como outlier abaixo do mínimo. A partir do teste de agrupamento de médias de estatura de planta pelo teste de Scott-Knott houve a separação dos genótipos em 10 grupos em Passo Fundo em 2020 e 2021 e em 11 grupos em Chacabuco em 2021.

Com base na análise da variância, como já foi citado, pode ser constatado o efeito significativo de ambiente e interação altamente significativa entre genótipos e ambientes. Em um grupo formado por 100 genótipos, as médias de estatura de planta avaliadas em Passo Fundo e em Chacabuco em 2021 não foram significativamente diferentes. Destes, 92 genótipos têm médias estatisticamente maiores que suas respectivas médias avaliadas em Passo Fundo em 2020, cita-se entre eles as cultivares OR 1, Rubi, TBIO Sossego e TBIO Audaz. Os demais oito genótipos não possuem diferença significativa entre as três médias,

com destaque para as cultivares TBIO Toruk e BRS Guamirim. Em outro grupo composto por 75 genótipos, as médias avaliadas em Passo Fundo em 2021 foram significativamente superiores às médias avaliadas em Chacabuco em 2021 e em Passo Fundo em 2020. Destes, 56 genótipos não apresentaram diferença estatística entre as médias avaliadas em Chacabuco em 2021 e em Passo Fundo em 2020, entre eles estão as cultivares Ônix, Fundacep Nova Era, Fundacep 52, Quartzo, TBIO Sinuelo e TBIO Ponteiro. Outros 18 genótipos têm como a menor média a de Passo Fundo em 2020, entre eles as cultivares Pampeano e TBIO Sintonia. Ainda, em apenas um genótipo as médias avaliadas em Chacabuco em 2021 foram inferiores às médias avaliadas em Passo Fundo em 2020 e 2021, cita-se o acesso 41, linhagem brasileira da Biotrigo. Mais uma situação ocorreu com somente dois genótipos, onde as médias avaliadas em Chacabuco em 2021 foram maiores que as médias avaliadas em Passo Fundo em 2021, que são estatisticamente superiores as médias em Passo Fundo em 2020, cita-se o acesso 105 (Canadá). Por fim, somente em outros dois genótipos, as médias das avaliações em Chacabuco em 2021 foram maiores que as avaliações em Passo Fundo em 2020 e 2021, que não são estatisticamente diferentes entre, cita-se as cultivares TBIO Astro e o acesso 101.

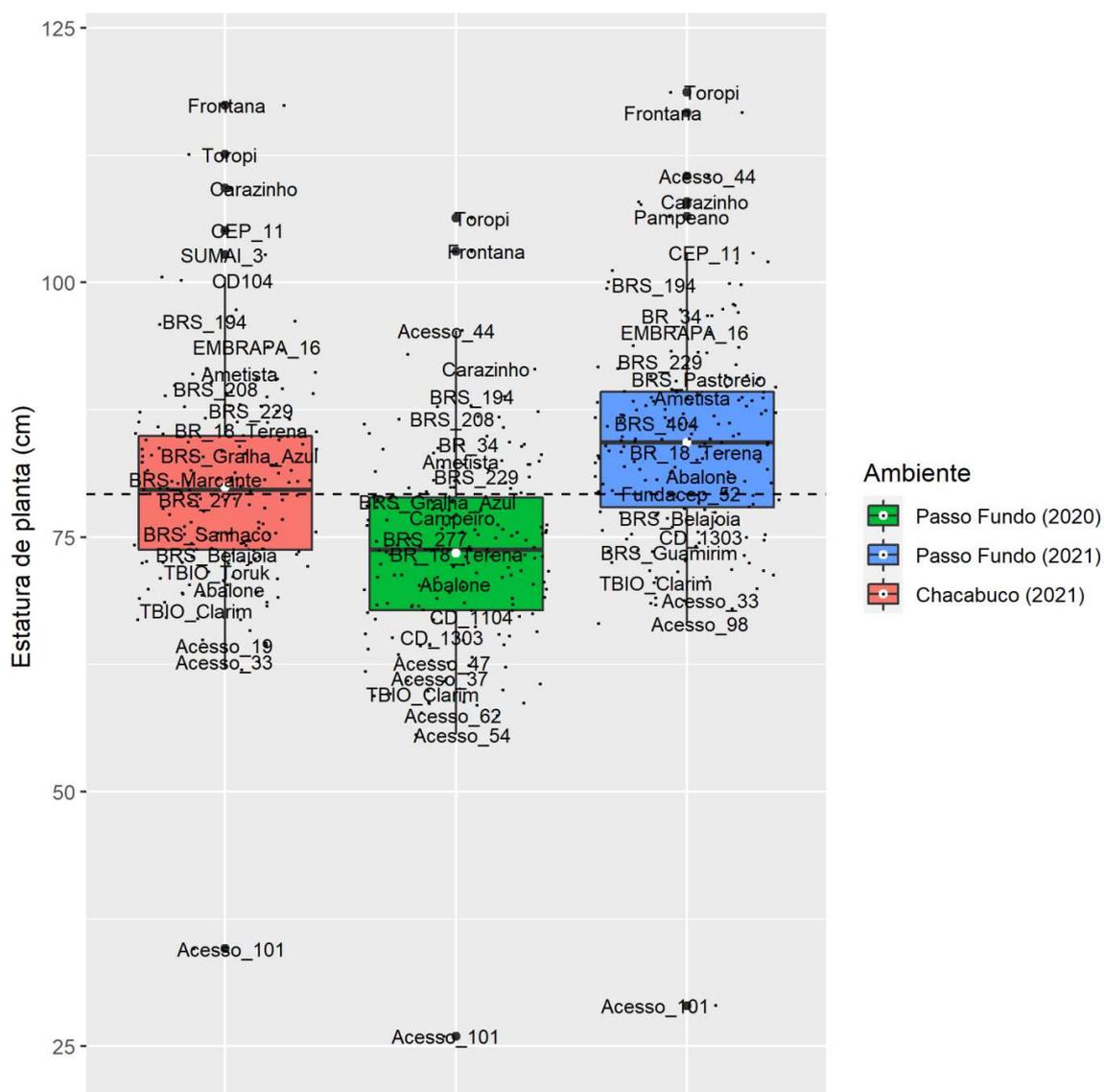


FIGURA 3. Gráfico boxplot dos dados das avaliações da estatura de planta (cm) em Passo Fundo (Brasil) em 2020 e 2021 e em Chacabuco (Argentina) em 2021. Porto Alegre, RS, 2022.

3.3.4 Comportamento das cultivares brasileiras por período de registro

A comparação de médias pelo teste de Duncan demonstra que houve diferença significativa ($p > 0,05$) para o comprimento do coleóptilo entre os grupos de cultivares brasileiras dos diferentes períodos de registro, sendo que as cultivares lançadas na década de 1980 tiveram médias superiores as cultivares lançadas a partir de 2010 (Tabela 3). Contudo, o teste de médias também demonstra que o caráter se manteve relativamente estável dentro deste conjunto de genótipos. Pode ser observado que a sensibilidade ao AG é significativamente maior ($p < 0,05$) nas cultivares brasileiras lançadas até a década de 1980, havendo redução na sensibilidade ao AG dos genótipos brasileiros registrados nas últimas três décadas (1990-2020), mantendo o caráter estável durante este período (Tabela

3). A estatura média de planta das cultivares que foram lançadas antes da RV, como Frontana (1940) e Toropi (1965), variou de 100,3 cm até 113,1 cm e foi significativamente superior ($p < 0,05$) à estatura das cultivares brasileiras lançadas após 1980 presentes no estudo nos três ambientes avaliados. Com isso, as cultivares lançadas durante a década de 1980, como BR 18 – Terena (1986), tiveram redução acentuada da estatura de planta média quando comparadas ao grupo anterior, com variação de 83,5 cm até 94,33 cm. As cultivares lançadas na década de 1990, como OR 1 (1996), tiveram estatura de planta média de 80,5 cm até 93,58 cm. As cultivares lançadas nos anos 2000, como Fundacep Nova Era (2004) e Quartzo (2007), tiveram estatura de planta média de 79,4 cm até 89,71 cm. As cultivares lançadas nos anos 2010, como TBIO Sinuelo (2012) e TBIO Audaz (2017), tiveram estatura de planta média de 76,7 cm até 86,75 cm e as cultivares recentemente lançadas a partir de 2020, como TBIO Calibre (2020) e TBIO Ello CL (2020), tiveram estatura de planta média de 73,7 cm até 83,99 cm. É possível observar a partir do teste de Duncan que as cultivares mais modernas geralmente têm estatura mais baixa que as cultivares registradas antes de 1990. Além disso, a partir de análises de regressão linear simples em três ambientes, nota-se que o caráter estatura de planta permanece em tendência de redução nas décadas recentes (Figura 4).

TABELA 3. Período de registro das cultivares brasileiras presentes no conjunto de genótipos de trigo e as médias dos grupos de cultivares lançadas em cada período para cada um dos caracteres fenotípicos avaliados.

Período histórico	Nº de genótipos	CC (cm)	SAG (%)	EP_PF_20 (cm)	EP_PF_21 (cm)	EP_CH_21 (cm)
Pré-RV (antes 1965)	3	7,62 bc	77,4 a	100,3 a	114,42 a	113,08 a
1980	3	8,35 a	57,7 a	83,5 b	94,33 b	93,95 b
1990	4	7,00 c	32,7 b	80,5 bc	93,58 b	89,10 b
2000	13	7,80 ab	30,6 b	79,4 bc	89,71 bc	83,14 c
2010	51	7,42 bc	34,7 b	76,7 cd	86,75 c	81,72 c
2020	10	7,18 bc	29,2 b	73,7 d	83,99 c	81,12 c

CC = Comprimento do coleóptilo, avaliado em centímetros (cm); SAG = Sensibilidade ao ácido giberélico, avaliada como a porcentagem da diferença entre o crescimento de plântula na dose de 100 mg L⁻¹ e o controle; EP_PF_20= Estatura de planta avaliada em Passo Fundo em 2020; EP_PF_21= Estatura de planta avaliada em Passo Fundo em 2021; EP_CH_21= Estatura de planta avaliada em Chacabuco em 2021. Nível de confiança pelo teste de Duncan: 0,95. Valores seguidos pela mesma letra minúscula na coluna não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan a 5% de probabilidade.

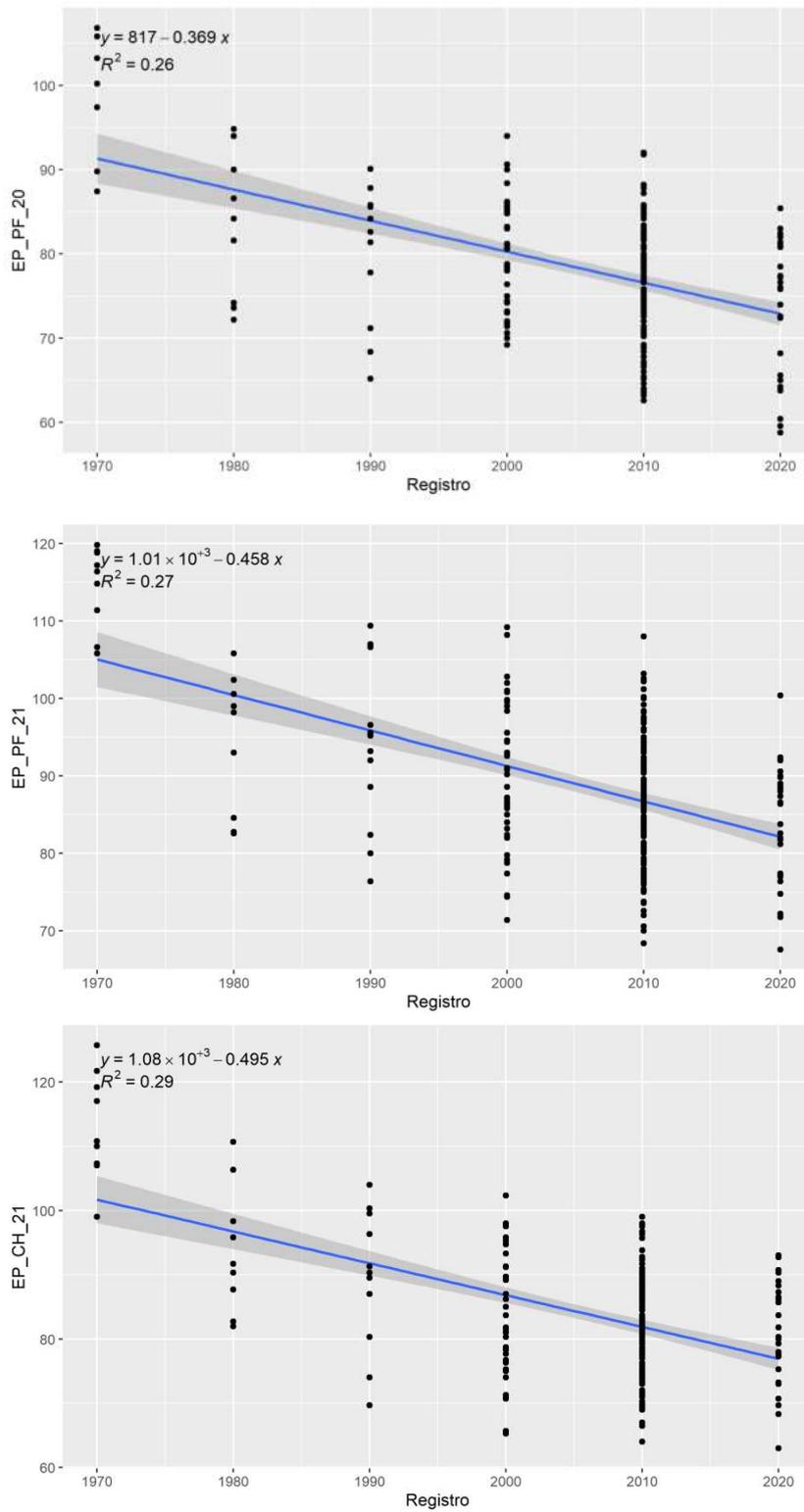


FIGURA 4. Regressões lineares simples das médias de estatura de planta (EP) avaliadas em Passo Fundo (PF, Brasil) em 2020 e 2021 e em Chacabuco (CH, Argentina) em 2021 em diferentes períodos de registro. Porto Alegre, RS, 2022.

3.3.5 Correlação entre os caracteres fenotípicos avaliados

As médias das avaliações dos genótipos para cada caráter foram utilizadas para verificar a correlação entre os caracteres fenotípicos avaliados (Figura 4). Todas as correlações foram positivas e significativas ($p < 0,05$). Mesmo com interação altamente significativa entre genótipos e ambientes, as correlações entre as médias de estatura de planta nos diferentes ambientes tiveram magnitudes altas e próximas entre si. A correlação entre a estatura de planta nos diferentes ambientes e as duas outras variáveis (sensibilidade ao AG e comprimento do coleóptilo) foram positivas e moderadas, indicando uma tendência de que genótipos com maior estatura apresentem maior sensibilidade ao AG e maior comprimento do coleóptilo (Figura 4). A sensibilidade ao AG e o comprimento do coleóptilo também tiveram correlação positiva e moderada no grupo de genótipos avaliado (Figura 4), demonstrando tendência semelhante de que genótipos com maior sensibilidade ao AG tem maior comprimento do coleóptilo.

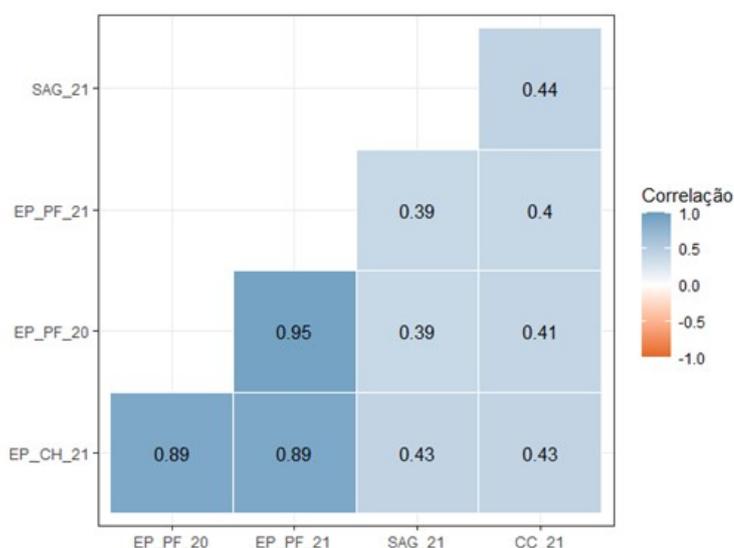


FIGURA 5. Correlações significativas ($p < 0,05$) entre os caracteres fenotípicos avaliados: sensibilidade ao ácido giberélico (SAG), comprimento do coleóptilo (CC) e estatura de planta (EP) em três ambientes (PF_20, PF_21 e CH_21).

3.3.6 Distribuição dos genes de nanismo nos genótipos de trigo

Com base nos marcadores moleculares utilizados foi possível identificar a presença de quatro dos cinco genes de nanismo investigados entre os 186 genótipos de trigo estudados (Tabela 4). Verificou-se que o gene de nanismo *Rht24* é o mais frequente, presente em 155 genótipos, e o alelo *Rht-B1b* é o segundo mais frequente, presente em 149 genótipos. Já os alelos *Rht8* e *Rht-D1b* foram detectados com menor frequência e estão presentes em somente 19 e 16 genótipos, respectivamente. Três genótipos não

apresentaram nenhum dos genes de nanismo investigados neste estudo. E o gene *Rht18* não foi detectado em nenhum genótipo, uma vez que todos os genótipos apresentaram a mesma banda monomórfica, que foi de tamanho distinto do controle positivo (Tabela 4).

A distribuição dos genes nos genótipos variou, sendo que 23,2% dos genótipos apresentaram somente um dos genes investigados, 66,7% apresentaram dois genes e somente 8,6% apresentaram três dos quatro genes estudados de forma conjunta. A combinação de dois genes mais frequente entre os genótipos foi dos alelos *Rht-B1b* e *Rht24*, presente em 58,6% dos genótipos. A seguir vem a combinação dos genes *Rht-D1b* e *Rht24* presente em 5,4% dos genótipos e, por fim, a combinação de *Rht8* e *Rht24*, presente em somente 2,7% dos genótipos. Apenas dois tipos de combinações de três genes *Rht* foram detectadas no grupo de genótipos avaliado. A combinação de *Rht-B1b*, *Rht8* e *Rht24* foi a combinação mais frequente, presente em 7,5% dos genótipos, seguida pela combinação dos genes *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht24*, presente em 1,1% (Tabela 4).

TABELA 4. Distribuição dos genes de nanismo no conjunto de genótipos avaliado e médias dos grupos de genótipos portadores de cada gene ou combinação de genes *Rht* para cada um dos caracteres fenotípicos avaliados.

Gene <i>Rht</i>	Nº de genótipos	SAG (%)	CC (cm)	EP_BR_20 (cm)	EP_BR_21 (cm)	EP_AR_21 (cm)
<i>Rht-B1b</i>	24	29,40 b	6,94 c	72,20 bc	84,49 bc	80,26 bc
<i>Rht-D1b</i>	4	23,18 b	7,17 c	67,95 c	84,12 bc	80,68 bc
<i>Rht24</i>	15	85,11 a	8,58 ab	80,16 ab	91,53 ab	89,18 ab
<i>Rht8 e Rht24</i>	5	82,64 a	7,71 bc	86,90 a	100,38 a	95,86 a
<i>RhtB1b e Rht24</i>	109	29,30 b	7,06 c	72,60 bc	82,95 bc	78,52 c
<i>Rht-D1b e Rht24</i>	10	19,59 bc	6,64 c	71,94 bc	81,24 bc	75,86 c
<i>Rht-B1b, Rht-D1b e Rht24</i>	2	4,50 c	4,21 d	47,94 d	54,65 d	55,50 d
<i>Rht-B1b, Rht8 e Rht24</i>	14	30,09 b	6,76 c	64,01 c	73,02 c	75,15 c
Nenhum gene detectado	3	85,73 a	8,83 a	88,30 a	100,17 a	94,47 a

SAG = Sensibilidade ao ácido giberélico, avaliada como a porcentagem da diferença entre o crescimento de plântula na dose de 100 mg L⁻¹ e o controle; CC = Comprimento do coleóptilo, avaliado em centímetros (cm); EP_PF_20= Estatura de planta avaliada em Passo Fundo em 2020; EP_PF_21= Estatura de planta avaliada em Passo Fundo em 2021; EP_CH_21= Estatura de planta avaliada em Chacabuco em 2021. Nível de confiança pelo teste de Duncan: 0,95. Valores seguidos pela mesma letra minúscula na coluna não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan a 5% de probabilidade.

Uma vez detectada a presença do gene ou combinações de genes *Rht* entre os genótipos estudados, os mesmos foram agrupados de forma que foi possível obter o valor

médio de cada característica fenotípica avaliada para cada um dos genes ou combinação entre eles (Tabela 4). Cabe destacar que, desta forma, cada uma das médias é proveniente de um tamanho amostral distinto, que corresponde ao número de genótipos em que cada gene ou grupos de genes foram detectados.

Com base nesta análise, a resposta ao ácido giberélico variou de 4,5% no grupo de genótipos portador dos três genes *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht24* até 85,73% no grupo de três genótipos que não apresentou nenhum dos genes *Rht* estudados (Tabela 4). Com base no teste de médias, as maiores respostas ao AG foram identificadas englobaram os genótipos sem nenhum dos alelos estudados e também os portadores do gene *Rht24* e os portadores da combinação *Rht8* e *Rht24*. Os genótipos com o alelo *Rht-B1b* e as combinações *Rht-B1b* e *Rht24* e *Rht-B1b*, *Rht8* e *Rht24* e o alelo *Rht-D1b* e a combinação com o *Rht24* tem médias intermediárias. A menor resposta ao AG, com média de 4,5%, corresponde aos genótipos portadores da combinação dos três genes *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht24* (Tabela 4).

Da mesma forma que a resposta ao AG, o menor comprimento do coleóptilo foi observado no grupo de genótipos que porta *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht24*, com 4,21 cm e o maior comprimento foi no grupo de três genótipos que não apresentou nenhum dos genes *Rht* estudados, com 8,83 cm (Tabela 4). Com base no teste de médias do comprimento do coleóptilo, os genótipos portadores da combinação de genes *Rht8* e *Rht24* e somente *Rht24* tiveram comprimento de coleóptilo pouco menores que os genótipos sem nenhum gene *Rht*. Os genótipos com o alelo *Rht-B1b* e as combinações *Rht-B1b* e *Rht24* e *Rht-B1b*, *Rht8* e *Rht24*, além dos genótipos com o alelo *Rht-D1b* e a combinação *Rht-D1b* e *Rht24* têm coleóptilos menores que os genótipos que não possuem nenhum gene *Rht* ou apenas o gene *Rht24*.

Da mesma forma que para as duas variáveis anteriores, a estatura média de planta foi menor nos genótipos portadores de *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht24*, em comparação aos demais. No outra ponta, os genótipos sem nenhum gene *Rht* e os genótipos com *Rht8* e *Rht24* tiveram as médias mais altas nas avaliações dos três ambientes. O caráter variou de 54,65 cm no grupo de genótipos que porta *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht24* até 100,38 cm no grupo que apresentou a combinação de genes *Rht8* e *Rht24* em Passo Fundo em 2021 e variou de 55,5 cm até 95,86 cm nestes mesmos grupos em Chacabuco em 2021. A seguir, os genótipos portadores somente de *Rht24* tiveram médias pouco menores que os genótipos sem genes nenhum gene *Rht* e a combinação de *Rht8* e *Rht24*. Os genótipos com o alelo *Rht-B1b* e as combinações *Rht-B1b* e *Rht24* e *Rht-B1b*, *Rht8* e *Rht24*, além dos genótipos

com o alelo *Rht-D1b* e a combinação *Rht-D1b* e *Rht24* tiveram suas médias significativamente menores que os genótipos sem genes nenhum gene *Rht* e a combinação de *Rht8* e *Rht24*. Independente do ambiente, as médias mais baixas de estatura de planta foram verificadas quando os dois alelos *Rht-B1b* e *Rht-D1b* estão juntos em um genótipo, mesmo que na presença do gene *Rht24* (Tabela 4).

3.3.7 Regressão linear múltipla entre caracteres fenotípicos avaliados e os genes *Rht*

A partir de análises de regressão linear múltipla, foram obtidos os valores de intercepto e os coeficientes para cada um dos genes *Rht* e combinações (Tabela 5). Houve alta significância ($p < 0,01$) entre a presença dos alelos *Rht-B1b* e *Rht-D1b* e a redução da sensibilidade ao ácido giberélico. Ou seja, a estimativa de coeficientes aponta que a presença dos alelos destacados anteriormente tem impacto negativo na resposta ao ácido giberélico, mesmo em combinação de ambos, isolados ou juntos, com *Rht24* e também de *Rht-B1b* com *Rht8* e *Rht24*. Por outro lado, como esperado, os coeficientes relacionados a presença de somente genes com sensibilidade ao AG (*Rht24* ou a combinação *Rht8* e *Rht24*) não tiveram significância. Com isso, sugere-se que a sensibilidade ao ácido giberélico não foi impactada pela presença exclusiva de genes com sensibilidade ao AG.

De forma semelhante a sensibilidade ao AG, observa-se que os coeficientes dos alelos *Rht-B1b* e *Rht-D1b* foram altamente significativos ($p < 0,01$), relacionando a presença destes com a redução do comprimento do coleóptilo, tanto isolados quanto nas combinações com *Rht8* e *Rht24* e com somente *Rht24*. Ou seja, estima-se que os genótipos que tiveram as combinações de genes supracitadas também tiveram redução no comprimento do coleóptilo. Por outro lado, os coeficientes do gene *Rht24* ou a combinação de *Rht8* e *Rht24* não tiveram significância, sugerindo que o comprimento do coleóptilo não foi impactado pela presença exclusiva de genes com sensibilidade ao AG

TABELA 5. Coeficientes de regressão linear múltipla dos genes *Rht* sozinhos ou em combinação para as variáveis sensibilidade ao ácido giberélico (SAG), comprimento do coleóptilo (CC) e estatura de planta (EP) em três ambientes (PF_20, PF_21 e CH_21).

	SAG	CC	EP_PF_20 ^a	EP_PF_21 ^b	EP_CH_21 ^c
Intercepto	35,4073***	7,13336***	73,4428***	84,29367***	79,9058***
<i>Rht-B1b</i>	-18,9098***	-0,6307***	-5,4829***	-5,34129***	-4,8302***
<i>Rht-D1b</i>	-9,0886***	-0,24006***	-3,0099***	-2,37041***	-2,0301***
<i>Rht24</i>	-0,1744	-0,10616	-2,252**	-2,39009*	-1,4539
<i>Rht8 e Rht24</i>	-0,5011	0,04883	-0,2228	0,03372	0,2327
<i>Rht-B1b e Rht24</i>	-27,8347***	-0,84685***	-7,6432***	-8,40117***	-7,7662***
<i>Rht-D1b e Rht24</i>	-14,6835***	-0,49621***	-3,5733***	-4,13956***	-4,0594***
<i>Rht-B1b, Rht-D1b e Rht24</i>	-8,3845***	-0,47655***	-4,2428***	-4,78585***	-4,095***
<i>Rht-B1b, Rht8 e Rht24</i>	-14,5154***	-0,57288***	-3,2666***	-3,48953***	-3,9842***

Significância estatística pelo teste t: * 10%; ** 5%; *** 1%.

^aEP_PF_20 = estatura de planta avaliada em Passo Fundo, Brasil no ano de 2020.

^bEP_PF_20 = estatura de planta avaliada em Passo Fundo, Brasil no ano de 2020.

^cEP_CH_21 = estatura de planta avaliada em Chacabuco, Argentina no ano de 2021.

Os coeficientes da presença individual dos genes *Rht-B1b* e *Rht-D1b*, com a presença de cada um destes em conjunto com *Rht24* e com a presença dos três genes *Rht-B1b*, *Rht8* e *Rht24* para a estatura de planta nos três ambientes apresentaram alta significâncias estatísticas ($p < 0,01$). Desta forma, a estimativa dos coeficientes indica que a presença destes genes e combinações causa redução significativa da estatura de planta. Por outro lado, os coeficientes mais baixos obtidos para o *Rht24* e para a combinação de *Rht8* e *Rht24* sugerem que a presença destes teve baixo efeito (*Rht24*) ou inexistente (*Rht8* e *Rht24*) na estatura de planta nos três ambientes.

3.4 Discussão

O presente estudo avaliou um painel de 186 genótipos de trigo quanto à sensibilidade ao AG, comprimento do coleóptilo e estatura de planta e verificar a presença de cinco genes de nanismo (*Rht*) nos mesmos por meio de marcadores moleculares diagnósticos. Os genes de nanismo podem afetar diferentes vias relacionadas à biossíntese (diminuindo o conteúdo ativo) e sinalização hormonal para reduzir a estatura de planta, envolvendo principalmente o ácido giberélico (AG) (Hedden, 2003; Pearce, 2021). Com

isso, os genes *Rht* podem ser classificados conforme a avaliação da resposta à aplicação exógena de AG em: insensível ao ácido giberélico (GAI – *Gibberellic Acid Insensitive*) e sensível ao ácido giberélico (GAR – *Gibberellic Acid Responsive*). Cultivares portadoras de alelos GAI, como *Rht-B1b* e *Rht-D1b*, têm sensibilidade reduzida à aplicação exógena de AG, já que estes estão associados à inibição da sinalização de AG (REBETZKE *et al.*, 2001). Por outro lado, cultivares portadoras de genes GAR, como os genes *Rht8* e *Rht24*, respondem à aplicação de AG, dependendo do *background* de outros genes redutores de estatura, já que reduzem o conteúdo de brassinosteroides bioativo e AG bioativo, respectivamente (Ford *et al.*, 2018; Daba *et al.*, 2020).

A grande maioria dos genótipos estudados (164) apresentou insensibilidade ao AG, com uma porcentagem de diferença de crescimento em relação ao controle de 55,13% ou menos. Isto indica uma predominância de uso de genes com insensibilidade a este fitohormônio no germoplasma estudado. De fato, com base nos marcadores moleculares utilizados, 163 genótipos (87,6%) apresentaram pelo menos um (*Rht-B1b* ou *Rht-D1b*) ou ambos os alelos com insensibilidade ao AG (Tabela 4). Assim, observa-se que a simples presença de um gene com insensibilidade ao AG é suficiente para diminuir a resposta a este hormônio no genótipo portador do mesmo, independente da presença de genes com sensibilidade ao AG (*Rht8* e *Rht24*). Isto é esperado uma vez que os alelos *Rht-B1b* e *Rht-D1b* codificam proteínas DELLA truncadas que reduzem a afinidade com o complexo GID1-AG e reprimem a resposta ao AG, sem afetar diretamente enzimas da rota de biossíntese de AG (Peng *et al.*, 1999; Pearce *et al.*, 2011; Velde *et al.*, 2021). Assim, a alteração na proteína DELLA leva à formação de um gargalo na rota de sinalização do AG, que ocasiona a redução na degradação desta proteína e o menor crescimento, independentemente de haver mais ou menos AG bioativo.

O comprimento do coleóptilo também apresentou uma ampla variação entre os genótipos estudados (3,4 a 11,8 cm com valor médio de 7,13 cm), a qual foi semelhante à observada em outros estudos (Mohan *et al.*, 2013; Sidhu *et al.*, 2020). Por outro lado, outros pesquisadores encontraram variações maiores e comprimentos de coleóptilo superiores ao máximo observados aqui (Rebetzke *et al.*, 2014; Li *et al.*, 2017; Ma *et al.*, 2020). As variações entre os diferentes estudos podem ser atribuídas principalmente à diversidade dos genótipos utilizados. O grupo de genótipos utilizado aqui foi composto por cultivares de trigo de primavera e facultativo principalmente do Brasil e Argentina, além de linhagens do programa de melhoramento de trigo da Biotrigo Genética, enquanto que em outros estudos o germoplasma avaliado foi mais diversificado (Rebetzke *et al.*, 2014;

Li *et al.*, 2017; Ma *et al.*, 2020). Quando se comparam os grupos de genótipos obtidos com base na presença dos quatro genes *Rht* estudados, observa-se que o maior comprimento do coleóptilo foi verificado nos genótipos em que nenhum gene foi detectado assim como no grupo portador de somente *Rht24* (Tabela 4). Segundo Tian *et al.* (2022), este gene não está associado à redução no comprimento do coleóptilo, o que corrobora tais resultados. O segundo maior comprimento foi observado no grupo portador de somente genes com sensibilidade ao AG (*Rht8* e *Rht24*). Por fim, os grupos de genótipos em que os alelos com insensibilidade ao AG, *Rht-B1b* e *Rht-D1b*, foram detectados sozinhos ou acompanhados de *Rht8* e *Rht24* e os genótipos com a combinação de *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht24* tiveram os menores coleóptilos (Tabela 4). Observa-se, portanto, um efeito de dose dos alelos GAI no crescimento do coleóptilo entre os genótipos estudados. Tal efeito se dá por meio da diminuição no comprimento médio de células epidérmicas que é verificado pela presença destes alelos causando concomitantemente uma redução no comprimento do coleóptilo do trigo (Keyes *et al.*, 1989; Botwright *et al.*, 2005). O menor comprimento do coleóptilo que foi detectado no grupo de genótipos portador de *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht24*, com 4,21 cm foi 47,7% menor que a média dos genótipos sem nenhum gene *Rht* detectado. Esta redução foi superior à observada por Ellis *et al.* (2004) em linhagens duplo haploides portadoras dos alelos *Rht-B1b* e *Rht-D1b* no comprimento do coleóptilo que foi de 34,2% e 27%, respectivamente.

Atualmente estão descritos e catalogados 27 genes e alelos *Rht* principalmente responsáveis pela baixa estatura de planta em trigo e que podem ou não ter efeito no comprimento do coleóptilo (Mo *et al.*, 2018). Além disso, já foram mapeados muitos *loci* de características quantitativas (QTLs) para o comprimento do coleóptilo, sendo que entre eles estão *Rht-B1b* e *Rht-D1b* (Rebetzke *et al.*, 2007, 2014; Spielmeyer *et al.*, 2007; Yu e Bai, 2010; Singh *et al.*, 2015). Em linhagens com *Rht-B1b* e *Rht-D1b*, os coleóptilos são mais curtos, um efeito importante observado em genótipos portadores de genes *Rht* insensíveis ao AG (Trethowan *et al.*, 2001). Por outro lado, há o outro grupo de genes *Rht* caracterizado como sensível à aplicação exógena de AG composto por muitos genes, dentre eles *Rht4*, *Rht5*, *Rht8*, *Rht9*, *Rht12* e *Rht13* em trigo comum (Ellis *et al.*, 2005) e os genes *Rht14*, *Rht15*, *Rht16*, *Rht18* e *Rht19* em trigo duro (*Triticum durum*) (Konzak, 1987; Haque *et al.*, 2011). Além destes, recentemente o gene *Rht22* foi encontrado em trigo duro (Peng *et al.*, 2011), o gene *Rht24* foi caracterizado sem detecção de efeitos pleiotrópicos (Würschum *et al.*, 2017) e o gene *Rht25* foi caracterizado e apresenta efeitos pleiotrópicos em importantes características agrônômicas, como o período de espigamento e o

desenvolvimento da espiga (Mo *et al.*, 2018). Estes genes contribuem para reduzir a estatura de planta do trigo e geralmente não afetam o comprimento do coleóptilo.

A avaliação da estatura de planta ocorreu em três ambientes (dois locais, um deles por dois anos) para que os genótipos fossem expostos a distintas condições climáticas que possibilitassem a expressão da variabilidade genética do caráter. Segundo dados do INMET (2022), ocorreram chuvas abaixo da média da normal climatológica (1991-2020) em Passo Fundo em 2020 durante os meses de agosto, setembro e outubro, os dois últimos correspondendo ao período em que ocorreu o maior desenvolvimento das plantas, fazendo com que as chuvas acima da média ocorridas em junho e julho não tenham sido suficientes para manutenção da umidade do solo, já que no período de maior demanda hídrica, os volumes de chuva ficaram abaixo da média (Anexo 1). Já em 2021, os meses de maio e junho tiveram volumes dentro do esperado enquanto que somente os meses de julho e agosto tiveram chuvas abaixo da média. Isso fez com que mesmo a baixa pluviosidade destes meses, ocorrida nos estádios iniciais de desenvolvimento, não tenha afetado o desenvolvimento da grande maioria dos genótipos. Nos meses de setembro e outubro, período de maior demanda hídrica, ocorreram chuvas regulares, favorecendo um bom desenvolvimento dos genótipos (Anexo 1). Segundo dados do SMN Argentina (2022), a pluviosidade em Chacabuco, ficou abaixo da normal climatológica durante os meses de julho, outubro e novembro, contudo, as chuvas ocorreram de forma bem distribuídas entre os meses de agosto a novembro (Anexo 1).

Houve variação altamente significativa entre os genótipos e ambientes estudados, assim como a significância da interação G x A indica que os genótipos não se comportaram da mesma forma entre os ambientes. Em uma escala de condições ambientais mais favoráveis para menos favoráveis para a expressão da estatura de planta em trigo, temos os ambientes ordenados em: Passo Fundo (2021) > Chacabuco (2021) > Passo Fundo (2020). Tal ordenamento foi baseado nas médias de estatura obtidas em cada um dos ambientes, em que a menor média de estatura foi observada em Passo Fundo (2020), seguida por Chacabuco (2021) e Passo Fundo (2021) com a maior média (Figura 3). Em 100 genótipos, as médias de estatura de planta avaliadas em Passo Fundo (Brasil) e em Chacabuco (Argentina) em 2021 não foram significativamente diferentes, demonstrando ser genótipos com boa estabilidade. Destes, 92 genótipos tiveram médias de estatura estatisticamente superiores em Passo Fundo em 2021 que em 2020, ou seja, apresentaram estatura maior em condições ambientais mais favoráveis, destacando-se entre eles a cultivar TBIO Audaz, amplamente cultivada no Rio Grande do Sul no fim dos anos 2010 e

também registrada na Argentina. Os demais oito genótipos não possuem diferença significativa entre as três médias, demonstrando estabilidade da estatura independente das condições ambientais, com destaque para a cultivar TBIO Toruk. Outros 56 genótipos tiveram porte de estatura maior quando o ambiente foi mais favorável (Passo Fundo, 2021), mas apresentaram mesmo porte de estatura em Chacabuco (2021) e Passo Fundo (2020), citando-se entre eles as cultivares Ônix e Quartzo. Por outro lado, apenas 18 genótipos tiveram sua pior média em Passo Fundo em 2020, ambiente que apresentou limitação hídrica para expressão do potencial de crescimento, entre eles a cultivar TBIO Sintonia.

A variação fenotípica para estatura de planta nos 179 genótipos avaliados foi de 26 a 118,7 cm, com valor médio de 79,2 cm. Daba *et al.* (2020), trabalhando com trigo de inverno nos EUA, encontrou valor médio de estatura de planta superior, de 115 cm, com valores mínimos e máximos também superiores, variando de 68 a 142 cm. Contudo, estes autores também detectaram uma tendência decrescente da estatura de planta no decorrer das últimas décadas, assim como a constatada para as cultivares brasileiras no presente estudo (Tabela 3). O painel utilizado por Daba *et al.* (2020) compreendeu 260 cultivares históricas e contemporâneas lançadas antes de 1920 até o início dos anos 2000, portanto, englobou um conjunto bastante amplo e com muitas cultivares lançadas antes da ampla adoção dos alelos *Rht-B1b* e *Rht-D1b*. Isso pode ter levado às diferenças observadas, visto que o conjunto utilizado no presente estudo compreende cultivares e linhagens desenvolvidas principalmente a partir de 1990, com ampla distribuição de genes *Rht* como o *Rht-B1b* (Tabela 4).

Quando os genótipos foram agrupados conforme a presença dos quatro genes *Rht* aqui estudados verificou-se claramente que a presença de um ou dos dois alelos com insensibilidade ao AG diminuiu a estatura de planta, o comprimento do coleóptilo e a sensibilidade ao AG (Tabela 4). Tal efeito sofreu uma forte influência de dose, de tal forma que quando os dois alelos *Rht-B1b* e *Rht-D1b* ocorreram conjuntamente foram observadas as menores médias para estes três caracteres (Tabela 4). O efeito destes alelos também foi comprovado pelos coeficientes de regressão negativos de *Rht-B1b* e *Rht-D1b* ou ambos para estas características fenotípicas (Tabela 5). Quando se observa o efeito destes genes na estatura dos genótipos na média dos três ambientes tem-se que a maior redução em relação ao controle (genótipos em que nenhum dos quatro genes foi detectado) ocorreu na combinação *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht24* (44,1%), seguida pela combinação *Rht-B1b*, *Rht8* e *Rht24* (25%), *Rht-D1b* e *Rht24* (19%), *Rht-D1b* (17,9%), *Rht-B1b* e *Rht 24* (17,3%), *Rht-*

B1b (16,3%) e *Rht24* (7,8%). A combinação *Rht8* e *Rht24* não reduziu a estatura em relação ao controle na média dos três ambientes. Muitos estudos anteriores utilizaram linhagens quase isogênicas para genes de nanismo para investigar seus efeitos em alguns caracteres, pois em um mesmo *background*, se pode ter maior precisão a respeito do efeito destes genes (Keyes *et al.*, 1989; Ellis *et al.*, 2004; Hayat *et al.*, 2019). Mesmo utilizando um conjunto de genótipos diferentes foi possível obter resultados semelhantes aos de outros autores no que se refere aos efeitos dos genes aqui estudados. Contudo, cabe salientar que não se pode descartar a presença de outros genes e alelos *Rht* no grupo de genótipos avaliado.

Os resultados de Ellis *et al.* (2004; 2005) mostraram que os alelos *Rht-B1b* e *Rht-D1b* reduziram a estatura de planta em aproximadamente 20% a 30%, enquanto o gene *Rht8* reduziu a estatura de planta em 18%, o que foi próximo ao que foi obtido nos resultados deste estudo somente para os alelos *Rht-B1b* e *Rht-D1b*. De acordo com Ellis *et al.* (2004) e Rebetzke *et al.* (2007), os genes *Rht-B1b* e *Rht-D1b* reduzem a estatura de planta e também levam à redução no comprimento do coleóptilo, como pode ser observado também neste estudo. Além disso, Rebetzke *et al.* (1999) mostraram que o gene *Rht8* reduziu a estatura de planta sem redução significativa no comprimento do coleóptilo. Contudo, os genótipos do presente estudo com este gene, além de apresentarem redução no comprimento do coleóptilo, somente apresentaram redução significativa de estatura de planta quando têm conjuntamente *Rht-B1b* e *Rht24* (superior a 20% nos três ambientes). Desta forma, apesar do gene *Rht8* ser indicado para reduzir a estatura sem afetar o comprimento do coleóptilo (Korzun *et al.*, 1998), tal resultado não foi aqui verificado.

É conhecido o efeito de dosagem quando os alelos *Rht-B1b* e *Rht-D1b* estão presentes no mesmo genótipo, como já foi mostrado em estudos anteriores (Keyes *et al.*, 1989). Cada um deles leva a proteínas DELLA truncadas que reduzem a afinidade com o complexo GID1-AG e reprimem a resposta ao AG, sem afetar diretamente enzimas da rota de biossíntese de AG (Peng *et al.*, 1999; Pearce *et al.*, 2011; Velde *et al.*, 2021). Na combinação de *Rht-B1b*, *Rht8* e *Rht24*, por sua vez, a redução na estatura de planta pode ocorrer por três mecanismos diferentes nas rotas de crescimento, já que *Rht-B1b* reprime o crescimento através da codificação de proteínas DELLA truncadas de menor afinidade com o complexo GID1-AG (Peng *et al.*, 1999), *Rht8* através da redução da sensibilidade a brassinosteroides, que provoca redução do alongamento celular (Gasparini *et al.*, 2012) e *Rht24* através da codificação da enzima GA2-oxidase, que leva à redução no conteúdo de

AG bioativo nos colmos das plantas e também leva à redução do alongamento celular (Tian *et al.*, 2022).

Outro ponto importante a ser destacado é que os genótipos que tem apenas o gene *Rht24* tiveram redução na estatura de planta nos três ambientes avaliados sem reduzir o comprimento do coleóptilo. Isto é uma vantagem para o trigo cultivado em áreas com ocorrência de escassez de água, onde a semeadura mais profunda é uma prática comum que só é possível quando os genótipos tem capacidade de alongação do coleóptilo (Rebetzke *et al.*, 1999; Tang *et al.*, 2009). Já os alelos *Rht-B1b* e *Rht-D1b* reduziram a estatura de planta e o comprimento do coleóptilo, o que pode levar a reduzir a capacidade de resistir a estresses hídricos, que pode ser uma das razões pelas quais as cultivares de trigo com esses dois alelos serem amplamente utilizadas principalmente em áreas com suprimentos suficientes de água e fertilizantes, com papel fundamental na produção de trigo no mundo (Rebetzke *et al.*, 1999; 2007). Por fim, mesmo que a redução na estatura de planta tenha sido menos expressiva em genótipos com *Rht24* comparada aos alelos *Rht-B1b* e *Rht-D1b*, não houve efeito no comprimento do coleóptilo. Com isso, o gene *Rht24* tem potencial de reduzir o risco de acamamento, aumentar o índice de colheita e a tolerância a ambientes adversos, sendo uma opção interessante para utilização pelo melhoramento de trigo para regiões mais secas e com capacidade de irrigação limitada.

Com relação à presença dos alelos *Rht-B1b* e *Rht-D1b* e dos genes *Rht8* e *Rht24* no presente estudo, o gene mais frequente foi o *Rht24* em 83,4% dos genótipos, seguido do *Rht-B1b* em 80,1% dos genótipos. O gene *Rht8* foi detectado em 10,2% dos genótipos e *Rht-D1b* em 8,7% dos genótipos. Estudos anteriores também os apontam em distintos germoplasmas ao redor mundo. Na China, um grupo de 220 genótipos de trigo teve a presença de *Rht-B1b* ou *Rht-D1b* detectada em 70% das análises e *Rht8* detectado em 46,8% (Zhang *et al.*, 2006). Em outro grupo de cultivares modernas de trigo brando e duro de inverno lançadas após 1964, foi detectado que mais de 90% dos genótipos testados carregam *Rht-B1b* ou *Rht-D1b* no leste e centro dos Estados Unidos da América, além de verificar a presença de *Rht8* em 11% dos genótipos testados (Guedira *et al.*, 2010). Na América do Sul, em um grupo de 102 genótipos da Argentina, aproximadamente 65%, tiveram *Rht-B1b*, *Rht-D1b* ou ambos (Vanzetti *et al.*, 2013). Recentemente, dentro de um conjunto de 558 genótipos brasileiros, os alelos *Rht-B1b* e *Rht-D1b* foram detectados em 59% dos acessos (Mellers *et al.*, 2020). Tian *et al.* (2019) mostraram através de uma análise com marcadores em 221 genótipos chineses e outros 95 genótipos introduzidos que *Rht24* foi detectado em 84,2% dos genótipos, frequência maior que os alelos *Rht-B1b*

(34,3%), *Rht-D1b* (47%) e *Rht8* (58,8%). Além disso, este estudo apontou que as cultivares japonesas Akakomugi e Norin 10 também carregam *Rht24*, o que pode ter espalhado este gene pelo mundo conjuntamente a *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht8*. Isso pode ter ocorrido no Brasil, visto que os resultados do presente estudo mostram o gene *Rht24* em alta frequência junto a *Rht-B1b* e também *Rht8*, possivelmente devido ao uso destas cultivares ou seus descendentes como fonte de genes de nanismo no passado. Por outro lado, o gene *Rht18* não foi detectado em nenhum genótipo. Este gene é originário de uma mutação induzida, sendo encontrado apenas em descendentes das cultivares de trigo comum Icaro e Anhinga ou trigo duro Capelli e Castelporziano (Ford *et al.*, 2018). Portanto, a ausência deste gene no germoplasma estudado indica que nenhum destes genótipos descendem das cultivares com a mutação induzida, nas quais *Rht18* foi desenvolvido.

Por fim, os dados aqui apresentados são importantes considerando-se que é a primeira vez que a estatura de planta foi estudada em um painel de genótipos de trigo predominantemente brasileiro por meio da avaliação da presença de cinco genes *Rht*. Além de ser um estudo inovador neste sentido, cabe destacar que 85,5% dos genótipos nunca haviam sido avaliados antes quanto a estatura de planta.

3.5 Conclusões

Um painel diverso de genótipos de trigo foi utilizado neste trabalho que apresenta cultivares brasileiras e genótipos introduzidos de outros países como Argentina e França, além das várias linhagens brasileiras e argentinas da Biotrigo. Com base neste conjunto diverso de genótipos, foi possível comprovar que as menores médias para estatura e comprimento do coleóptilo são encontradas em genótipos portadores de genes com insensibilidade ao AG: *Rht-B1b* e *Rht-D1b*. Por outro lado, o gene *Rht24* reduziu a estatura de planta em menor magnitude, mas não reduziu o comprimento do coleóptilo. Tais resultados são de extrema importância para os programas de melhoramento de trigo poderem planejar e orientar futuros cruzamentos e estratégias de seleção no sentido de manter ou eliminar tais genes e alelos conforme o objetivo. No Brasil, a cultura do trigo tem se expandido para as regiões central e nordeste do país, onde as temperaturas mais altas e períodos com menor precipitação influenciam diretamente no estabelecimento e estatura final dos genótipos. Nestas condições, sementeiras mais profundas são indicadas para garantir o acesso da semente à umidade e, com isso, uma germinação e emergência mais uniformes. Com esta prática o comprimento do coleóptilo é uma característica

fundamental em novas cultivares, as quais não deverão possuir genes com insensibilidade ao AG como *Rht-B1b* e *Rht-D1b*.

3.6 Referências

BAI, G. *et al.* Covariation for microsatellite marker alleles associated with *Rht8* and coleoptile length in winter wheat. **Crop Science**, Madison, v. 44, p. 1187–1194, 2004.

BÖRNER, A. *et al.* Pleiotropic effects of genes for reduced (*Rht*) and day-length insensitivity (*Ppd*) on yield and its components for wheat grown in middle Europe. **Plant Breeding**, Berlin, v. 111, p. 204–216, 1993.

BÖRNER, A.; LEHMANN, C.; METTIN, D. Preliminary results of a screening for GA3 response in wheats of the Gatersleben gene bank. **Die Kulturpflanze**, Dordrecht, v. 35, p. 179–186, 1987.

BOTWRIGHT, T. L. *et al.* Influence of gibberellin-sensitive *Rht8* dwarfing genes on leaf epidermal cell dimensions and early vigour in wheat (*Triticum aestivum* L.). **Annals of Botany**, Oxford, v. 95, p. 631–639, 2005.

DABA, S. D. *et al.* Genome-wide association study in historical and contemporary U.S. winter wheats identifies height reducing loci. **The Crop Journal**, Amsterdam, v. 8, p. 243–251, 2020.

ELLIS, M. H. *et al.* The effect of different height reducing genes on the early growth of wheat. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 31, p. 583–589, 2004.

ELLIS, M. H. *et al.* Molecular mapping of gibberellin-responsive dwarfing genes in bread wheat. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 111, p. 423–430, 2005.

EVENSON, R. E.; GOLLIN, D. Assessing the impact of the Green Revolution, 1960 to 2000. **Science**, Washington, DC, v. 300, p. 758–762, 2003.

FORD, B. A. *et al.* *Rht18* semidwarfism in wheat is due to increased GA 2-oxidaseA9 expression and reduced GA content. **Plant Physiology**, Rockville, v. 177, p. 168–180, 2018.

GALE, M. D.; YOUSEFFIAN, S. Dwarfing genes in wheat. *In*: RUSSELL, G. E. (ed.). **Progress in plant breeding**. London: Butterworth, 1985. p. 1–35.

GASPERINI, D. *et al.* Genetic and physiological analysis of *Rht8* in bread wheat: an alternative source of semi-dwarfism with a reduced sensitivity to brassinosteroids. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 63, p. 4419–4436, 2012.

GUEDIRA, M. *et al.* Distribution of *Rht* genes in modern and historic winter wheat cultivars from the eastern and central USA. **Crop Science**, Madison, v. 50, p. 1811–1822, 2010.

- HAKIZIMANA, F. *et al.* Repeatability and genotype X environment interaction of coleoptile length measurements in winter wheat. **Crop Science**, Madison, v. 40, p. 1233–1237, 2000.
- HAQUE, M. A. *et al.* Genetic mapping of gibberellic acid-sensitive genes for semi-dwarfism in durum wheat. **Cereal Research Communications**, Szeged, v. 39, p. 171-178, 2011.
- HAYAT, H. *et al.* Effects of allelic variation at *Rht-B1* and *Rht-D1* on grain yield and agronomic traits of southern US soft red winter wheat. **Euphytica**, Dordrecht, v. 215, [art.] 172, 2019.
- HEDDEN, P. The genes of the green revolution. **Trends in Genetics**, Amsterdam, v. 19, p. 5-9, 2003.
- INMET - INSTITUTO NACIONAL DE METEOROLOGIA DO BRASIL. **Banco de dados meteorológicos do INMET**. Brasília, DF: INMET, 2022. Disponível em: <https://bdmep.inmet.gov.br/>. Acesso em: 18 abr. 2022.
- KEYES, G. J. *et al.* The effect of dwarfing genes *Rht1* and *Rht2* on cellular dimensions and rate of leaf elongation in wheat. **Annals of Botany**, Oxford, v. 64, p. 683–690, 1989.
- KONZAK, C. F. Mutations and mutation breeding. In: HEYNE, E. C. (ed.). **Wheat and wheat improvement**. Madison: American Society of Agronomy, 1987. p. 428–443.
- KORZUN, V. *et al.* Genetic analysis of the dwarfing gene (*Rht8*) in wheat. Part I. Molecular mapping of *Rht8* on the short arm of chromosome 2D of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 96, p. 1104-1109, 1998.
- LI, A. *et al.* Isolation of a gibberellin-insensitive dwarfing gene, *Rht-B1e*, and development of an allele-specific PCR marker. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 30, p. 1443–1451, 2012.
- MA, J. *et al.* A Genome-wide association study of coleoptile length in different chinese wheat landraces. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 11, [art.] 677, 2020.
- MAPA – MINISTÉRIO DA AGRICULTURA, PECUÁRIA E ABASTECIMENTO. **CNCR - Cadastro Nacional de Cultivares Registradas**. Brasília – DF, 2022. Disponível em: <https://www.gov.br/agricultura/pt-br/assuntos/insumos-agropecuarios/insumos-agricolas/sementes-e-mudas/registro-nacional-de-cultivares-2013-rnc-1>. Acesso em: 17 ago. 2022.
- MELLERS, G. *et al.* Genetic characterization of a wheat association mapping panel relevant to Brazilian breeding using a high-density single nucleotide polymorphism array. **G3: Genes, Genomes, Genetics**, Oxford, v. 10, p. 2229-2239, 2020.
- MENDIBURU, F. **agricolae**: statistical procedures for agricultural research. R package version 1.3-5. Vienna: The R Foundation, 2021. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=agricolae>. Acesso em: 10 mar. 2022.

- MO, Y. *et al.* Identification and characterization of *Rht25*, a locus on chromosome arm 6AS affecting wheat plant height, heading time, and Spike development. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 131, p. 2021–2035, 2018.
- MOHAN, A.; SCHILLINGER, W. F.; GILL, K. S. Wheat seedling emergence from deep planting depths and its relationship with coleoptile length. **PLOS ONE**, San Francisco, v. 8, [art.] 9, 2013.
- PANDEY, M. *et al.* Coleoptile length, gibberellin sensitivity, and plant height variation of durum wheat in Canada. **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, v. 95, p. 1259–1264, 2015.
- PEARCE, S. Towards the replacement of wheat ‘Green Revolution’ genes. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 72, p. 157–160, 2021.
- PEARCE, S. *et al.* Molecular characterization of *Rht-1* dwarfing genes in hexaploid wheat. **Plant Physiology**, Rockville, v. 157, p. 1820–1831, 2011.
- PENG, J. *et al.* ‘Green revolution’ genes encode mutant gibberellin response modulators. **Nature**, London, v. 400, p. 256–261, 1999.
- PENG, Z. S. *et al.* A new reduced height gene found in the tetraploid semi-dwarf wheat landrace Aiganfanmai. **Genetics and Molecular Research**, Ribeirão Preto, v. 10, p. 2349–2357, 2011.
- R CORE TEAM. **R**: a language and environment for statistical computing. Vienna: The R Foundation, 2020. Disponível em: <https://www.R-project.org/>. Acesso em: 10 mar. 2022.
- RASHEED, A. *et al.* Development and validation of KASP assays for genes underpinning key economic traits in bread wheat. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 129, p. 1843–1860, 2016.
- REBETZKE, G. J. *et al.* Breeding long coleoptile, reduced height wheats. **Euphytica**, Dordrecht, v. 106, p.159–168, 1999.
- REBETZKE, G. J. *et al.* Quantitative trait loci on chromosome 4B for coleoptile length and early vigour in wheat (*Triticum aestivum* L.). **Australian Journal of Agricultural Research**, East Melbourne, v. 52, p. 1221–1234, 2001.
- REBETZKE, G. J. *et al.* Genotypic increases in coleoptile length improves stand establishment, vigour and grain yield of deep-sown wheat. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 100, p. 10–23, 2007.
- REBETZKE, G. J. *et al.* Use of a large multiparent wheat mapping population in genomic dissection of coleoptile and seedling growth. **Plant Biotechnology**, Tokyo, v. 12, p. 219–230. 2014.
- REBETZKE, G. J.; RICHARDS, R. A. Gibberellic acid sensitive dwarfing genes reduce plant height to increase kernel number and grain yield of wheat. **Crop and Pasture Science**, Collingwood, v. 51, p. 235–245, 2000.

- REYNOLDS, M. P.; BORLAUG, N. E. Impacts of breeding on international collaborative wheat improvement. **The Journal of Agricultural Science**, London, v. 144, p. 3–17, 2006.
- SALVI, S. *et al.* Nazareno Strampelli, the ‘Prophet’ of the green revolution. **The Journal of Agricultural Science**, London, v. 151, p. 1-5, 2013.
- SCHILLINGER, W. F. *et al.* Winter wheat seedling emergence from deep sowing depths. **Agronomy Journal**, Madison, v. 90, p. 582–586, 1998.
- SINGH, R. P. *et al.* Grain yield and other traits of tall and dwarf isolines of modern bread and durum wheats. **Euphytica**, Dordrecht, v. 119, p. 241–244, 2001.
- SMN Argentina - SERVICIO METEOROLÓGICO NACIONAL. **Dados de pluviosidade de Chacabuco**. Buenos Aires: SMN, 2022. Disponível em: <https://www.argentina.gob.ar/smn/institucional/contacto>. Acesso em: 19 abr. 2022.
- SPIELMEYER, W. *et al.* A QTL on chromosome 6A in bread wheat (*Triticum aestivum*) is associated with longer coleoptiles, greater seedling vigour and final plant height. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 115, p. 59–66, 2007.
- TANG, N. *et al.* The effects of dwarfing genes (*Rht-B1b*, *Rht-D1b*, and *Rht8*) with different sensitivity to GA3 on the coleoptile length and plant height of wheat. **Agricultural Sciences in China**, Beijing, v. 8, p. 1028-1038, 2009.
- TIAN, X. *et al.* Molecular mapping of reduced plant height gene *Rht24* in bread wheat. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 8, [art.] 1379, 2017.
- TIAN, X. *et al.* Preliminary exploration of the source, spread, and distribution of *Rht24* reducing height in bread wheat. **Crop Science**, Madison, v. 59, p. 19-24, 2019.
- TIAN, X. *et al.* *Rht24b*, an ancient variation of TaGA2ox-A9, reduces plant height without yield penalty in wheat. **New Phytologist**, Oxford, v. 233, p. 738-750, 2022.
- TRETHOWAN, R. M. *et al.* Coleoptile length variation of nearisogenic *Rht* lines of modern CIMMYT bread and durum wheats. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 70, p. 167–176, 2001.
- VANZETTI, L. S. *et al.* Genetic structure of Argentinean hexaploid wheat germplasm. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 36, p. 391-399, 2013.
- VELDE, K. V. D. *et al.* N-terminal truncated RHT-1 proteins generated by translational reinitiation cause semi-dwarfing of wheat Green Revolution alleles. **Molecular Plant**, Orlando, v. 14, p. 679-387, 2021.
- VIKHE, P. *et al.* Mapping gibberellin-sensitive dwarfing locus *Rht18* in durum wheat and development of SSR and SNP markers for selection in breeding. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 37, [art.] 28, 2017.
- WICKHAM, H. **ggplot2: elegant graphics for data analysis**. 2nd ed. New York: Springer, 2016.

WORLAND, A. J. *et al.* Genetic analysis of the dwarfing gene *Rht8* in wheat. Part II. The distribution and adaptive significance of allelic variants at the *Rht8* locus of wheat as revealed by microsatellite screening. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 96, p. 1110–1120, 1998.

WÜRSCHUM, T. *et al.* A modern green revolution gene for reduced height in wheat. **The Plant Journal**, Oxford, v. 92, p. 892–903, 2017.

XU, X. *et al.* Genome-wide association study reveals genetic architecture of coleoptile length in wheat. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 130, p. 391–401, 2017.

YU, J. B.; BAI, G. H. Mapping quantitative trait loci for long coleoptile in chinese wheat landrace Wangshuibai. **Crop Science**, Madison, v. 50, p. 43-50, 2010.

ZHANG, X. *et al.* Distribution of the *Rht-B1b*, *Rht-D1b* and *Rht8* reduced height genes in autumn-sown Chinese wheats detected by molecular markers. **Euphytica**, Dordrecht, v. 152, p. 109-116, 2006.

4 CAPÍTULO 2

Variabilidade para componentes da estatura de planta, ciclo e caracteres agronômicos em um painel de genótipos de trigo e sua relação com alguns genes de nanismo

4.1 Introdução

Atualmente estão descritos e catalogados 27 genes e alelos *Rht*, denominados genes de nanismo, principalmente responsáveis pela baixa estatura de planta em trigo (MO *et al.*, 2018). A redução na estatura teve início com o uso das cultivares japonesas Daruma e Akakomugi como fontes de genes de nanismo durante a década de 1910, e, posteriormente, com os lançamentos de Mentana e Norin 10 nas décadas seguintes, portadoras dos genes *Rht8*, *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht24* (Lorenzetti, 2000; Tian *et al.*, 2019). A redução da estatura é o principal efeito fenotípico associado a estes genes *Rht*, mas também são descritos efeitos em outros caracteres (Gale e Youseffian, 1985; Flintham *et al.*, 1997; Rebetzke *et al.*, 1999). Os genes de nanismo podem afetar diferentes vias relacionadas à biossíntese (diminuindo o conteúdo ativo) e sinalização hormonal, envolvendo principalmente ácido giberélico (AG) (Hedden, 2003; Pearce, 2021). Por regular muitos aspectos do desenvolvimento da planta (Gau e Chu, 2020), a interferência na resposta da planta à AG também desencadeia efeitos em uma série de características agrônomicas importantes (Würschum *et al.*, 2017). Os alelos de nanismo amplamente utilizados no melhoramento de trigo *Rht-B1b* e *Rht-D1b* codificam proteínas DELLA truncadas que reprimem a resposta dos tecidos vegetativos e reprodutivos à giberelina endógena (Peng *et al.*, 1999). Com isso, ocorre a diminuição da extensibilidade da parede celular, reduzindo o alongamento da célula (Keyes *et al.*, 1989) e resultando em menores comprimentos de entrenós e de tamanho das folhas da planta (Hoogendoorn *et al.*, 1990). A redução na competição por fotoassimilados e nutrientes entre colmos e espigas leva a uma maior alocação de massa seca para as espigas, resultando em espiguetas mais férteis e, conseqüentemente, favorecendo o aumento no número de grãos por espiga (Youssefian *et al.*, 1992). A partir disso, o incremento no número de grãos é comumente associado aos genes de nanismo. Em cinco populações segregantes para os alelos *Rht-B1b* e *Rht-D1b* e gene *Rht8*, redutor de estatura através da redução da sensibilidade aos brassinosteroides, os alelos de insensibilidade ao AG foram associados a um aumento médio de 15% no índice de colheita, o que produziu um aumento geral de 13% no rendimento de grãos. O maior rendimento de grãos ocorreu principalmente pelo aumento de 13% no número médio de grãos por m², já que houve uma redução de apenas 1% no peso do grão (Rebetzke *et al.*, 2012). Em outro estudo, assim como com a presença de *Rht-B1b*, também foi detectado aumento no número de grãos por espiga com a presença de *Rht8* (Rebetzke *et al.*, 2011). Por outro lado, a presença do gene *Rht24* não causa efeito sobre este caráter (Tian *et al.*, 2022). Estudos constataram estreita associação de *Rht8* com o gene de insensibilidade a

fotoperíodo *Ppd-D1a* (Börner *et al.*, 1993). O *Ppd-D1* está localizado no braço do cromossomo 2DS, assim como o *Rht8*, e desempenha um papel importante na regulação da sensibilidade ao fotoperíodo. O alelo *Ppd-D1a* promove o início precoce do florescimento e pode levar à diminuição na estatura devido a um menor período de crescimento vegetativo e à emergência acelerada da espiga (Guo *et al.*, 2010; Shaw *et al.*, 2012). Assim, a combinação de *Rht8* e *Ppd-D1a* pode reduzir a estatura e acelerar a florescimento (Gasparini *et al.*, 2012). O objetivo deste estudo foi verificar a variabilidade em um painel de 179 genótipos de trigo para os componentes da estatura de planta, composto pelos comprimentos dos entrenós, pedúnculo e espiga, além da avaliação do número de dias até a antese, número de grãos por espiga e a largura e comprimento da folha bandeira. A partir do diagnóstico de quatro genes de nanismo (*Rht*) neste mesmo painel obtido por meio de marcadores moleculares, associações entre estes genes e os caracteres avaliados puderam ser estabelecidas.

4.2 Material e Métodos

4.2.1 Germoplasma utilizado e ambientes de avaliação

Um conjunto composto por 179 genótipos de trigo hexaploide de primavera e facultativo foram selecionados do banco ativo de germoplasma de trigo da Biotrigo Genética. Esta coleção é composta por genótipos originários do Brasil, Argentina, França, Estados Unidos da América, China, México, Canadá e Bolívia, lançados comercialmente entre 1940 e 2021 (Apêndice 4).

Os ambientes de avaliação foram Passo Fundo, estado do Rio Grande do Sul, Brasil (2020 e 2021) e Chacabuco, província de Buenos Aires, Argentina (2021). Cabe salientar que nem todas as variáveis foram avaliadas em todos os ambientes. Os ambientes de avaliação serão mencionados na descrição da forma de obtenção de cada uma das variáveis feita a seguir.

O primeiro experimento conduzido em Passo Fundo em 2020 foi semeado em 19 de junho, onde a unidade experimental correspondeu a uma linha de 1 metro de comprimento para cada genótipo com espaçamento de 0,3 m entre linhas. Nos experimentos de campo feitos em 2021, a semeadura em Passo Fundo foi feita em 08 de julho de 2021 e em Chacabuco em 24 de junho de 2021. A unidade experimental em ambos os locais correspondeu a três linhas de dois metros de comprimento para cada genótipo com espaçamento de 0,17 m entre linhas. A densidade de semeadura utilizada em todos os

ambientes foi de três gramas por metro linear e a adubação de base foi de 300 kg ha⁻¹ (05-23-30) e a adubação de cobertura no perfilhamento foi de 180 kg ha⁻¹ (45-00-00)..

4.2.2 Medição dos componentes da estatura de planta

Os componentes da estatura de planta em trigo são descritos pelas medidas do comprimento dos entrenós, pedúnculo e espiga do colmo mais alto da planta (Scheeren *et al.*, 1981). A avaliação dos mesmos foi realizada 21 dias após a antese em experimento conduzido a campo na estação experimental da Biotrigo Genética, localizada em Passo Fundo/RS, Brasil, em 2021. As medidas de comprimento dos entrenós foram obtidas por meio da avaliação da distância entre a superfície do solo e o primeiro nó, da distância entre o primeiro e o segundo nó, e assim por diante, até o último entrenó, dado pela distância entre o penúltimo e o último nó. A distância do último nó até a base da espiga foi considerada como o comprimento do pedúnculo. A distância da base da espiga até a ponta da espiga (excluindo aristas) foi considerada como o comprimento da espiga. É importante destacar aqui que para a obtenção das medidas acima, apenas os nós visíveis foram considerados, ou seja, aqueles que se alongaram e são possíveis de serem vistos e ter percepção tátil. Com isso, foi possível obter também a variável número de nós visíveis. A exserção do pedúnculo foi avaliada conjuntamente através da medição da distância entre a lígula da folha bandeira e a base da espiga, como um caráter complementar. O comprimento da espiga e a exserção do pedúnculo foram avaliados em dois locais em 2021, tanto na estação experimental da Biotrigo Genética em Passo Fundo, como também em Chacabuco. As avaliações ocorreram em cinco plantas no colmo mais alto, selecionados aleatoriamente na linha central de cada unidade experimental. Em cada um dos locais, os experimentos foram conduzidos no delineamento experimental de blocos casualizados com três repetições.

4.2.3 Medição do número de dias até a antese, número de grãos por espiga e dimensões da folha bandeira

O número de dias até a antese foi avaliado em experimentos conduzidos a campo em Passo Fundo em dois anos, 2020 e 2021. Para a obtenção do caráter, foi determinado o número de dias entre a data de emergência e a data de antese de cada unidade experimental, esta última considerada como o momento em que 50% das plantas da unidade experimental apresentavam 50% das anteras da espiga extrusadas, estágio de crescimento 65, conforme a escala de Zadoks (Zadoks *et al.*, 1974). Já em 2021, a

avaliação foi realizada na mesma unidade experimental onde ocorreu a avaliação dos componentes da estatura de planta em Passo Fundo.

Em Passo Fundo em 2021 também foram avaliados o número de grãos por espiga contados em cinco espigas colhidas na linha central da unidade experimental e a largura e comprimento da folha bandeira, avaliados em três plantas também da linha central de cada unidade experimental.

4.2.4 Detecção de genes de nanismo por meio de marcadores moleculares

Cinco genes de nanismo foram investigados neste estudo: *Rht-B1b*, *Rht-D1b*, *Rht8*, *Rht18* e *Rht24*, para os quais marcadores moleculares diagnósticos foram previamente identificados (Tabelas 1 e 2, Capítulo 1). Esta parte do trabalho foi conduzida por meio da contratação dos serviços genômicos da GENeTyC, que realizou a extração, quantificação e homogeneização de DNA e triagem com marcadores moleculares diagnósticos para os genes supracitados. A GENeTyC está presente no Centro de Recursos Naturales Renovables de la Zona Semiárida (CERZOS) do Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) da Universidad Nacional del Sur, localizada em Bahía Blanca, província de Buenos Aires, Argentina.

4.2.5 Análise estatística

As análises estatísticas foram realizadas por meio do programa R (R Core Team, 2020). Os dados fenotípicos dos componentes da estatura de planta, número de dias até a antese, número de grãos por espiga e largura e comprimento da folha bandeira foram submetidos inicialmente aos testes de normalidade e, posteriormente, à análise de variância (ANOVA). Com diferença entre os tratamentos, os dados foram submetidos ao teste de agrupamento de médias de Scott-Knott. Para a análise de variância e teste de Scott-Knott utilizou-se o pacote *Agricolae* v.1.3-5 (Mendiburu, 2021).

Gráficos boxplots foram obtidos para mostrar a distribuição dos genótipos para cada uma das variáveis fenotípicas avaliadas. Os boxplots foram gerados com o pacote *ggplot2* (Wickham, 2016).

As médias dos grupos de genótipos para cada alelo e grupos de alelos foram utilizadas em uma análise de correlação de Pearson para verificar a associação entre as variáveis avaliadas. As correlações de Pearson obtidas a partir dos dados moleculares foram estimadas com a função *cor.test*.

Os dados de marcadores moleculares foram utilizados para atestar a presença ou ausência dos cinco genes *Rht* investigados. De posse destes dados, os genótipos portadores do mesmo alelo ou grupos de alelos foram agrupados para formar médias de cada grupo, utilizadas em uma análise de comparação de médias pelo teste de Duncan para verificar diferenças significativas e o impacto da presença de determinado alelo ou grupos de alelos sobre as características avaliadas. Além disso, análises de regressões lineares múltiplas utilizando as variáveis fenotípicas avaliadas (variáveis dependentes) e os grupos de genótipos para cada variação ou combinação *Rht* (variáveis independentes) foram utilizadas para descrever o quanto cada variável fenotípica foi impactada pela presença de genes *Rht* e suas combinações.

4.3 Resultados

4.3.1 Componentes da estatura de planta

A avaliação dos componentes da estatura de planta dos genótipos foi composta pelas medições do comprimento dos entrenós, pedúnculo e espiga, além do número de nós visíveis e da exserção do pedúnculo. O comprimento dos entrenós, pedúnculo e espiga compõem a medida total de estatura de planta avaliada em Passo Fundo em 2021, apresentada no Apêndice 1.

4.3.1.1 Comprimento do primeiro e segundo entrenós

Os caracteres foram avaliados em 179 genótipos e apresentaram variação para o comprimento do primeiro e segundo entrenó (Apêndice 5). A variação no comprimento do primeiro entrenó foi de 1,57 cm na cultivar BR 34 até 7,43 cm no acesso 7, uma linhagem brasileira da Biotrigo. A média geral de comprimento do primeiro entrenó foi de 4,04 cm (linha tracejada – Entrenó 1 da Figura 1) e o desvio padrão foi de 1,04 cm. A variação do comprimento do segundo entrenó foi de 4 cm no acesso 51, uma linhagem argentina da Biotrigo, até 11,13 cm na cultivar ORS 1401. A média geral de comprimento do segundo entrenó foi de 7,8 cm (linha tracejada – Entrenó 2 da Figura 1) e o desvio padrão foi de 1,54 cm. Na Figura 1 é possível observar a ampla dispersão dos dados, com destaque para a ausência de outliers. No teste de agrupamento de médias de Scott-Knott houve a separação dos genótipos em dois grupos em ambos os caracteres. No comprimento do primeiro entrenó, o primeiro grupo apresentou variação de 4,20 cm até 7,43 cm, composto por 73 genótipos, e o segundo grupo de 1,57 cm até 4,17 cm, composto por 106 genótipos.

No comprimento do segundo entrenó, o primeiro grupo apresentou variação de 7,8 cm até 11,33 cm, composto por 92 genótipos, e o segundo grupo de 4 cm até 7,73 cm, composto por 87 genótipos (Apêndice 4).

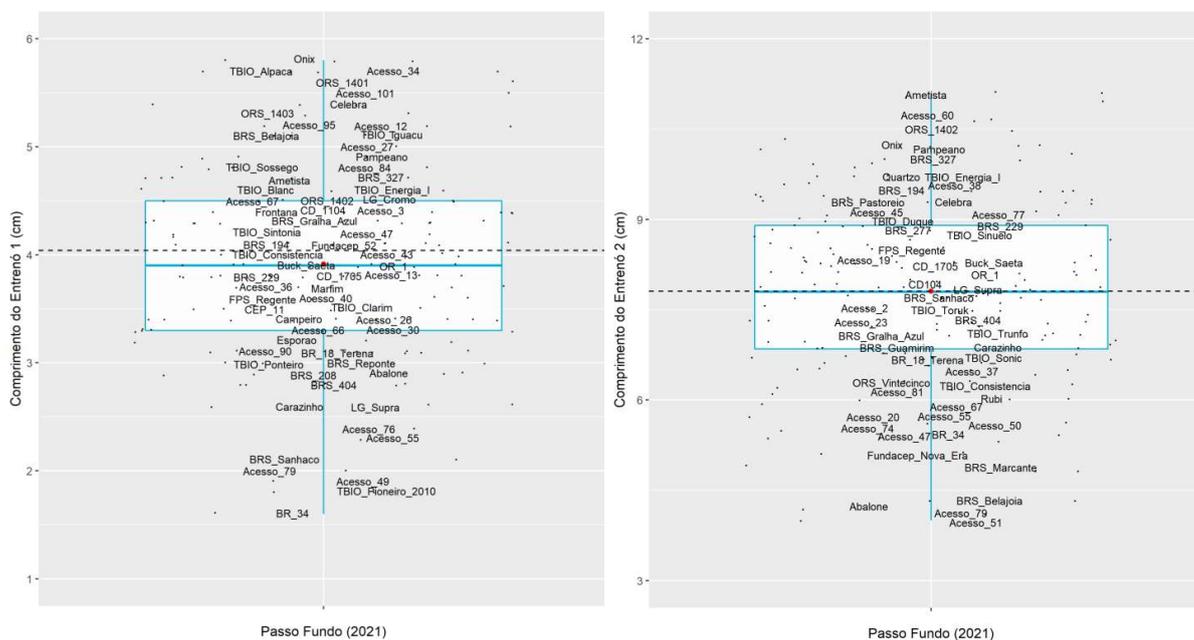


FIGURA 1. Gráficos boxplot do comprimento do primeiro e segundo entrenó avaliados em um painel de 179 genótipos de trigo em Passo Fundo, Brasil, em 2021 (ENTRENÓ 1 e ENTRENÓ 2). Pontuações representam os genótipos.

4.3.1.2 Comprimento do terceiro e quarto entrenós

Os caracteres foram avaliados em 178 genótipos, já que estas medidas não contam com o acesso 101, o qual teve apenas dois entrenós. Os genótipos estudados apresentaram variação para o comprimento do terceiro e quarto entrenó (Apêndice 6). Os valores de comprimento do terceiro entrenó variaram de 7,9 cm no acesso argentino 72 até 19 cm na cultivar TBIO Energia II, com média geral de 12 cm (linha tracejada – Entrenó 3 da Figura 2) e desvio padrão de 1,5 cm. Os valores de comprimento do quarto entrenó variaram de 9,9 cm no acesso 72 até 23,9 cm na cultivar Embrapa 16, com média geral de 18 cm (linha tracejada – Entrenó 4 da Figura 2) e desvio padrão de 2,45 cm. Na Figura 2, é possível observar a ampla dispersão dos dados, mas com tendência das médias variarem principalmente na proximidades da média geral de cada variável. No teste de agrupamento de médias de Scott-Knott, houve a separação dos genótipos em três grupos para o caráter comprimento do terceiro entrenó e dois grupos para o comprimento do quarto entrenó (Apêndice 4). No comprimento do terceiro nó, o primeiro grupo teve variação de 12,1 a 19 cm, composto por 87 genótipos, o segundo grupo teve variação de 10,5 a 12 cm, composto

por 65 genótipos, e o terceiro grupo teve variação de 7,9 a 10,4 cm, composto por 26 genótipos. No comprimento do quarto entrenó, o primeiro grupo teve variação de 17,7 a 23,9 cm, composto por 105 genótipos, e o segundo grupo teve variação de 9,9 a 17,5 cm, composto por 73 genótipos (Apêndice 4).

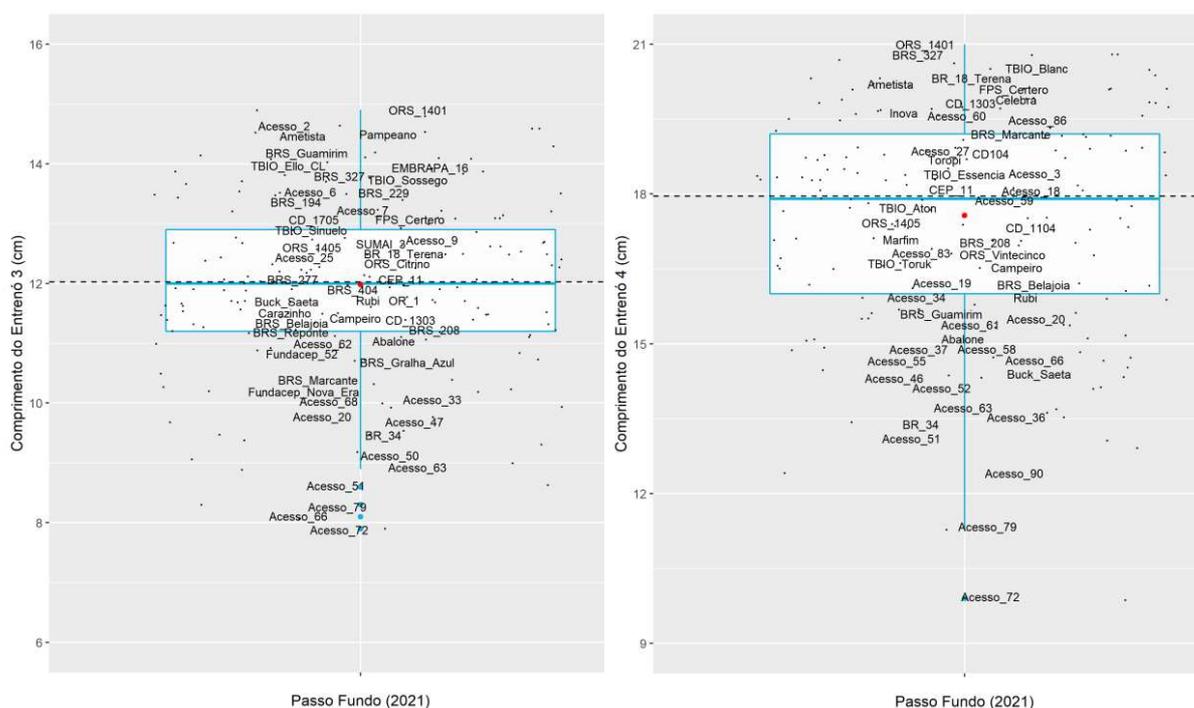


FIGURA 2. Gráficos boxplot do comprimento do terceiro e quarto entrenó avaliados em um painel de 178 genótipos de trigo em Passo Fundo, Brasil, em 2021 (ENTRENÓ 3 e ENTRENÓ 4). Pontuações representam os genótipos.

4.3.1.3 Comprimento do quinto entrenó

Dentro do grupo de 179 genótipos estudados, apenas 25 genótipos tiveram cinco entrenós. Pode ser observado que estes genótipos apresentaram variação para este caráter (Apêndice 7), com valores variando de 16,7 cm no acesso 90, com origem francesa, até 24,4 cm na cultivar Frontana. A média geral de comprimento do quinto entrenó foi de 20,5 cm e o desvio padrão foi de 2,37 cm. No teste de agrupamento de médias de Scott-Knott houve a separação dos genótipos em quatro grupos (Apêndice 4), sendo que o primeiro apresentou variação de 23 a 24,4 cm, composto por sete genótipos, dentre eles as cultivares Frontana e Toropi. O segundo grupo apresentou variação de 20,5 a 22,1 cm, composto por oito genótipos, dentre eles as cultivares BRS 208 e Rubi. O terceiro grupo apresentou variação de 18,7 a 20,1 cm, composto por seis cultivares, dentre elas a cultivar Fundacep Nova Era. O quarto grupo apresentou variação de 16,7 a 17,7 cm, composto por cinco genótipos, dentre elas somente uma cultivar brasileira, a cultivar Abalone (Apêndice 4).

4.3.1.4 Comprimento do pedúnculo

O caráter foi avaliado em 179 genótipos, os quais diferiram significativamente entre si (Apêndice 5), com valores desde 10,7 cm no acesso 101 até 44,1 cm na cultivar Frontana. A média geral de comprimento do pedúnculo foi de 31,46 cm (linha tracejada – Figura 3) e o desvio padrão foi de 5,36 cm. Na Figura 3 é possível observar a grande variação no comprimento do pedúnculo e que apenas o acesso 101 foi caracterizado como outlier. No teste de agrupamento de médias de Scott-Knott houve a separação dos genótipos em dez grupos (Apêndice 4), sendo que o primeiro grupo apresentou comprimento do pedúnculo variando de 42,7 a 44,1 cm, composto por quatro genótipos, dentre eles a cultivar Frontana. O segundo grupo apresentou variação de 39,9 a 41,1 cm, composto por sete genótipos, dentre eles as cultivares Toropi e Carazinho. O terceiro grupo apresentou variação de 36,7 a 39,5 cm, composto por 19 genótipos, dentre eles a cultivar Quartzo. O quarto grupo apresentou variação de 34,3 a 36,6 cm, composto por 28 genótipos, dentre eles a cultivar BRS 404. O quinto grupo apresentou variação de 31,8 a 33,8 cm, composto por 30 genótipos, dentre a cultivar Ônix. O sexto grupo apresentou variação de 29,4 a 31,4 cm, composto por 29 genótipos, dentre eles a cultivar TBIO Aton. O sétimo grupo apresentou variação de 26,8 a 29,2 cm, composto por 27 genótipos, dentre eles as cultivares OR 1 e TBIO Audaz. O oitavo grupo apresentou variação de 24,3 a 26,5 cm, composto por 18 genótipos, dentre eles a cultivar TBIO Toruk. O nono grupo apresentou variação de 20,3 a 24 cm, composto por 16 genótipos, dentre eles a cultivar TBIO Calibre. O décimo grupo apresentou média de 10,7 cm, composto apenas pelo acesso 101 (Apêndice 4).

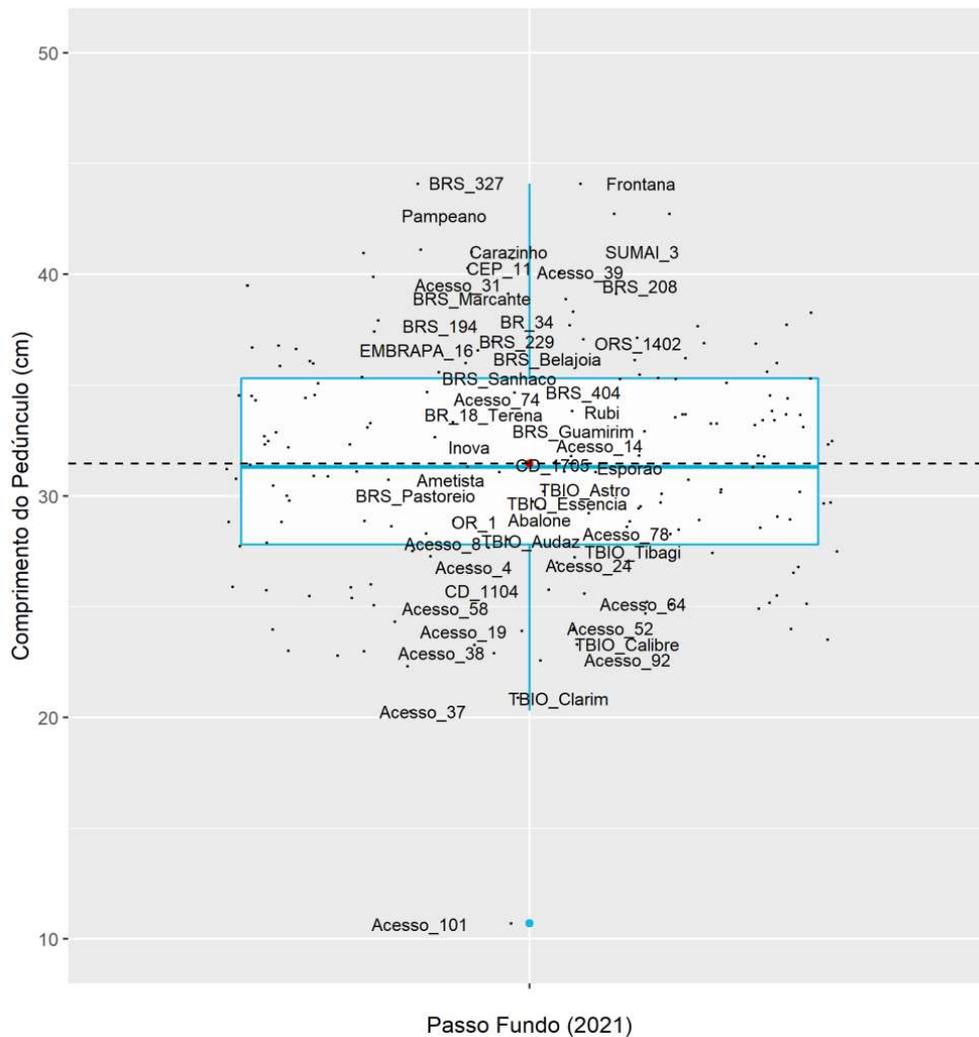


FIGURA 3. Gráfico boxplot do comprimento do pedúnculo (CP) avaliado em um painel de 179 genótipos de trigo em Passo Fundo, Brasil, em 2021 (CP_PF_21). Pontuações representam os genótipos.

4.3.1.5 Exserção do pedúnculo

O caráter foi avaliado em 179 genótipos em dois locais em 2021, Passo Fundo (Brasil) e Chacabuco (Argentina). Pela análise da variância pode-se observar que tanto os genótipos estudados, como os anos de avaliação e a interação genótipo x ambiente apresentaram variação altamente significativa para a exserção do pedúnculo (Apêndice 8). Em Passo Fundo, os valores variaram de 1 cm no acesso 101 até 30,5 cm no acesso 44, com média geral de 15,4 cm e desvio padrão de 4,63 cm. Já em Chacabuco, os valores variaram de 4,9 cm no acesso 55, uma linhagem argentina da Biotrigo, até 28,2 cm na cultivar Frontana, com média geral de 13,3 cm e desvio padrão de 3,94 cm. A média geral para exserção do pedúnculo nos dois ambientes foi de 14,3 cm (linha tracejada – Figura 4). Mesmo com efeito significativo de ambiente e interação entre genótipos e ambientes, constatou-se que as médias de exserção do pedúnculo avaliadas em Passo Fundo e em

Chacabuco não foram significativamente diferentes em um grupo formado por 144 genótipos. Outro grupo composto por 31 genótipos, as médias avaliadas em Passo Fundo foram significativamente maiores do que as médias avaliadas em Chacabuco. Os demais quatro genótipos tiveram as médias avaliadas em Chacabuco significativamente maiores do que as médias em Passo Fundo.

Na Figura 4 é possível observar grande variação dentro de cada ambiente e também entre ambientes, com destaque para a cultivar Frontana, outlier nos dois locais. No teste de agrupamento de médias de Scott-Knott houve a separação dos genótipos em seis grupos em Passo Fundo e cinco grupos em Chacabuco (Apêndice 4). Em Passo Fundo, o grupo com o maior exserção do pedúnculo teve variação de 30,47 até 25,7 cm, composto por quatro genótipos, dentre eles a cultivar Frontana. O segundo grupo teve variação de 24,93 até 21,3 cm, composto por 11 genótipos, dentre eles a cultivar Quartzo. O terceiro grupo teve variação de 21,07 até 15,63 cm, composto por 70 genótipos, dentre eles as cultivares Ônix e TBIO Ponteiro. O quarto grupo teve variação de 15,5 até 11,17 cm, composto por 63 genótipos, dentre eles as cultivares Toropi e TBIO Toruk. O quinto grupo teve variação de 10,93 até 7,33 cm, composto por 27 genótipos, dentre eles a cultivar TBIO Sonic. O grupo com a menor exserção do pedúnculo em Passo Fundo teve variação de 6,4 até 1,03 cm, composto por quatro genótipos, dentre eles o acesso 101. Em Chacabuco, o grupo com o maior exserção do pedúnculo teve variação de 26,1 até 24,2 cm, composto por três genótipos, dentre eles a cultivar Frontana. O segundo grupo teve variação de 22,93 até 18,83 cm, composto por 11 genótipos, dentre eles a cultivar Pampeano. O terceiro grupo teve variação de 18,4 até 13,73 cm, composto por 68 genótipos, dentre eles as cultivares Toropi, Quartzo e TBIO Ponteiro. O quarto grupo teve variação de 13,47 até 10,2 cm, composto por 57 genótipos, dentre eles as cultivares Ônix e TBIO Toruk. O grupo com a menor exserção do pedúnculo em Chacabuco teve variação de 10,1 até 4,93 cm, composto por 40 genótipos, dentre eles o acesso 101 (Apêndice 4).

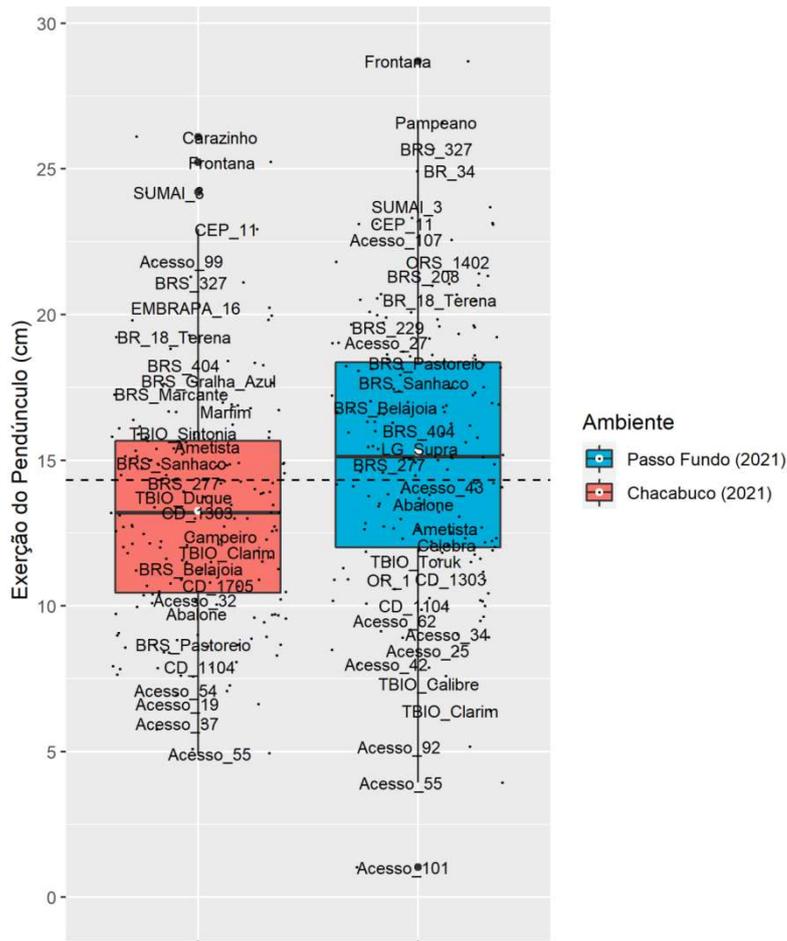


FIGURA 4. Gráfico boxplot da exserção do pedúnculo (EX) avaliada em um painel de 179 genótipos de trigo em 2021 em Chacabuco (Argentina) e Passo Fundo (Brasil) (EX_CH_21 e EX_PF_21). Pontuações representam os genótipos.

4.3.1.6 Comprimento da espiga

O caráter foi avaliado em 179 genótipos em dois ambientes em 2021, Passo Fundo (Brasil) e Chacabuco (Argentina). Pela análise da variância pode-se observar que tanto os genótipos estudados, como os anos de avaliação e a interação genótipo x ambiente apresentaram variação altamente significativa para o comprimento da espiga (Apêndice 8). Em Passo Fundo, os valores variaram de 5,3 cm no acesso 101 até 11,1 cm no acesso 26, uma linhagem brasileira da Biotrigo, com média geral de 8,1 cm e desvio padrão de 0,78 cm. Em Chacabuco, os valores variaram de 6,4 cm na cultivar BRS Pastoreio até 12,1 cm no acesso 72, com média geral de 9,2 cm e desvio padrão de 0,79 cm. A média geral do comprimento da espiga nos dois ambientes foi de 8,66 cm (linha tracejada – Figura 5). Mesmo com efeito significativo de ambiente e interação entre genótipos e ambientes, constatou-se que as médias de comprimento da espiga avaliadas em Passo Fundo e em Chacabuco não foram significativamente diferentes em um grupo formado por 126 genótipos. Outro grupo composto por 52 genótipos teve as médias de comprimento da

espiga avaliadas na Chacabuco significativamente maiores do que as médias avaliadas em Passo Fundo. Apenas um genótipo, uma linhagem brasileira da Biotrigo, teve a média de comprimento da espiga avaliada em Passo Fundo significativamente maior do que a média em Chacabuco.

Na Figura 5, é possível observar grande variação dentro de cada ambiente e também entre ambientes, com destaque para o acesso 72, com origem argentina, outlier acima do máximo nos dois locais. Por outro lado, a cultivar BRS Pastoreio é um outlier abaixo do mínimo na avaliação em Chacabuco. No teste de agrupamento de médias de Scott-Knott houve a separação dos genótipos em três grupos em Passo Fundo e dois grupos em Chacabuco. Em Passo Fundo, o grupo com o maior comprimento da espiga teve variação de 10,67 até 11,07 cm, composto por três genótipos, dentre eles a cultivar Pampeano e o acesso 72. O segundo grupo teve variação de 8,4 até 9,93 cm, composto por 53 genótipos. O terceiro grupo teve variação de 5,33 até 8,33 cm, composto por 123 genótipos. Em Chacabuco, o grupo com o maior comprimento da espiga teve variação de 9,33 a 12,1 cm, composto por 74 genótipos. O segundo grupo teve variação de 9,3 a 6,43 cm, composto pelos demais 105 genótipos. Os resultados individuais de cada genótipo nos dois ambientes são mostrados no Apêndice 4.

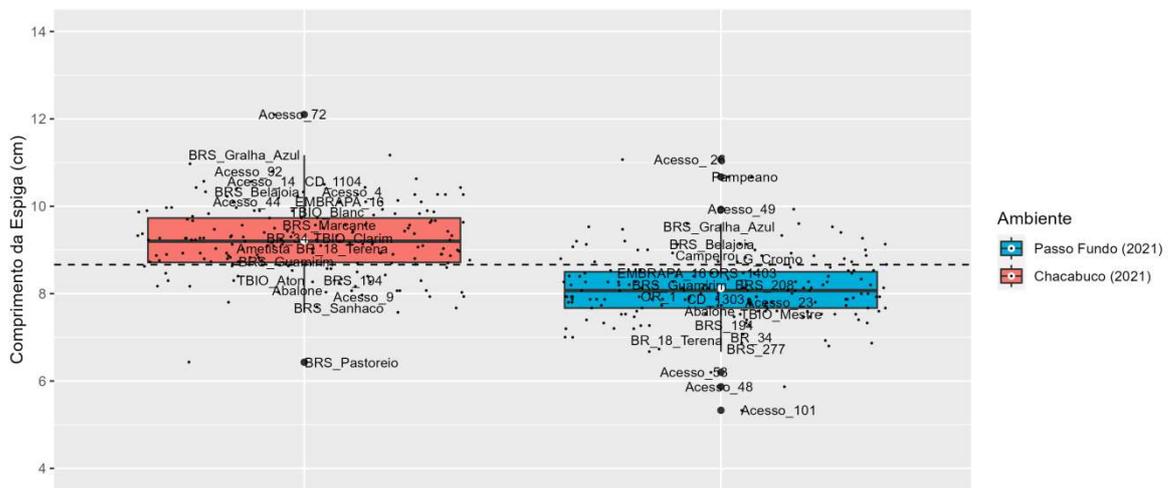


FIGURA 5. Gráfico boxplot do comprimento da espiga (CE) avaliado em um painel de 179 genótipos de trigo em 2021 em Passo Fundo (Brasil) e Chacabuco (Argentina) (CE_PF_21 e CE_CH_21). Pontuações representam os genótipos.

4.3.1.7 Número de nós visíveis

O caráter foi avaliado em 179 genótipos em Passo Fundo em 2021. Com base nesta variável, pode-se observar que os genótipos estudados apresentaram variação no número de nós (Apêndice 5), com valores que variaram de dois até cinco nós. A média geral de

número de nós dos 179 genótipos foi de 4,1 nós e o desvio padrão foi de 0,34 nós. No teste de agrupamento de médias de Scott-Knott houve a separação dos genótipos em quatro grupos, sendo que o primeiro grupo apresentou variação de 4,67 até 5 nós, composto por 25 genótipos. O segundo grupo apresentou média de 4,33 nós, composto por 33 genótipos. O terceiro grupo compreende a maioria dos genótipos, com variação de 3,33 até 4 nós, composto por 120 genótipos. O quarto grupo é composto apenas pelo acesso 101, com média de 2 nós. Os resultados individuais de cada genótipo são mostrados no Apêndice 4.

4.3.2 Dias até a antese

O caráter foi avaliado em um grupo de 179 genótipos avaliados em dois anos (2020 e 2021) em Passo Fundo. Pela análise da variância, pode-se observar que tanto os genótipos estudados, como os anos de avaliação e a interação genótipo x ano apresentaram variação altamente significativa para o número de dias até a antese (Apêndice 8). Em 2020, os valores variaram de 81 dias no acesso 98, uma cultivar americana, até 124 dias no acesso 95, uma cultivar Francesa. Em 2021, os valores variaram de 72 dias no acesso 9, uma linhagem brasileira da Biotrigo, até 100 dias no acesso 72 (Apêndice 4). Em 2020, a média do número de dias até a antese foi de 89 dias com desvio padrão de 6,6 dias, enquanto que a média em 2021 foi de 80 dias e desvio padrão de 6,2 dias. A média geral do número de dias até a antese nos dois anos foi de 85 dias (linha tracejada – Figura 6). Com base no efeito significativo de anos e interação altamente significativa entre genótipos e anos, pode-se constatar que em um grupo formado por 158 genótipos, as médias de dias até a antese avaliadas em 2020 foram significativamente maiores que as médias de dias até a antese avaliadas em 2021. Nos demais 21 genótipos, as médias dos dois anos para o caráter não foram estatisticamente diferentes.

Na Figura 6, é possível observar que acessos estrangeiros, principalmente de origem Argentina e Francesa, foram caracterizadas como outliers acima do máximo nos dois anos enquanto que genótipos, principalmente brasileiros, foram caracterizados como outliers abaixo do mínimo. No teste de agrupamento de médias de Scott-Knott, houve a separação dos genótipos em seis grupos em 2020 e cinco grupos em 2021 (Apêndice 4). Em 2020, o primeiro grupo com o maior número de dias até a antese teve apenas acesso 95 com 124 dias. O segundo grupo teve variação de 113 a 116 dias e foi composto por dois genótipos, um argentino e um americano. O terceiro grupo teve variação de 105 a 108 dias e foi composto por seis genótipos, dentre eles apenas um genótipo brasileiro, a cultivar Toropi. O quarto grupo teve variação de 94 a 103 dias, composto principalmente por

genótipos argentinos, duas cultivares brasileiras, BRS 277 e BRS Pastoreio, e uma francesa. O quinto grupo teve variação de 88 a 93 e foi composto por 64 genótipos, dentre eles as cultivares brasileiras como Ônix e Quartzo. O sexto grupo teve variação de 81 a 87 dias, composto pelos 87 genótipos com menos número de dias até a antese, dentre eles, as cultivares Frontana, TBIO Toruk e TBIO Ponteiro. Em 2021, o primeiro grupo com o maior número de dias até a antese teve variação de 97 a 100 dias, composto por cinco genótipos, onde apenas a cultivar Toropi tem origem brasileira. O segundo grupo teve variação de 90 a 93 dias, composto por 14 genótipos principalmente argentinos e franceses, dentre eles apenas BRS 277 e BRS Pastoreio tem origem brasileira. O terceiro grupo teve variação de 84 a 89 dias, composto por 18 genótipos, principalmente argentinos. O quarto grupo teve variação de 78 a 83 dias, composto por 71 genótipos, dentre elas as cultivares Ônix, Quartzo e Frontana. O quinto grupo teve variação de 72 a 77 dias, composto por 70 genótipos, dentre eles TBIO Toruk e TBIO Audaz. Os resultados individuais de cada genótipo nos dois anos são mostrados no Apêndice 4.

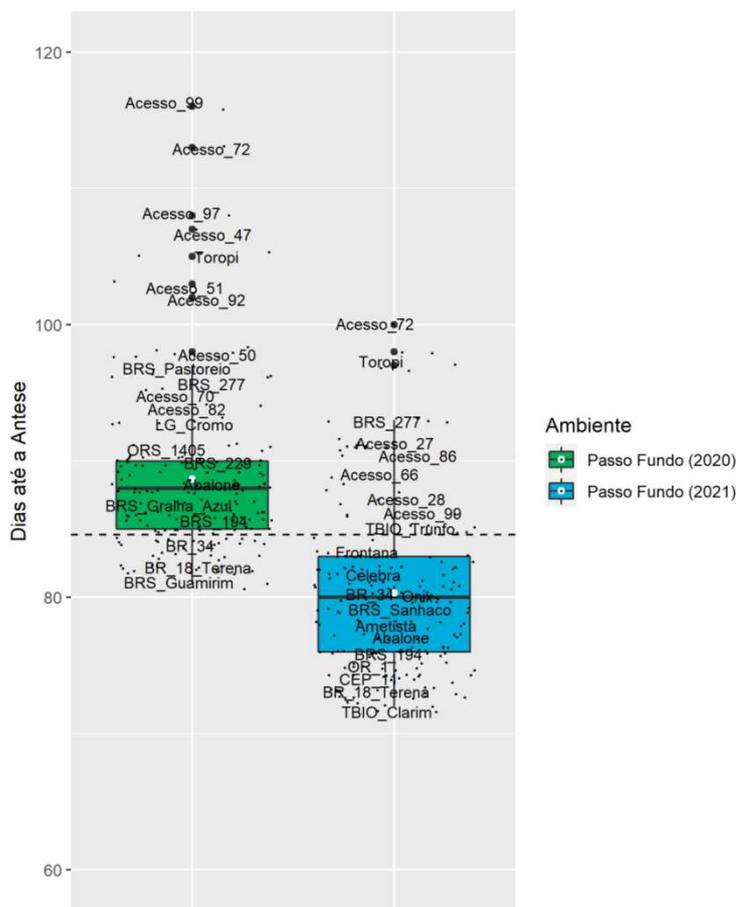


FIGURA 6. Gráfico boxplot do número de dias até a antese avaliado em um painel de 179 genótipos de trigo em Passo Fundo, Brasil, em 2020 e 2021 (DAA_PF_20 e DAA_PF_21, respectivamente). Pontuações representam os genótipos.

4.3.3 Número de grãos por espiga

Os genótipos estudados apresentaram variação altamente significativa para o número médio de grãos por espiga (Apêndice 5), com valores desde 24,2 na cultivar CEP 11 até 56,5 no acesso 90, com origem francesa. A média geral do número de grãos por espiga foi de 38,5 grãos (linha tracejada – Figura 7) e o desvio padrão foi de 4,8 grãos. Na Figura 7, é possível observar a amplitude de dispersão dos valores e que os genótipos caracterizados como outliers acima do máximo, com número de grãos por espiga maior que 50 grãos, são todos estrangeiros. Somente a cultivar CEP 11 foi caracterizado como outlier abaixo do mínimo, com número de grãos por espiga de 24,7 grãos. No teste de agrupamento de médias de Scott-Knott, os genótipos foram divididos em seis grupos distintos, sendo que o primeiro grupo apresentou média de número de grãos por espiga acima de 51,9 grãos, composto por cinco genótipos. O segundo grupo teve variação de 45,9 a 50,1 grãos por espiga, composto por 10 genótipos principalmente argentinos e apenas as cultivares brasileiras BRS Galha Azul e TBIO Consistência. O terceiro grupo teve variação de 39,5 até 45,1 grãos por espiga, composto por 52 genótipos, dentre eles as cultivares Ônix e TBIO Toruk. O quarto grupo teve variação de 34,7 até 39,4 grãos por espiga, composto por 83 genótipos, dentre eles as cultivares Quartzo e TBIO Audaz. O quinto grupo teve variação de 31,8 até 34,5 grãos por espiga, composto por 23 genótipos, dentre eles a cultivar Frontana. O sexto grupo, com as menores média de número de grãos por espiga, teve variação de 24,3 até 30,8 grãos, dentre eles o acesso 101. Os resultados individuais de cada genótipo são mostrados no Apêndice 4.

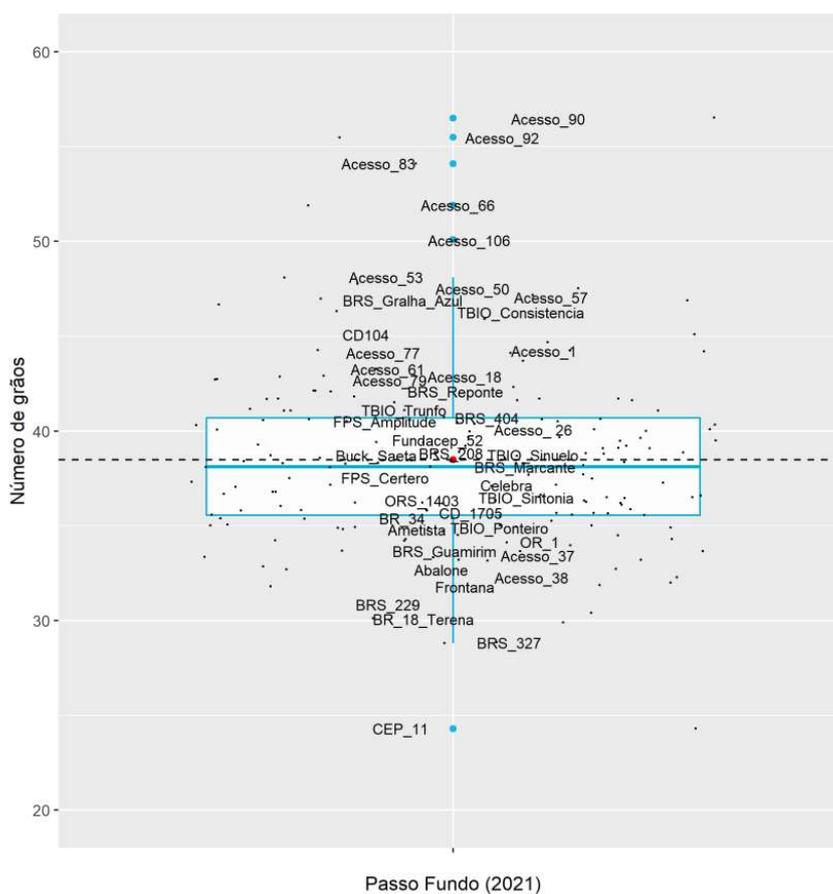


FIGURA 7. Gráfico boxplot do número de grãos por espiga (GE) avaliado em um painel de 179 genótipos de trigo em Passo Fundo, Brasil, em 2021 (GE_PF_21). Pontuações representam os genótipos.

4.3.4 Largura e comprimento da folha bandeira

Os genótipos estudados apresentaram variação altamente significativa para a largura e comprimento da folha bandeira, com valores que variaram de 0,80 até 1,67 cm de largura e 15,3 até 36,4 cm de comprimento no acesso 101 e na cultivar Toropi (Apêndice 5). As médias gerais de largura e comprimento da folha bandeira (linhas tracejadas – Figura 8) dos 179 genótipos foram de 1,2 cm e 22,3 cm e os desvios padrão foram de 0,15 cm e 2,51 cm, respectivamente. Na Figura 8 é possível observar que a dispersão dos dados para o caráter largura da folha bandeira varia em grande maioria entre 1 e 1,5 cm. Por outro lado, o comprimento da folha bandeira teve dispersão dos dados mais concentrada dentro dos limites do boxplot, porém com genótipos em grande maioria variando em uma faixa mais ampla de 17,5 e 27,5 cm. O agrupamento de médias realizado pelo teste de Scott-Knott dividiu os genótipos em dois grupos distintos para o caráter largura da folha bandeira, sendo que o primeiro grupo apresentou variação de 1,27 a 1,67 cm, composto por 77 genótipos. Já o segundo grupo apresentou variação de 0,80 a 1,23 cm, composto pelos demais 102 genótipos. O caráter comprimento da folha bandeira foi dividido em cinco

grupos, sendo que o primeiro grupo apresentou média de 36,4 cm e teve apenas a cultivar Toropi. O segundo grupo apresentou variação de 29,9 a 30 cm, composto pelas cultivares ORS Vintecinco e Pampeano. O terceiro grupo apresentou variação de 22,7 a 27,6 cm, composto por 73 genótipos, dentre eles as cultivares Frontana e Quartzo. O quarto grupo apresentou variação de 20,4 a 22,5 cm, composto por 71 genótipos, dentre eles a cultivar Ônix. O quinto grupo apresentou variação de 15,3 a 20,4 cm, composto por 32 genótipos, dentre eles a cultivar TBIO Toruk. Os resultados individuais das duas variáveis para cada genótipo são mostrados no Apêndice 4.

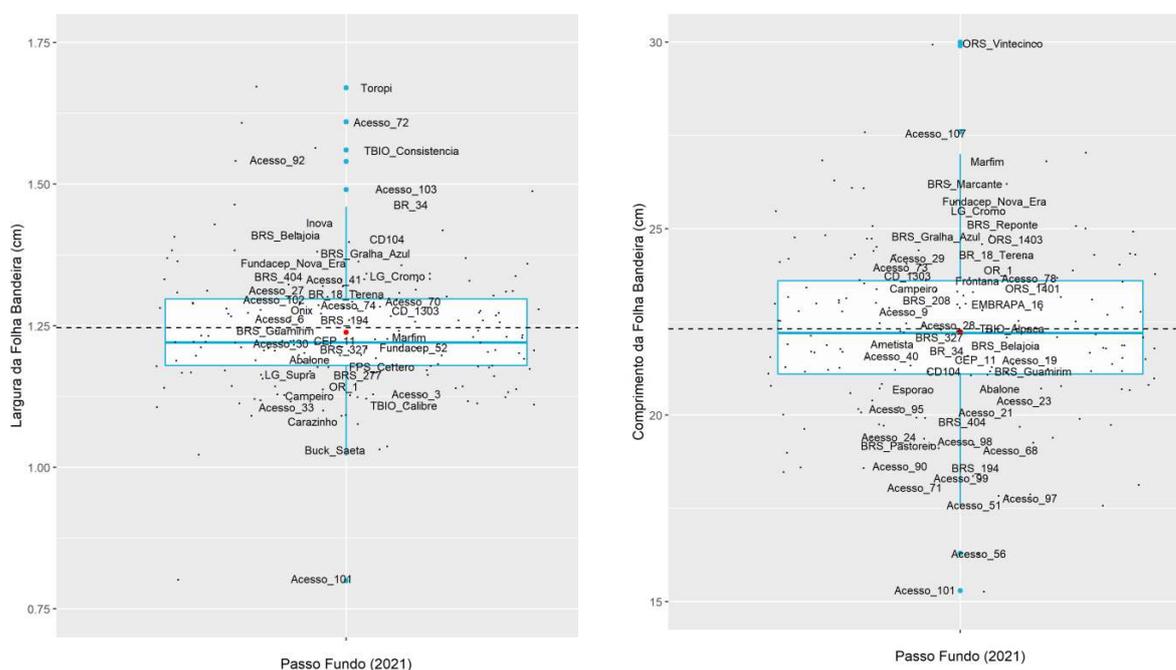


FIGURA 8. Gráficos boxplots da largura (LFB) e comprimento da folha bandeira (CFB) avaliados em um painel de 179 genótipos de trigo em Passo Fundo (PF), Brasil, em 2021. Pontuações representam os genótipos.

4.3.5 Correlação entre os caracteres fenotípicos avaliados

As médias dos genótipos para cada caráter foram utilizadas para verificar a correlação entre os caracteres fenotípicos avaliados (Figura 9). Para entender quais são os caracteres fenotípicos avaliados que estão mais correlacionados à estatura total de planta, os dados apresentados no Capítulo 1 (avaliado em três ambientes, Passo Fundo em 2020 e 2021 e Chacabuco em 2021) foram novamente utilizados.

O comprimento do pedúnculo e a exserção do mesmo (avaliada em dois locais) foram positiva e altamente correlacionados com a estatura total de planta nos três ambientes (Figura 9). O comprimento da folha bandeira também foi positivamente correlacionado com a estatura total de planta dos genótipos nos três ambientes, porém com

magnitude intermediária. Já os comprimentos da espiga, entrenós e número de nós apresentaram correlações positivas de baixa magnitude com a estatura total de planta e não são, portanto, associados com a mesma neste conjunto de genótipos.

O número de grãos por espiga apresentou correlações negativas e de baixa magnitude com a estatura total de planta e demais componentes da mesma. Apesar dos valores baixos de correlação, o sinal negativo indica uma tendência de que genótipos mais baixos tenham um maior número de grãos por espiga. Além disso, o número de grãos por espiga apresentou valores positivos e baixos de correlação com o comprimento da espiga. Outro ponto importante é a correlação negativa entre o número de nós e o comprimento dos entrenós, indicando que o maior número de entrenós esteve associado ao menor comprimento destes componentes da estatura total de planta. Por fim, salienta-se a correlação positiva e de magnitude elevada entre o comprimento do pedúnculo e a exserção da espiga, indicando que o maior comprimento do primeiro é fundamental para uma boa exserção da espiga, como seria esperado.

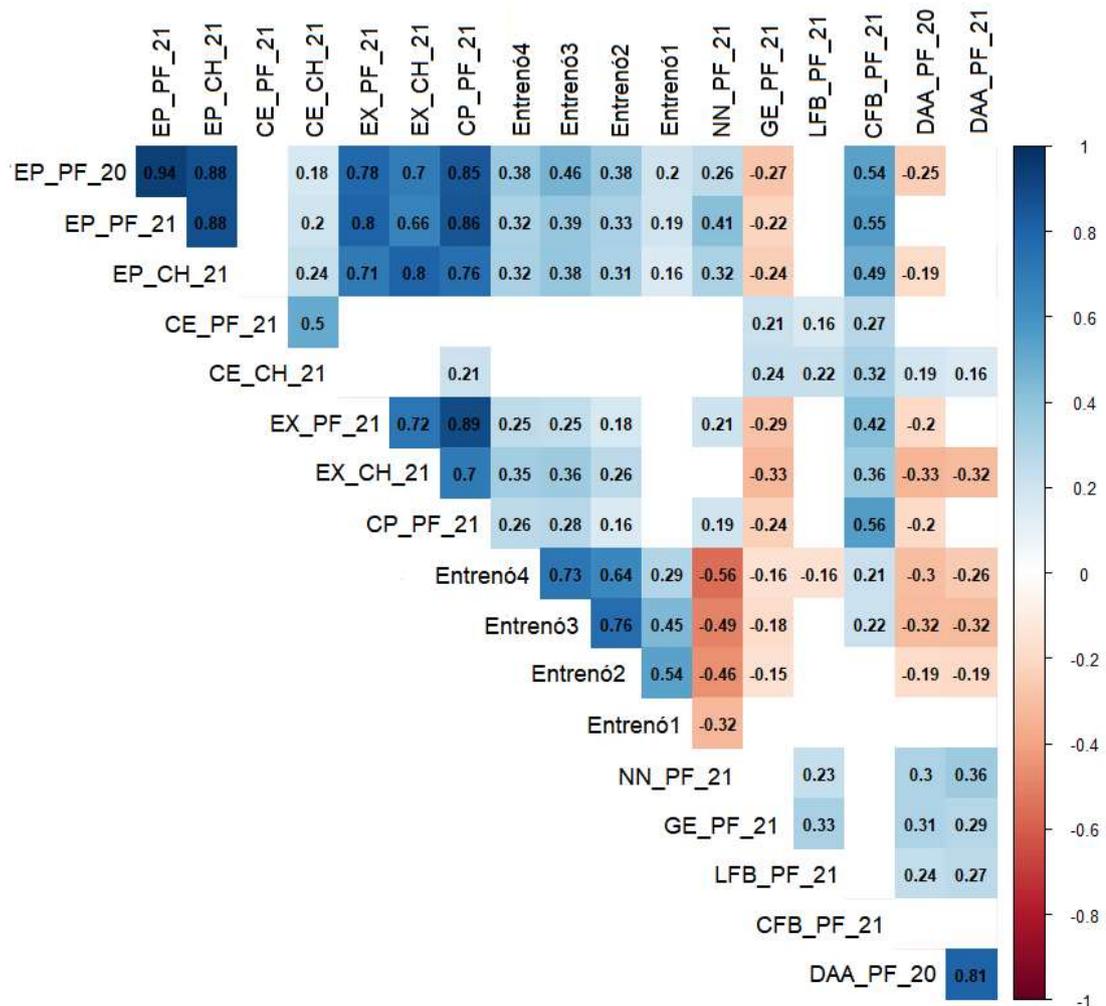


FIGURA 9. Correlações fenotípicas entre os caracteres avaliados. EP_PF_20= Estatura de planta avaliada em Passo Fundo em 2020. EP_PF_21= Estatura de planta avaliada em Passo Fundo em 2021. EP_CH_21= Estatura de planta avaliada em Chacabuco em 2021. CE_PF_21= Comprimento da espiga avaliado em Passo Fundo em 2021. CE_CH_21= Comprimento da espiga avaliado Chacabuco em 2021. EX_PF_21= Exserção do pedúnculo avaliado em Passo Fundo em 2021. EX_CH_21= Exserção do pedúnculo avaliado Chacabuco em 2021. CP_PF_21= Comprimento do pedúnculo avaliado em Passo Fundo em 2021. ENTRENÓ 4= Quarto entrenó avaliado em Passo Fundo em 2021. ENTRENÓ 3= Terceiro entrenó avaliado em Passo Fundo em 2021. ENTRENÓ 2= Segundo entrenó avaliado em Passo Fundo em 2021. ENTRENÓ 1= Primeiro entrenó avaliado em Passo Fundo em 2021. NN_PF_21= Número de nós avaliado em Passo Fundo em 2021. GE_PF_21= Número de grãos por espiga avaliado em Passo Fundo em 2021. LFB_PF_21= Largura da folha bandeira avaliada em Passo Fundo em 2021. CFB_PF_21= Comprimento da folha bandeira avaliada em Passo Fundo em 2021. DAA_PF_20= Dias até a antese avaliado em Passo Fundo em 2020. DAA_PF_21= Dias até a antese avaliado em Passo Fundo em 2021. Espaços em branco correspondem a correlações não significativas ($p>0,05$).

4.3.6 Genes de nanismo nos genótipos de trigo

Com base nos marcadores moleculares utilizados foi possível identificar a presença de quatro genes de nanismo entre os 179 genótipos estudados, conforme demonstrado no Capítulo 1. Uma vez detectada a presença de um gene ou combinações de genes *Rht* entre os genótipos estudados, os mesmos foram agrupados de forma que foi possível obter o valor médio de cada característica fenotípica avaliada para cada um dos genes ou combinação entre eles (Tabela 1). Destaca-se que, desta forma, cada uma das médias é proveniente de um tamanho amostral distinto, que corresponde ao número de genótipos em que foram detectados cada gene ou grupo de genes. O teste de médias de Duncan não detectou diferença significativa entre o genótipo no locus *Rht* para as características comprimento do entrenó 1, 2, 3, comprimento da espiga (avaliada em Chacabuco) e número de grãos por espiga (Tabela 1). Outro ponto importante é que o teste aponta pouca diferença entre genes *Rht* para as características comprimento do entrenó 4, exserção do pedúnculo (ambos ambientes), comprimento da espiga (avaliada em Passo Fundo), número de nós, dias até a antese (ambos ambientes) e largura da folha bandeira. Por outro lado, o teste de Duncan mostrou que as variáveis comprimento do pedúnculo e folha bandeira tiveram diferenças relevantes conforme o gene *Rht* detectado. Os genótipos com as combinações *Rht-B1b* e *Rht24*, bem como *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht24* e também *Rht-B1b*, *Rht8* e *Rht24* tiveram menores pedúnculos que genótipos sem nenhum gene *Rht*. Quanto ao comprimento da folha bandeira, com exceção dos genótipos com o alelo *Rht-D1b*, todos os genótipos com genes *Rht* tiveram redução no caráter, tendo maior impacto quando as combinações de três genes estão presentes: *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht24* e *Rht-B1b*, *Rht8* e *Rht24*

TABELA 1. Médias dos genótipos agrupados quanto à presença de genes *Rht* ou combinações de genes para cada um dos caracteres fenotípicos avaliados.

	Nenhum gene	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1b</i>	<i>Rht24</i>	<i>Rht-B1b</i> e <i>Rht24</i>	<i>Rht-D1b</i> e <i>Rht24</i>	<i>Rht8</i> e <i>Rht24</i>	<i>Rht-B1b</i> , <i>Rht-D1b</i> e <i>Rht24</i>	<i>Rht-B1b</i> , <i>Rht8</i> e <i>Rht24</i>
Nº de genótipos	3	24	4	15	109	9	5	2	8
ENTRENÓ 1	4,8 ns	4,0 ns	3,7 ns	4,4 ns	4,0 ns	3,9 ns	3,8 ns	5,0 ns	4,0 ns
ENTRENÓ 2	8,4 ns	7,8 ns	6,0 ns	7,9 ns	7,9 ns	6,9 ns	7,6 ns	7,6 ns	7,9 ns
ENTRENÓ 3	13,0 ns	11,8 ns	10,9 ns	12,1 ns	12,1 ns	11,8 ns	12,3 ns	11,5 ns	11,6 ns
ENTRENÓ 4	19,7 a	17,3 ab	17,4 ab	18,6 ab	18,1 ab	17,7 ab	16,4 ab	17,1 ab	15,5 ab
CP_PF_21	38,2 a	31,9 ab	33,1 ab	34,7 ab	30,5 b	33,1 ab	38,9 a	21,0 c	30,0 c
EX_PF_21	17,5 a	15,6 a	17,5 a	18,1 a	14,8 a	15,0 a	20,7 a	8,8 b	8,5 b

Continuação TABELA 1. Médias dos genótipos agrupados quanto à presença de genes *Rht* ou combinações de genes para cada um dos caracteres fenotípicos avaliados.

EX_CH_21	15,4 abc	13,1 bcd	13,0 bcd	16,4 ab	12,8 bcd	13,3 bcd	19,7 a	9,7 d	11,1 cd
CE_PF_21	8,3 a	8,6 a	7,1 bc	7,7 ab	8,1 a	8,2 a	8,0 ab	6,7 c	8,4 ab
CE_CH_21	9,5 ns	9,6 ns	9,6 ns	9,1 ns	9,1 ns	9,1 ns	9,4 ns	8,6 ns	9,3 ns
NN_PF_21	4,3 ab	4,2 b	4,3 ab	4,3 ab	4,1 b	4,0 b	4,6 a	3,0 c	4,2 ab
DAA_PF_20	92,9 b	90,5 b	95,6 a	87,2 b	88,4 b	89,1 b	85,8 b	90,0 b	90,8 b
DAA_PF_21	85,3 b	80,8 bc	86,5a	79,6 bc	79,6 bc	82,6 bc	80,3 bc	75,8 c	83,6 bc
GE_PF_21	33,2 ns	40,1 ns	33,5 ns	38,1 ns	38,5 ns	39,1 ns	37,2 ns	33,3 ns	40,1 ns
LFB_PF_21	1,4 a	1,3 a	1,2 a	1,2 a	1,2 a	1,3 a	1,2 a	1,0 b	1,4 a
CFB_PF_21	26,8 a	22,9 b	23,9 ab	21,9 bc	22,2 bc	22,4 b	23,2 b	19,0 c	21,5 c

ENTRENÓ 1= Primeiro entrenó avaliado em Passo Fundo em 2021. ENTRENÓ 2= Segundo entrenó avaliado em Passo Fundo em 2021. ENTRENÓ 3= Terceiro entrenó avaliado em Passo Fundo em 2021. ENTRENÓ 4= Quarto entrenó avaliado em Passo Fundo em 2021. ENTRENÓ 5= Quinto entrenó avaliado em Passo Fundo em 2021. CP_PF_21= Comprimento do pedúnculo avaliado em Passo Fundo em 2021. EX PF 21= Exserção do pedúnculo avaliado em Passo Fundo em 2021. EX CH 21= Exserção do pedúnculo avaliado Chacabuco em 2021. EP_PF_21= Comprimento da espiga avaliado em Passo Fundo em 2021. CE_CH_21= Comprimento da espiga avaliado Chacabuco em 2021. NN_PF_21= Número de nós avaliado em Passo Fundo em 2021. DAA_PF_20= Dias até a antese avaliado em Passo Fundo em 2020. DAA_PF_21= Dias até a antese avaliado em Passo Fundo em 2021. GE_PF_21= Número de grãos por espiga avaliado em Passo Fundo em 2021. LFB_PF_21= Largura da folha bandeira avaliada em Passo Fundo em 2021. CFB_PF_21= Comprimento da folha bandeira avaliada em Passo Fundo em 2021. Nível de confiança pelo teste de Duncan: 0,95. Valores seguidos pela mesma letra minúscula na linha não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan a 5% de probabilidade. ns: não significativo.

4.3.7 Regressão linear múltipla entre caracteres fenotípicos avaliados e os genes *Rht*

Com base na Tabela 2 verifica-se que houve coeficientes significativos para alguns genes entre os caracteres fenotípicos avaliados. Os coeficientes do gene *Rht-B1b* foram significativos com o comprimento do entrenó 4 (-0,8243*) e pedúnculo (-2,1069***) e o comprimento da folha (-1,3075***). No caso do gene *Rht-D1b*, coeficientes significativos foram identificados no comprimento do entrenó 2 (-0,3568**), 3 (-0,316*), pedúnculo (-0,754*), espiga em Passo Fundo (-0,1873**) e o comprimento da folha (-0,4306*). O gene *Rht24*, por sua vez, apresentou coeficientes significativos com o número de dias até a antese em 2020 (-1,1646*) e 2021 (-1,5955*), além do comprimento da folha bandeira (-1,3618***).

Houve coeficientes significativos entre dos genes *Rht8* e *Rht24* e o comprimento do entrenó 4 (-0,5507*), número de dias até a antese (-1,1551*) e comprimento da folha bandeira (-0,5838**). *Rht-B1b* e *Rht24* tiveram coeficientes significativos no comprimento do pedúnculo (-3,7426***), número de dias até a antese em 2020 (-2,7888*) comprimento

da folha bandeira (-2,2504***). *Rht-D1b* e *Rht24* tiveram coeficientes significativos no comprimento do pedúnculo (-1,1186**), número de nós (-0,0813*) e comprimento da folha (-0,9561***). *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht24* tiveram coeficientes significativos no comprimento do pedúnculo (-0,5125*), número de dias até a antese (-0,7239) e comprimento da folha bandeira (-0,2995*). *Rht-B1b*, *Rht8* e *Rht24* tiveram coeficientes significativos no comprimento do pedúnculo (-1,7026**), exserção do pedúnculo (-0,896**) e comprimento da folha bandeira (-1,0854***). Ou seja, os genótipos que tiveram a presença destes genes detectada também tiveram redução nestes caracteres fenotípicos. O número de grãos por espiga teve coeficientes significativos para os genes isolados *Rht-B1b* (2,3426***) e *Rht24* (1,3692*), além das combinações de *Rht-B1b* e *Rht24* (2,5612**), *Rht-D1b* e *Rht24* (1,2845**) e *Rht-B1b*, *Rht8* e *Rht24* (1,4189***). Ou seja, estima-se que haja impacto positivo no número de grãos por espiga com a presença do gene *Rht-B1b* e *Rht24*.

TABELA 2. Coeficientes de regressão linear múltipla dos genes *Rht* sozinhos ou em combinação para as variáveis fenotípicas avaliadas.

Caráter	Intercepto	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1b</i>	<i>Rht24</i>	<i>Rht8</i> e <i>Rht24</i>	<i>Rht-B1b</i> e <i>Rht24</i>	<i>Rht-D1b</i> e <i>Rht24</i>	<i>Rht-B1b</i> , <i>Rht-D1b</i> e <i>Rht24</i>	<i>Rht-B1b</i> , <i>Rht8</i> e <i>Rht24</i>
Entrenó1	4,032	-0,2704	-0,158	-0,1064	-0,1604	-0,3628	-0,1886	-0,0216	-0,1473
Entrenó 2	7,806	-0,2288	-0,3568 *	-0,1435	-0,1376	-0,2517	-0,3496	-0,0533	-0,1199
Entrenó 3	12,024	-0,4367	-0,316 *	-0,2499	-0,1254	-0,4524	-0,2699	-0,1132	-0,2946
Entrenó 4	17,972	-0,8243 *	-0,344	-0,3142	-0,5507 *	-0,7775	-0,4504	-0,1947	-0,4601
CP_Pf_21	31,591	-2,1069 ***	-0,754 *	-0,9561	0,1207	-3,7426 ***	-1,1186 **	-0,5125 *	-1,7026 ***
EX_Pf_21	15,455	-0,5961	0,0103	0,1775	0,5404	-1,3039	-0,5301	-0,0591	-0,6723
EX_Ch_21	13,313	-0,7831	-0,365	0,2591	0,7129 *	-1,3021	-0,4675	-0,2222	-0,896 **
CE_Pf_21	8,132	0,0925	-0,1873 **	-0,1818	-0,0493	-0,095	-0,0179	-0,0133	0,0098
CE_Ch_21	9,217	0,047	0,0157	-0,1169	-0,014	-0,1973	-0,0813	-0,0233	-0,0378
NN_Pf_21	4,152	-0,0559	1,82e-14	-0,0124	0,0442	-0,1088	-0,0813 *	-0,025	-0,026
DAA_Pf_20	88,879	-0,8154	0,4166	-1,1646 *	-1,1551 *	-2,1424	-0,7967	0,0167	-0,4209
DAA_Pf_21	80,337	-1,5649	0,1732	-1,5955 *	-0,8387	-2,7888 *	-0,6097	-0,7239 *	-0,3546
GE_Pf_21	38,517	2,3426**	0,0413	1,3692 *	0,6519	2,5612 **	1,2845 **	0,223	1,4189 ***
LFB_Pf_21	1,248	0,01847	-0,0177	-0,0272	-0,0206	-0,0589	-0,0130	-0,0133	0,0193
CFB_Pf_21	22,365	1,3075**	-0,4306*	-1,3618 ***	-0,5838 **	-2,2504 ***	-0,9561 ***	-0,2995 *	-1,0854 ***

Significância estatística pelo teste t: * 10%; ** 5%; *** 1%.

4.4 Discussão

O presente estudo avaliou a variabilidade em um painel de 179 genótipos de trigo para os componentes da estatura de planta, composto pelo comprimento dos entrenós, pedúnculo e espiga, além dos caracteres número de dias até a antese, número de grãos por espiga e a largura e comprimento da folha bandeira. Ao mesmo tempo, a partir do diagnóstico de quatro genes de nanismo (*Rht*) neste mesmo painel obtidos por meio de marcadores moleculares diagnósticos, puderam ser buscadas associações entre estes genes e os caracteres avaliados. Os genes de nanismo podem afetar diferentes vias relacionadas à biossíntese (diminuindo o conteúdo ativo) e sinalização hormonal, envolvendo principalmente ácido giberélico (AG) (Hedden, 2003; Pearce, 2021). As moléculas de AG são uma classe de fitohormônios que compreendem um grande grupo de compostos e regulam muitos aspectos do desenvolvimento da planta, incluindo a germinação da semente, alongamento do colmo, expansão da folha, maturação do pólen e o desenvolvimento de flores e sementes (Gau e Chu, 2020). Todos estes aspectos do desenvolvimento fazem com que a interferência na resposta da planta à giberelina também desencadeie efeitos em uma série de características agronômicas importantes (Würschum *et al.*, 2017).

No capítulo 1, quando se observa o efeito destes genes na estatura total de planta dos genótipos na média dos três ambientes tem-se reduções significativas em relação ao controle (genótipos com nenhum gene *Rht* detectado), como na combinação de *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht24* (44,1%), *Rht-B1b*, *Rht8* e *Rht24* (25%), *Rht-D1b* e *Rht24* (19%), *Rht-D1b* (17,9%), *Rht-B1b* e *Rht24* (17,3%), *Rht-B1b* (16,3%) e *Rht24* (7,8%). Contudo, não houve significância estatística quando componentes da estatura de planta foram analisados separadamente para cada um destes genes e combinações (Tabela 1). Com isso, a estatura de planta possivelmente foi reduzida pela diminuição de todos os seus componentes e não somente por uma região do colmo, fazendo com que apenas na análise da estatura total seja possível ter mais precisão do quanto cada gene e combinação afeta o caráter.

No que se refere aos coeficientes de regressão linear múltipla dos genes *Rht* para os componentes da estatura de planta todas são negativas, porém destacam-se coeficientes significativos entre a presença de *Rht-D1b* e a redução das medidas de comprimentos dos entrenós 2 e 3 e espiga, *Rht-B1b* e as combinações de *Rht-B1b* e *Rht24* e *Rht-B1b*, *Rht8* e *Rht24* e o comprimento do pedúnculo. Com isso, os coeficientes destes genes e combinações para o comprimento do pedúnculo deve ser destacada, visto que são as regiões que possuem as maiores medidas nominais da estatura total da planta. Destaca-se

ainda que há alta correlação positiva entre o comprimento do pedúnculo com a estatura total de planta (Figura 9). Ou seja, quanto ocorre redução da estatura total de planta, é esta a região que é mais reduzida. Embora genes de nanismo reduzam todos os entrenós em quantidade proporcional, a maior redução absoluta tende a ser no pedúnculo (Hoogendoorn *et al.*, 1990).

As correlações negativas significativas entre a presença do gene *Rht24* e da combinação de genes *Rht-B1b* e *Rht24* e *Rht-B1b*, *Rht8* e *Rht24* com o comprimento da folha bandeira, além das demais também terem magnitude elevada, indicam que não só as células do colmo são afetadas por genes de nanismo. Os alelos de nanismo *Rht-B1b* e *Rht-D1b* reduzem o tamanho das células em colmos, folhas e coleótilos de trigo (Keyes *et al.*, 1989; Hoogendoorn *et al.*, 1990; Rebetzke *et al.*, 1999). Em avaliação de células epidérmicas de folhas bandeiras em linhagens quase isogênicas com os alelos *Rht-B1b* e *Rht-D1b*, houve diminuição do comprimento celular em comparação às linhagens com os alelos silvestres, o que provocou redução no comprimento da lâmina foliar (Keyes *et al.*, 1989). Jobson *et al.* (2019) também avaliaram a largura e o comprimento das folhas bandeiras de linhagens quase isogênicas com o alelo *Rht-B1b* e o tipo silvestre, onde detectaram redução significativa destas medidas nas linhagens com o alelo *Rht-B1b*. No presente estudo, isso também foi detectado com o comprimento da folha bandeira, mas as diferenças entre os grupos de genes e combinações não foram estatisticamente significativas.

O número de grãos por espiga apresentou correlações negativa e de baixa magnitude com a estatura total de planta e demais componentes da mesma. Apesar dos valores baixos de correlação, o sinal negativo indica uma tendência de que genótipos mais baixos tenham um maior número de grãos por espiga. Hayat *et al.* (2019) avaliou duplo haplóides com os alelos *Rht-B1b* e *Rht-D1b*, detectando semelhante correlação entre estes caracteres. As médias de números de grãos por espiga dos genótipos sem nenhum gene *Rht* detectado e dos genótipos com a combinação dos alelos *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht24* apresentaram valores razoavelmente mais baixos que os demais grupos de genótipos, embora a diferença não seja estatisticamente significativa (Tabela 1). Curiosamente, valores muito próximos foram encontrados por Lanning *et al.* (2012) em avaliação de linhagens quase isogênicas para *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht8*, onde foi detectado o efeito destes alelos sobre o caráter. No presente estudo, as correlações positivas entre a presença de genes de nanismo e o número de grãos por espiga, especialmente *Rht-B1b* e *Rht-B1b* combinado a *Rht24*, demonstram que a presença destes genes também esteve associada ao

aumento no número de grãos por espiga. Estudos supõem que o crescimento reduzido do pedúnculo libera assimilados para partição na espiga em crescimento, permitindo, assim, que as flores distais das espiguetas continuem crescendo, sejam fertilizadas e produzam maior número de grãos por espiga (Youssefian *et al.*, 1992; Miralles *et al.*, 1998). Hayat *et al.* (2019) avaliaram linhagens quase isogênicas com os alelos *Rht-B1b* e *Rht-D1b* comparadas a linhagens sem estes alelos, onde as linhagens com os genes de nanismo tiveram maior número de grãos por espiga. Em outro estudo, assim como com a presença de *Rht-B1b*, também foi detectado aumento no número de grãos por espiga com a presença de *Rht8* (Rebetzke *et al.*, 2011). Por outro lado, não foram detectados efeitos sobre este caráter com a presença do gene *Rht24* (Tian *et al.*, 2022).

O número de dias até a antese variou de 81 dias até 124 dias em 2020 e variou de 72 dias até 100 dias em 2021, indicando um maior número de dias até a antese no primeiro ano. Uma das possíveis razões pode ser pelo fato da semeadura ter ocorrido mais tarde em 2021, o que pode ter contribuído para acelerar o ciclo dos genótipos. Com isso, o número de dias até a antese em 2020 foi significativamente maior que o número de dias até a antese em 2021 em um grupo formado por 158 genótipos. Nos demais 21 genótipos, as médias dos dois anos para o caráter não foram estatisticamente diferentes. Nos dois períodos avaliados, cultivares estrangeiras, principalmente de origem Argentina e Francesa, foram caracterizadas entre as cultivares mais tardias enquanto que genótipos principalmente brasileiros foram caracterizados entre os genótipos com menor número de dias até a antese. O florescimento do trigo é um caráter controlado por muitos genes, dentre eles estão genes relacionados a resposta a vernalização (*Vernalization – Vrn*) e fotoperíodo (*Photoperiod – Ppd*). Mellers *et al.* (2020) mostraram que alelos de insensibilidade a fotoperíodo do gene *Ppd-D1* estiveram presentes em 93% dos acessos avaliados em um painel de estudo composto por germoplasma brasileiro. Com isso, os genótipos estrangeiros que compõem o presente estudo possivelmente não dispõem da grande base genética relacionada à insensibilidade ao fotoperíodo dos genótipos brasileiros. Consequentemente, isso pode ter levado ao maior número de dias até a antese, até que o período de luz diário necessário para a indução do florescimento destes genótipos fosse atingido. Outro fator importante é que genótipos brasileiros são geralmente caracterizados como trigos de primavera, com genes relacionados à diminuição ou ausência da necessidade de vernalização (exposição a horas de frio para indução do florescimento) (Alberto *et al.*, 2009). Mellers *et al.* (2020) também mostraram que 57% dos acessos do painel composto por germoplasma brasileiro tiveram alelos do gene *VRN*

relacionados à diminuição da necessidade de vernalização. Com base em tudo que foi exposto, é natural que genótipos estrangeiros avaliados em condições ambientais brasileiras, como os acessos de origem francesa, estejam entre os genótipos com maior número de dias até a antese. Por fim, a influência de muitos genes sobre o florescimento deve ter contribuído para que não fossem detectadas diferenças estatísticas significativas da presença do gene de nanismo *Rht8* e a diminuição do número de dias até a antese no conjunto utilizado no presente estudo. Estudos já constataram estreita associação de *Rht8* com o alelo de insensibilidade a fotoperíodo *Ppd-D1a* (Börner *et al.*, 1993). O gene *Ppd-D1* está localizado no braço do cromossomo 2DS, assim como o *Rht8*, e desempenha um papel importante na regulação da sensibilidade do fotoperíodo, promovendo o início precoce do florescimento (Guo *et al.*, 2010; Shaw *et al.*, 2012). Além de coeficientes de regressão linear múltipla negativos e significativos para o número de dias até a antese em 2020, é possível verificar que o menor número dias para antese em Passo Fundo em 2020 foi constatado no grupo de genótipos portador da combinação *Rht8* e *Rht24* e em Passo Fundo em 2021 foi nos genótipos com a combinação *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht24* (Tabelas 6 e 7). Isto indica que o gene *Rht24* também pode, quando interagindo com outros genes *Rht*, diminuir o ciclo em trigo.

Todos os efeitos descritos acima foram mais pronunciados em combinações com três genes ou alelos *Rht*, demonstrando um claro efeito de dose, ou seja, quanto maior o número de genes maior o efeito. Analisando-se somente os grupos de genótipos que apresentaram um gene *Rht* cada, pode-se verificar qual gene tem maior efeito sobre os caracteres estudados (Tabela 1). Desta forma, verifica-se que para o comprimento dos entrenós, o alelo *Rht-D1b* teve o maior efeito sobre os entrenós 1, 2, 3, 4 e 5 sendo que para o entrenó 4 o alelo *Rht-B1b* também foi similar. Para o comprimento do pedúnculo a maior diminuição foi observada nos genótipos portadores de *Rht-B1b* assim como para exserção do pedúnculo em Passo Fundo em 2021. Neste mesmo ano em Chacabuco tanto *Rht-B1b* como *Rht-D1b* apresentaram reduções similares na exserção do pedúnculo (Tabela 1). O comprimento da espiga foi menor nos genótipos portadores de *Rht-D1b* em Passo Fundo em 2021 e nos portadores de *Rht24* em Chacabuco em 2021. Para o número de dias até a antese, a maior diminuição foi verificada em genótipos portadores do *Rht24* em Passo Fundo (2020 e 2021). O maior número de grãos por espiga foi encontrado nos genótipos com o alelo *Rht-B1b* e para o comprimento/largura da folha bandeira, somente verificou-se um menor comprimento nos genótipos portadores de *Rht24*.

Tais resultados comprovam que a maior redução na estatura provocada pelo alelo *Rht-D1b* é devido ao seu efeito no encurtamento de todos os entrenós da planta, enquanto que o alelo *Rht-B1b* atua principalmente no encurtamento do pedúnculo (Tabela 2). O alelo *Rht-D1b* também diminui o comprimento da espiga, enquanto que o alelo *Rht-B1b* aumenta o número de grãos por espiga. Já nos genótipos do presente estudo portadores do gene *Rht24*, verificou-se uma diminuição no número de dias até a antese e no comprimento da folha bandeira. Estes resultados verificados em conjunto com outros caracteres, como comprimento do coleótilo, são úteis para organizar o germoplasma e, desta forma, melhor orientar o planejamento de novos cruzamentos visando o desenvolvimento de genótipos de trigo com as características desejáveis e necessárias conforme o ambiente em que serão cultivados.

4.5 Conclusões

No presente trabalho ficou evidenciado que, além da redução na estatura total da planta, os genes de nanismo identificados no painel de 179 genótipos, também tiveram efeitos em outros caracteres relacionados. De forma geral, eles diminuíram o comprimento (combinação *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht24* e a combinação *Rht-B1b*, *Rht8* e *Rht24*) e a largura da folha bandeira (combinação *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht24*) e também o comprimento do pedúnculo (combinação *Rht-B1b* e *Rht24*, combinação *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht24* e a combinação *Rht-B1b*, *Rht8* e *Rht24*) e a exserção do pedúnculo (combinação *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht24* e a combinação *Rht-B1b*, *Rht8* e *Rht24*) (Tabelas 6 e 7). Por outro lado, eles aumentaram o número de grãos por espiga (*Rht-B1b*, combinação *Rht-D1b* e *Rht24* e a combinação *Rht-B1b*, *Rht8* e *Rht24*), o que pode contribuir na busca por maiores rendimentos de grãos. No que se refere ao número de nós e comprimento da espiga, os menores valores foram observados nos genótipos com a combinação de genes *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht24* (Tabela 1). Todos estes efeitos já foram descritos na literatura em trabalhos que utilizaram linhagens isogênicas ou outros grupos de genótipos. Assim, a detecção de evidências dos mesmos efeitos neste conjunto predominantemente brasileiro de genótipos corrobora a importância do conhecimento de quais genes de nanismo estão presentes em germoplasmas nacionais de trigo. Com isso, os melhoristas podem organizar e planejar o uso dos genótipos em cruzamentos sabendo dos efeitos destes genes não só na estatura de planta como também em outros caracteres relacionados.

4.6 Referências

- ALBERTO, C. M. *et al.* Resposta à vernalização de cultivares brasileiras de trigo. **Bragantia**, Campinas, v. 68, p. 535-543, 2009.
- BÖRNER, A. *et al.* Pleiotropic effects of genes for reduced (*Rht*) and day-length insensitivity (*Ppd*) on yield and its components for wheat grown in middle Europe. **Plant Breeding**, Berlin, v. 111, p. 204–216, 1993.
- FLINTHAM, J. *et al.* Optimizing wheat grain yield: effects of *Rht* (gibberellin-insensitive) dwarfing genes. **The Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 128, p. 11–25, 1997.
- GALE, M. D.; YOUSEFFIAN, S. Dwarfing genes in wheat. *In*: RUSSELL, G. E. (ed.). **Progress in plant breeding**. London: Butterworth, 1985. p. 1–35.
- GASPERINI, D. *et al.* Genetic and physiological analysis of *Rht8* in bread wheat: an alternative source of semi-dwarfism with a reduced sensitivity to brassinosteroids. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 63, p. 4419-4436, 2012.
- GAU, S.; CHU, C. Gibberellin metabolism and signaling: targets for improving agronomic performance of crops. **Plant Cell Physiology**, Oxford, v. 61, p. 1902-1911, 2020.
- GUO, Z. *et al.* Discovery, evaluation and distribution of haplotypes of the wheat *Ppd-D1* gene. **New Phytologist**, Oxford, v. 185, p. 841-851, 2010.
- HAYAT, H. *et al.* Effects of allelic variation at *Rht-B1* and *Rht-D1* on grain yield and agronomic traits of southern US soft red winter wheat. **Euphytica**, Dordrecht, v. 215, [art.] 172, 2019.
- HEDDEN, P. The genes of the green revolution. **Trends in Genetics**, Amsterdam, v. 19, p. 5-9, 2003.
- HOOGENDOORN, J. *et al.* Differences in leaf and stem anatomy related to plant height in tall and dwarf wheat (*Triticum aestivum* L.). **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 136, p. 72–77, 1990.
- JOBSON, E. M. *et al.* The impact of the wheat *Rht-B1b* semi-dwarfing allele on photosynthesis and seed development under field conditions. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 10, [art. 51], 2019.
- KEYES, G. J. *et al.* The effect of dwarfing genes *Rht1* and *Rht2* on cellular dimensions and rate of leaf elongation in wheat. **Annals of Botany**, Oxford, v. 64, p. 683–690, 1989.
- LANNING, S. P. *et al.* Evaluation of near-isogenic lines for three height-reducing genes in hard red spring wheat. **Crop Science**, Madison, v. 52, p. 1145-1152, 2012.
- LORENZETTI, R. The wheat science. The green revolution of Nazareno Strampelli. Rome: Ministero per i Beni e le Attività Culturali. Ufficio Centrale per i Beni Archivistici, 2000.

- MELLERS, G. *et al.* Genetic characterization of a wheat association mapping panel relevant to Brazilian breeding using a high-density single nucleotide polymorphism array. **G3: Genes, Genomes, Genetics**, Oxford, v. 10, p. 2229-2239, 2020.
- MENDIBURU, F. **agricolae**: statistical procedures for agricultural research. R package version 1.3-5. Vienna: The R Foundation, 2021. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=agricolae>. Acesso em: 10 mar. 2022.
- MIRALLES, D. J. *et al.* Floret development in near isogenic wheat lines differing in plant height. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 59, p. 21–30, 1998.
- MO, Y. *et al.* Identification and characterization of *Rht25*, a locus on chromosome arm 6AS affecting wheat plant height, heading time, and Spike development. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 131, p. 2021–2035, 2018.
- PEARCE, S. Towards the replacement of wheat ‘Green Revolution’ genes. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 72, p. 157-160, 2021.
- PENG, J. *et al.* ‘Green revolution’ genes encode mutant gibberellin response modulators. **Nature**, London, v. 400, p. 256-261, 1999.
- R CORE TEAM. **R**: a language and environment for statistical computing. Vienna: The R Foundation, 2020. Disponível em: <https://www.R-project.org/>. Acesso em: 10 mar. 2022.
- REBETZKE, G. J. *et al.* Breeding long coleoptile, reduced height wheats. **Euphytica**, Dordrecht, v. 106, p. 159–168, 1999.
- REBETZKE, G. J. *et al.* The *Rht13* dwarfing gene reduces peduncle length and plant height to increase grain number and yield of wheat. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 124, p. 323-331, 2011.
- REBETZKE, G. J. *et al.* Combining gibberellic acid-sensitive and insensitive dwarfing genes in breeding of higher-yielding, sesqui-dwarf wheats. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 127, p. 17-25, 2012.
- SCHEEREN, P. L.; CARVALHO, F. F.; FEDERIZZI, L. C. Componentes da estatura de planta em trigo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 16, p. 527-538, 1981.
- SHAW, L. M. *et al.* The impact of photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutations on the photoperiod pathway across the three genomes of hexaploid wheat (*Triticum aestivum*). **The Plant Journal**, Oxford, v. 71, p. 71-84, 2012.
- TIAN, X. *et al.* Preliminary exploration of the source, spread, and distribution of *Rht24* reducing height in bread wheat. **Crop Science**, Madison, v. 59, p. 19-24, 2019.
- TIAN, X. *et al.* *Rht24b*, an ancient variation of TaGA2ox-A9, reduces plant height without yield penalty in wheat. **New Phytologist**, Oxford, v. 233, p. 738-750, 2022.
- WICKHAM, H. **ggplot2**: elegant graphics for data analysis. 2nd ed. New York: Springer, 2016.

WÜRSCHUM, T. *et al.* A modern green revolution gene for reduced height in wheat. **The Plant Journal**, Oxford, v. 92, p. 892–903, 2017.

YOUSEFFIAN, S. *et al.* Pleiotropic effects of the gibberellin-insensitive *Rht* dwarfing genes in wheat II. Effects on leaf, stem, ear and floret growth. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 28, p. 191–210, 1992.

ZADOKS, J. C. *et al.* **A decimal code for the growth stages of cereals**. Oxford: Weed Research, v. 14, p. 415-421, 1974.

5 CONCLUSÕES GERAIS

Os objetivos deste estudo foram caracterizar a sensibilidade ao ácido giberélico, o comprimento do coleóptilo, a estatura de planta e seus componentes, assim como o número de dias até a antese, número de grãos por espiga e a largura e comprimento da folha bandeira em um painel de genótipos de trigo e analisar a relação destes caracteres com a presença de genes *Rht*.

Houve efeito significativo de genótipo para todos os caracteres avaliados no painel de genótipos estudado, indicando que há ampla variabilidade genética entre eles para tais caracteres.

Inúmeros genes são responsáveis por diminuir a estatura de planta em trigo, sendo que entre os mais utilizados pelo melhoramento genético estão os alelos *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e os genes *Rht8* e *Rht24*. Estes genes foram investigados por meio de marcadores moleculares diagnósticos no germoplasma estudado e, de fato, eles foram amplamente distribuídos, com predominância de *Rht24* e *Rht-B1b*. Dentre os alelos e genes identificados, dois apresentam insensibilidade ao AG (*Rht-B1b* e *Rht-D1b*) e, por isso, devem diminuir a resposta ao AG, mesmo na presença de *Rht8* e *Rht24*. De fato, a maioria dos genótipos apresentou sensibilidade moderada ou baixa ao AG, junto a comprimento médio do coleóptilo e porte baixo. Isto é reflexo do fato de que, entre os 186 genótipos estudados, somente 28 genótipos não apresentaram nenhum alelo com insensibilidade ao AG.

O efeito médio na estatura de planta encontrado no presente estudo foi similar ao relatado na literatura, sendo que os alelos *Rht-B1b* e *Rht-D1b* apresentaram as maiores reduções, seguidos pelos genes *Rht8* e *Rht24*. Para os demais caracteres avaliados, o efeito de cada alelo foi variável, de forma que o alelo *Rht-B1b* demonstrou a maior redução no comprimento do coleóptilo, no comprimento e exserção do pedúnculo e o maior número de grãos por espiga. O alelo *Rht-D1b* apresentou o menor comprimento de entrenós e menor comprimento da espiga e o gene *Rht24* o menor numero de dias até a antese e o menor comprimento da folha bandeira. No entanto, é importante salientar que, para todos os

caracteres avaliados, foi verificado um efeito de dose, de forma que quanto maior o número de genes/alelos presente em cada genótipo, maior a redução na estatura e caracteres relacionados.

Por fim, cabe destacar que os efeitos médios para os genes ou combinações de genes *Rht* encontrados neste trabalho foram baseados nas médias de grupos de genótipos que apresentam o mesmo gene ou combinação de genes *Rht*, não podendo ser descartada a presença de outros genes *Rht* não investigados neste germoplasma. Normalmente, os efeitos médios sobre a estatura de planta e demais caracteres em trigo são caracterizados utilizando estoques genéticos como linhagens isogênicas, nas quais é possível avaliar o efeito médio do alelo *per se*, uma vez que o *background* genético é o mesmo nas comparações. No presente trabalho, no entanto, foi possível ter ideia de como os genes ou combinações de genes *Rht* se comportam num grande grupo de genótipos com diferentes origens e que fazem parte do germoplasma de um programa de melhoramento. Desta forma, os efeitos médios encontrados são de aplicação direta nos programas de melhoramento.

6 APÊNDICES

APÊNDICE 1. Genótipos utilizados no estudo, país de origem e ano de lançamento. Médias de sensibilidade ao ácido giberélico (SAG), comprimento do coleótilo (CC) e estatura de planta (EP) avaliada no Brasil (Passo Fundo - PF) em 2020 e 2021 e na Argentina (Chacabuco - CH) em 2021. Porto Alegre, RS, 2022.

Genótipo	País de Origem	Ano de registro	SAG (%)*	CC (cm)*	EP_PF20 (cm)**	EP_PF21 (cm)**	EP_CH_21 (cm)**
Abalone	BRA	2006	28,3 ^d	7,89 ^c	70,40 ^{gB}	81,00 ^{gA}	69,90 ^{iB}
Ametista	BRA	2011	87,2 ^b	7,83 ^c	82,47 ^{dB}	88,67 ^{eA}	91,03 ^{eA}
BR 18-Terena	BRA	1986	13,7 ^d	6,69 ^m	73,33 ^{fB}	83,33 ^{fA}	85,47 ^{fA}
BR 34	BRA	1989	85,7 ^c	8,86 ^d	84,13 ^{dB}	96,73 ^{cA}	91,27 ^{eA}
BRS 194	BRA	2000	66,2 ^c	11,79 ^a	88,80 ^{cB}	99,80 ^{cA}	96,20 ^{dA}
BRS 208	BRA	2001	55,1 ^d	9,07 ^d	86,60 ^{cB}	100,07 ^{cA}	89,57 ^{eB}
BRS 229	BRA	2004	41,3 ^d	7,40 ^b	80,93 ^{cB}	92,20 ^{dA}	87,40 ^{eA}
BRS 277	BRA	2008	19,5 ^d	7,65 ^g	74,87 ^{fB}	84,40 ^{fA}	78,67 ^{gB}
BRS 327	BRA	2010	81,3 ^c	10,47 ^b	86,87 ^{cB}	101,20 ^{cA}	91,17 ^{eB}
BRS 404	BRA	2015	90,5 ^c	8,84 ^d	81,93 ^{dB}	86,20 ^{eA}	89,90 ^{eA}
BRS Belajóia	BRA	2018	37,6 ^d	6,78 ^m	73,07 ^{fA}	76,87 ^{gA}	73,30 ^{hA}
BRS Gralha Azul	BRA	2012	27,1 ^d	6,91 ^l	78,50 ^{cB}	87,13 ^{eA}	83,00 ^{fA}
BRS Guamirim	BRA	2005	14,4 ^d	6,80 ^m	72,33 ^{gA}	73,47 ^{hA}	73,43 ^{hA}
BRS Marcante	BRA	2013	18,3 ^d	6,16 ⁿ	75,73 ^{fB}	85,13 ^{fA}	80,70 ^{gA}
BRS Pastoreio	BRA	2016	24,9 ^d	7,99 ^c	74,60 ^{fB}	90,53 ^{dA}	72,53 ^{iB}
BRS Reponte	BRA	2014	18,1 ^d	7,60 ^h	76,00 ^{fB}	86,07 ^{eA}	85,17 ^{fA}
BRS Sanhaço	BRA	2016	19,6 ^d	6,43 ⁿ	74,20 ^{fB}	83,93 ^{fA}	75,30 ^{hB}
BUCK Saeta	ARG	2015	106,1 ^b	11,45 ^a	71,07 ^{gB}	81,40 ^{fA}	83,43 ^{fA}
Campeiro	BRA	2009	24,8 ^d	7,39 ^h	76,93 ^{cB}	87,00 ^{eA}	76,73 ^{hB}
Carazinho	BRA	1957	85,8 ^c	8,53 ^e	91,53 ^{cB}	107,93 ^{bA}	109,27 ^{bA}
CD104	BRA	1999	19,2 ^d	6,95 ^k	85,20 ^{dC}	107,67 ^{bA}	100,20 ^{cB}
CD 1104	BRA	2014	21,6 ^d	7,62 ^h	67,20 ^{hB}	77,40 ^{gA}	75,87 ^{hA}
CD 1303	BRA	2016	11,6 ^d	6,35 ⁿ	65,13 ^{hB}	75,00 ^{hA}	73,60 ^{hA}
CD 1705	BRA	2016	12,4 ^d	7,85 ^e	74,13 ^{fB}	84,53 ^{fA}	74,43 ^{hB}
Celebra	BRA	2014	26,1 ^d	6,82 ^m	75,47 ^{fB}	87,13 ^{eA}	84,33 ^{fA}
CEP 11	BRA	1984	73,7 ^c	9,51 ^c	92,93 ^{bB}	102,93 ^{cA}	105,10 ^{cA}
EMBRAPA 16	BRA	1992	44,4 ^d	7,20 ⁱ	87,90 ^{cB}	95,13 ^{dA}	93,70 ^{eA}
Esporão	BRA	2014	32,1 ^d	7,57 ^h	73,07 ^{fB}	81,67 ^{fA}	81,57 ^{gA}
FPS Amplitude	BRA	2017	42,3 ^d	6,74 ^m	76,13 ^{fB}	86,40 ^{eA}	82,10 ^{fA}
FPS Certero	BRA	2016	8,0 ^d	7,33 ^h	78,07 ^{cB}	89,33 ^{eA}	87,87 ^{eA}
FPS Regente	BRA	2019	43,2 ^d	6,68 ^m	72,10 ^{gC}	84,93 ^{fA}	79,10 ^{gB}
Frontana	BRA	1940	68,7 ^c	7,04 ^k	103,07 ^{aB}	116,67 ^{aA}	117,40 ^{aA}

continuação APÊNDICE 1. Genótipos utilizados no estudo, país de origem e ano de lançamento. Médias de sensibilidade ao ácido giberélico (SAG), comprimento do coleóptilo (CC) e estatura de planta (EP) avaliada no Brasil (Passo Fundo - PF) em 2020 e 2021 e na Argentina (Chacabuco - CH) em 2021. Porto Alegre, RS, 2022.

Fundacep 52	BRA	2005	18,0 ^d	6,93 ^k	71,07 ^{gB}	79,27 ^{gA}	73,90 ^{hB}
Fundacep Nova Era	BRA	2004	16,9 ^d	7,26 ^h	78,80 ^{eB}	90,87 ^{dA}	83,23 ^{fB}
Inova	BRA	2016	20,7 ^d	6,73 ^m	75,67 ^{fB}	84,67 ^{fA}	83,93 ^{fA}
LG Cromo	BRA	2016	29,0 ^d	7,39 ^b	77,67 ^{eB}	88,40 ^{eA}	72,60 ^{iB}
LG Supra	BRA	2016	21,8 ^d	6,89 ^m	72,33 ^{gB}	80,67 ^{gA}	77,23 ^{hA}
Marfim	BRA	2007	23,7 ^d	6,97 ^k	75,80 ^{fB}	84,67 ^{fA}	84,87 ^{fA}
Ônix	BRA	2001	29,1 ^d	6,65 ⁿ	83,63 ^{dB}	89,73 ^{dA}	81,33 ^{gB}
OR 1	BRA	1996	23,6 ^d	7,29 ^h	68,27 ^{hB}	79,60 ^{gA}	74,67 ^{hA}
ORS 1401	BRA	2015	30,5 ^d	7,07 ^k	83,73 ^{dB}	97,07 ^{eA}	84,87 ^{fB}
ORS 1402	BRA	2016	34,1 ^d	7,34 ^h	81,93 ^{dB}	93,13 ^{dA}	88,77 ^{eA}
ORS 1403	BRA	2016	30,6 ^d	7,57 ^h	83,27 ^{dB}	97,80 ^{eA}	97,33 ^{dA}
ORS 1405	BRA	2016	30,6 ^d	7,63 ^h	79,93 ^{eB}	93,13 ^{dA}	79,77 ^{gB}
ORS Citrino	BRA	2018	32,1 ^d	7,47 ^h	82,53 ^{dB}	93,27 ^{dA}	86,57 ^{fB}
ORS Madrepérola	BRA	2017	38,1 ^d	7,25 ^h	81,47 ^{dB}	93,80 ^{dA}	83,73 ^{fB}
ORS Vintecinco	BRA	2013	21,9 ^d	7,95 ^e	87,33 ^{eB}	102,07 ^{cA}	87,90 ^{eB}
Pampeano	BRA	2003	25,3 ^d	7,72 ^f	86,80 ^{cC}	106,47 ^{bA}	96,67 ^{dB}
Quartzo	BRA	2007	35,0 ^d	7,86 ^e	84,93 ^{dB}	97,33 ^{eA}	88,90 ^{eB}
Rubi	BRA	1998	43,7 ^d	6,55 ⁿ	80,60 ^{eB}	91,93 ^{dA}	87,83 ^{eA}
SUMAI 3	CHI	1970	93,8 ^b	7,35 ^h	86,07 ^{eB}	101,93 ^{cA}	102,73 ^{cA}
TBIO Alpaca	BRA	2016	14,1 ^d	7,32 ^h	75,80 ^{fB}	87,47 ^{eA}	74,40 ^{hB}
TBIO Alvorada	BRA	2012	27,2 ^d	7,10 ^k	78,70 ^{eB}	87,53 ^{eA}	84,53 ^{fA}
TBIO Astro	BRA	2019	30,6 ^d	6,88 ^m	67,47 ^{hB}	72,53 ^{hB}	78,03 ^{gA}
TBIO Aton	BRA	2018	16,3 ^d	8,37 ^c	73,87 ^{fB}	81,33 ^{fA}	80,67 ^{gA}
TBIO Audaz	BRA	2017	32,8 ^d	8,24 ^e	67,80 ^{hB}	78,67 ^{gA}	74,93 ^{hA}
TBIO Blanc	BRA	2021	46,0 ^d	7,57 ^h	81,67 ^{dB}	90,40 ^{dA}	90,53 ^{eA}
TBIO Calibre	BRA	2020	24,2 ^d	7,26 ^h	64,33 ^{hB}	75,53 ^{hA}	77,87 ^{gA}
TBIO Capricho CL	BRA	2019	35,6 ^d	6,74 ^m	78,47 ^{eB}	88,33 ^{eA}	82,33 ^{fB}
TBIO Clarim	BRA	2021	18,7 ^d	7,74 ^f	59,60 ^{iB}	70,53 ^{iA}	67,80 ^{iA}
TBIO Consistência	BRA	2018	28,4 ^d	8,21 ^e	85,80 ^{eB}	99,40 ^{cA}	87,27 ^{eB}
TBIO Duque	BRA	2017	34,3 ^d	7,06 ^k	73,80 ^{fB}	83,93 ^{fA}	81,30 ^{gA}
TBIO Ello CL	BRA	2020	32,1 ^d	6,81 ^m	77,77 ^{eB}	86,73 ^{eA}	80,50 ^{gB}
TBIO Energia I	BRA	2016	28,7 ^d	6,35 ⁿ	76,20 ^{fB}	86,20 ^{eA}	82,10 ^{fA}
TBIO Energia II	BRA	2017	107,7 ^b	7,61 ^h	79,90 ^{eB}	89,27 ^{eA}	83,67 ^{fB}
TBIO Essência	BRA	2013	41,7 ^d	5,91 ^o	68,53 ^{hB}	79,07 ^{gA}	73,83 ^{hA}
TBIO Iguaçu	BRA	2012	32,8 ^d	7,01 ^k	83,93 ^{dB}	91,80 ^{dA}	85,33 ^{fB}
TBIO Itaipu	BRA	2012	28,9 ^d	7,85 ^e	78,47 ^{eB}	89,53 ^{eA}	80,83 ^{gB}
TBIO Mestre	BRA	2012	35,1 ^d	7,54 ^h	75,47 ^{fB}	84,07 ^{fA}	79,37 ^{gB}
TBIO Pioneiro	BRA	2010	27,6 ^d	6,71 ^m	84,33 ^{dB}	97,40 ^{cA}	89,23 ^{eB}
TBIO Ponteiro	BRA	2017	38,5 ^d	8,06 ^e	79,80 ^{eB}	88,20 ^{eA}	78,67 ^{gB}
TBIO Sintonia	BRA	2013	21,1 ^d	6,69 ^m	77,67 ^{eC}	93,63 ^{dA}	88,03 ^{eB}
TBIO Sinuelo	BRA	2012	33,9 ^d	7,47 ^h	80,40 ^{eB}	89,00 ^{fA}	81,27 ^{gB}
TBIO Sonic	BRA	2017	20,2 ^d	7,77 ^e	64,53 ^{hB}	71,00 ^{iA}	75,37 ^{hA}
TBIO Sossego	BRA	2015	32,9 ^d	8,03 ^e	84,13 ^{dB}	91,53 ^{dA}	89,17 ^{eA}
TBIO Tibagi	BRA	2010	44,9 ^d	6,26 ⁿ	74,80 ^{fB}	86,40 ^{eA}	79,67 ^{gB}

continuação APÊNDICE 1. Genótipos utilizados no estudo, país de origem e ano de lançamento. Médias de sensibilidade ao ácido giberélico (SAG), comprimento do coleóptilo (CC) e estatura de planta (EP) avaliada no Brasil (Passo Fundo - PF) em 2020 e 2021 e na Argentina (Chacabuco - CH) em 2021. Porto Alegre, RS, 2022.

TBIO Toruk	BRA	2014	37,1 ^d	7,36 ^h	65,73 ^{hA}	71,27 ^{iA}	71,60 ^{iA}
TBIO Trunfo	BRA	2020	33,9 ^d	7,24 ^h	79,33 ^{eB}	90,8 ^{dA}	83,07 ^{fB}
Toropi	BRA	1965	77,6 ^c	7,28 ^h	106,30 ^{aC}	118,67 ^{aA}	112,57 ^{bb}
Acesso 1	BRA		32,6 ^d	7,05 ^k	79,00 ^{eB}	90,87 ^{dA}	86,30 ^{fA}
Acesso 2	BRA		27,4 ^d	7,11 ^k	72,97 ^{fB}	82,60 ^{fA}	75,27 ^{hB}
Acesso 3	BRA		18,3 ^d	7,12 ^k	69,00 ^{gB}	78,27 ^{gA}	78,77 ^{gA}
Acesso 4	BRA	2019	24,2 ^d	7,11 ^k	74,07 ^{fA}	79,13 ^{gA}	79,00 ^{gA}
Acesso 5	BRA		35,3 ^d	8,18 ^e	82,13 ^{dB}	89,27 ^{eA}	91,53 ^{eA}
Acesso 6	BRA		22,8 ^d	7,84 ^e	79,87 ^{eB}	88,47 ^{eA}	90,53 ^{eA}
Acesso 7	BRA		71,0 ^c	8,41 ^e	75,33 ^{fB}	85,87 ^{eA}	85,83 ^{fA}
Acesso 8	BRA		47,7 ^d	7,02 ^k	67,60 ^{hB}	75,27 ^{hA}	72,50 ^{iA}
Acesso 9	BRA		27,2 ^d	7,49 ^h	70,27 ^{gB}	78,93 ^{gA}	81,57 ^{gA}
Acesso 10	BRA		18,9 ^d	7,05 ^k	69,60 ^{gB}	81,93 ^{fA}	80,00 ^{gA}
Acesso 11	BRA	2021	38,6 ^d	7,25 ^h	66,90 ^{hB}	80,80 ^{gA}	70,33 ^{iB}
Acesso 12	BRA	2020	11,4 ^d	7,90 ^e	82,13 ^{dB}	90,53 ^{dA}	90,23 ^{eA}
Acesso 13	BRA		50,3 ^d	6,00 ^o	71,73 ^{gB}	84,60 ^{fA}	72,50 ^{iB}
Acesso 14	BRA		34,6 ^d	6,42 ⁿ	74,93 ^{fB}	86,93 ^{eA}	74,40 ^{hB}
Acesso 15	BRA		23,8 ^d	7,20 ^j	69,87 ^{gB}	78,00 ^{gA}	73,10 ^{hB}
Acesso 16	BRA		34,1 ^d	7,29 ^h	79,27 ^{eB}	88,27 ^{eA}	85,00 ^{fA}
Acesso 17	BRA	2021	32,0 ^d	6,43 ⁿ	76,67 ^{fB}	87,53 ^{eA}	86,33 ^{fA}
Acesso 18	BRA	2021	38,0 ^d	6,77 ^m	75,13 ^{fB}	84,27 ^{fA}	80,40 ^{gA}
Acesso 19	BRA		11,2 ^d	6,60 ⁿ	59,40 ^{iB}	71,60 ^{iA}	64,37 ^{jB}
Acesso 20	BRA		31,5 ^d	6,88 ^m	65,53 ^{hB}	72,87 ^{hA}	64,90 ^{iB}
Acesso 21	BRA		40,2 ^d	7,67 ^f	68,20 ^{hB}	76,53 ^{gA}	74,23 ^{hA}
Acesso 22	BRA		46,1 ^d	7,50 ^h	68,20 ^{hC}	77,40 ^{gB}	84,90 ^{fA}
Acesso 23	BRA	2021	17,0 ^d	6,82 ^m	74,20 ^{fB}	82,73 ^{fA}	84,10 ^{fA}
Acesso 24	BRA		30,0 ^d	6,64 ⁿ	70,60 ^{gB}	81,87 ^{fA}	74,17 ^{hB}
Acesso 25	BRA		30,8 ^d	6,34 ⁿ	65,13 ^{hB}	73,60 ^{hA}	67,10 ^{iB}
Acesso 26	BRA		34,8 ^d	8,03 ^e	67,87 ^{hC}	79,60 ^{gA}	73,67 ^{hB}
Acesso 27	BRA		15,0 ^d	6,48 ⁿ	80,53 ^{eB}	90,33 ^{dA}	80,63 ^{gB}
Acesso 28	BRA		30,6 ^d	7,08 ^k	73,67 ^{fB}	84,20 ^{fA}	79,80 ^{gA}
Acesso 29	BRA		15,2 ^d	6,92 ^k	68,53 ^{hB}	79,47 ^{gA}	79,40 ^{gA}
Acesso 30	BRA		19,4 ^d	7,49 ^h	73,13 ^{fB}	82,73 ^{fA}	77,83 ^{gB}
Acesso 31	BRA		37,2 ^d	6,66 ⁿ	74,73 ^{fB}	86,13 ^{eA}	76,50 ^{hB}
Acesso 32	BRA		98,3 ^b	8,73 ^d	71,67 ^{gB}	80,60 ^{gA}	79,53 ^{gA}
Acesso 33	BRA		25,0 ^d	7,20 ^j	58,80 ^{iB}	68,80 ^{iA}	62,77 ^{jB}
Acesso 34	BRA		18,1 ^d	6,59 ⁿ	60,00 ^{iB}	72,67 ^{hA}	68,63 ^{iA}
Acesso 35	BRA		27,3 ^d	7,05 ^k	70,33 ^{gB}	82,40 ^{fA}	75,50 ^{hB}
Acesso 36	BRA		28,7 ^d	6,88 ^m	73,27 ^{fB}	81,67 ^{fA}	78,63 ^{gA}
Acesso 37	BRA		16,0 ^d	7,83 ^e	61,13 ^{iB}	69,93 ^{iA}	68,23 ^{iA}
Acesso 38	BRA		12,3 ^d	6,79 ^m	65,47 ^{hB}	77,80 ^{gA}	73,80 ^{hA}
Acesso 39	BRA		143,9 ^a	7,11 ^k	87,80 ^{eB}	97,87 ^{eA}	95,90 ^{dA}
Acesso 40	BRA		30,0 ^d	7,62 ^h	82,13 ^{dB}	96,73 ^{eA}	82,90 ^{fB}
Acesso 41	BRA		41,2 ^d	6,94 ^k	79,47 ^{eB}	87,93 ^{eA}	72,73 ^{iC}

continuação APÊNDICE 1. Genótipos utilizados no estudo, país de origem e ano de lançamento. Médias de sensibilidade ao ácido giberélico (SAG), comprimento do coleóptilo (CC) e estatura de planta (EP) avaliada no Brasil (Passo Fundo - PF) em 2020 e 2021 e na Argentina (Chacabuco - CH) em 2021. Porto Alegre, RS, 2022.

Acesso 42	BRA		36,7 ^d	7,49 ^h	61,80 ^{iB}	73,20 ^{hA}	69,00 ^{iA}
Acesso 43	BRA		23,9 ^d	6,96 ^k	70,67 ^{gB}	80,20 ^{gA}	75,90 ^{hA}
Acesso 44	BRA		114,0 ^b	8,86 ^d	95,27 ^{bb}	110,46 ^{ba}	100,57 ^{cb}
Acesso 45	BRA		37,6 ^d	7,25 ^h	76,20 ^{fB}	88,33 ^{eA}	85,13 ^{fA}
Acesso 46	ARG	2013	17,2 ^d	8,34 ^e	64,43 ^{hC}	84,67 ^{fA}	75,40 ^{hB}
Acesso 47	ARG	2018	35,1 ^d	7,33 ^h	62,67 ^{iB}	83,40 ^{fA}	81,57 ^{gA}
Acesso 48	ARG	2013	26,7 ^d	6,33 ⁿ	71,27 ^{gB}	85,13 ^{fA}	80,37 ^{gA}
Acesso 49	ARG	2018	14,1 ^d	6,28 ⁿ	71,07 ^{gB}	84,30 ^{fA}	81,37 ^{gA}
Acesso 50	ARG	2018	40,5 ^d	5,76 ^o	64,40 ^{hC}	79,27 ^{gA}	71,10 ^{iB}
Acesso 51	ARG	2019	41,1 ^d	6,30 ⁿ	68,40 ^{hC}	81,47 ^{fA}	74,67 ^{hB}
Acesso 52	ARG		17,2 ^d	5,63 ^p	60,87 ^{iB}	68,33 ^{iA}	72,13 ^{iA}
Acesso 53	ARG		34,0 ^d	7,47 ^h	62,40 ^{iB}	69,07 ^{iA}	70,97 ^{iA}
Acesso 54	ARG		32,5 ^d	7,32 ^h	55,60 ^{iB}	68,00 ^{iA}	67,00 ^{iA}
Acesso 55	ARG		40,1 ^d	7,22 ^h	60,90 ^{iA}	68,53 ^{iA}	62,00 ^{iA}
Acesso 56	ARG		22,7 ^d	5,94 ^o	65,27 ^{hA}	71,80 ^{iA}	69,30 ^{iA}
Acesso 57	ARG		28,5 ^d	5,67 ^p	73,73 ^{fB}	83,00 ^{fA}	72,90 ^{iB}
Acesso 58	ARG	2020	24,5 ^d	6,43 ⁿ	69,07 ^{gB}	74,13 ^{hA}	65,80 ^{iB}
Acesso 59	ARG		15,0 ^d	5,49 ^p	70,10 ^{gB}	77,47 ^{gA}	75,43 ^{hA}
Acesso 60	ARG		85,1 ^c	9,32 ^c	72,00 ^{gB}	84,87 ^{fA}	80,60 ^{gA}
Acesso 61	ARG		47,5 ^d	6,46 ⁿ	63,20 ^{iB}	71,73 ^{iA}	66,90 ^{iB}
Acesso 62	ARG		32,3 ^d	7,60 ^h	57,50 ^{iB}	71,70 ^{iA}	70,33 ^{iA}
Acesso 63	ARG		26,3 ^d	5,42 ^p	63,50 ^{iC}	78,40 ^{gA}	69,43 ^{iB}
Acesso 64	ARG		27,7 ^d	5,45 ^p	68,33 ^{hB}	77,13 ^{gA}	70,77 ^{iB}
Acesso 65	ARG	2018	50,7 ^d	7,46 ^h	71,50 ^{gB}	83,33 ^{fA}	84,90 ^{fA}
Acesso 66	ARG	2018	33,8 ^d	5,87 ^o	64,00 ^{hB}	80,47 ^{gA}	75,43 ^{hA}
Acesso 67	ARG	2013	37,0 ^d	5,81 ^o	62,27 ^{iC}	76,00 ^{hA}	68,63 ^{iB}
Acesso 68	ARG	2021	35,6 ^d	5,41 ^p	66,67 ^{hB}	74,47 ^{hA}	69,53 ^{iB}
Acesso 69	ARG	2018	23,1 ^d	7,28 ^h	66,20 ^{hB}	75,20 ^{hA}	72,43 ^{iA}
Acesso 70	ARG	2020	81,6 ^c	8,68 ^d	75,27 ^{fB}	86,73 ^{eA}	78,20 ^{gB}
Acesso 71	ARG	2020	30,9 ^d	5,28 ^p	64,87 ^{hB}	74,80 ^{hA}	69,57 ^{iB}
Acesso 72	ARG	2019	27,8 ^d	6,17 ⁿ	73,10 ^{fC}	88,67 ^{eA}	80,63 ^{gB}
Acesso 73	ARG	2018	11,0 ^d	6,88 ^m	73,87 ^{fB}	83,27 ^{fA}	83,67 ^{fA}
Acesso 74	ARG	2010	32,4 ^d	7,28 ^h	76,23 ^{fB}	90,13 ^{da}	79,63 ^{gB}
Acesso 75	ARG	2015	23,3 ^d	6,59 ⁿ	74,00 ^{fB}	88,73 ^{eA}	86,27 ^{fA}
Acesso 76	ARG	2017	14,8 ^d	6,44 ⁿ	59,90 ^{iB}	75,27 ^{hA}	72,47 ^{iA}
Acesso 77	ARG	2010	69,0 ^c	6,05 ^o	77,63 ^{eB}	91,73 ^{da}	86,70 ^{fA}
Acesso 78	ARG	2015	24,6 ^d	7,40 ^h	66,93 ^{hB}	77,73 ^{gA}	77,57 ^{gA}
Acesso 79	ARG	2013	95,9 ^b	6,32 ⁿ	73,53 ^{fC}	87,87 ^{eA}	79,27 ^{gB}
Acesso 80	ARG	2014	19,9 ^d	6,43 ⁿ			
Acesso 81	ARG	1999	76,8 ^c	8,20 ^e	71,27 ^{gC}	86,93 ^{eA}	78,43 ^{gB}
Acesso 82	ARG	2004	33,6 ^d	8,27 ^e	76,67 ^{fB}	88,73 ^{eA}	80,60 ^{gB}
Acesso 83	ARG	2018	24,1 ^d	7,96 ^e	75,50 ^{fB}	82,40 ^{fA}	80,27 ^{gA}
Acesso 84	ARG	2011	114,0 ^b	7,89 ^e	72,47 ^{gB}	83,93 ^{fA}	84,53 ^{fA}
Acesso 85	ARG	2015	22,8 ^d	8,43 ^e	58,73 ^{iC}	75,67 ^{hA}	64,60 ^{iB}

continuação APÊNDICE 1. Genótipos utilizados no estudo, país de origem e ano de lançamento. Médias de sensibilidade ao ácido giberélico (SAG), comprimento do coleótilo (CC) e estatura de planta (EP) avaliada no Brasil (Passo Fundo - PF) em 2020 e 2021 e na Argentina (Chacabuco - CH) em 2021. Porto Alegre, RS, 2022.

Acesso 86	ARG	2006	26,5 ^d	6,54 ⁿ	62,87 ^{iB}	77,47 ^{gA}	76,07 ^{hA}
Acesso 87	FRA	2011	20,8 ^d	6,47 ⁿ	58,53 ^{iB}	72,47 ^{hA}	70,90 ^{iA}
Acesso 88	FRA	2017	30,7 ^d	6,57 ⁿ			
Acesso 89	FRA	2016	27,5 ^d	6,93 ^k			
Acesso 90	FRA	2017	50,6 ^d	6,60 ⁿ	58,80 ^{iB}	73,67 ^{hA}	73,07 ^{hA}
Acesso 91	FRA	2014	35,2 ^d	6,11 ^o			
Acesso 92	FRA	2012	14,7 ^d	6,08 ^o	58,67 ^{iB}	71,07 ^{iA}	66,90 ^{iA}
Acesso 93	FRA	2017	24,5 ^d	6,38 ⁿ			
Acesso 94	FRA		21,1 ^d	6,55 ⁿ			
Acesso 95	FRA	2016	32,2 ^d	6,14 ⁿ	60,60 ^{iC}	74,73 ^{hA}	69,10 ^{iB}
Acesso 96	FRA	2015	49,0 ^d	5,60 ^p			
Acesso 97	EUA	2009	15,0 ^d	6,39 ⁿ	71,27 ^{gC}	89,80 ^{dA}	78,77 ^{gB}
Acesso 98	EUA	2018	9,3 ^d	6,53 ⁿ	57,73 ^{iB}	66,53 ^{iA}	70,70 ^{iA}
Acesso 99	EUA	2005	23,4 ^d	6,95 ^k	67,80 ^{hB}	83,47 ^{fA}	82,93 ^{fA}
Acesso 100	EUA	1996	6,1 ^d	5,02 ^p	69,90 ^{gB}	80,33 ^{gA}	76,33 ^{hA}
Acesso 101	EUA	1996	2,9 ^d	3,40 ^q	26,00 ^{jB}	29,00 ^{jB}	34,57 ^{kA}
Acesso 102	MÉX	2014	11,1 ^d	6,31 ⁿ	77,90 ^{eB}	85,93 ^{eA}	82,23 ^{fA}
Acesso 103	MÉX	1998	18,0 ^d	6,55 ⁿ	77,23 ^{eA}	82,33 ^{fA}	80,47 ^{gA}
Acesso 104	BOL		8,1 ^d	7,47 ^h	72,30 ^{gB}	79,33 ^{gA}	76,47 ^{hA}
Acesso 105	CAN	2011	45,9 ^d	6,78 ^m	77,87 ^{eC}	87,20 ^{eB}	93,33 ^{eA}
Acesso 106	CHI		53,2 ^d	6,78 ^m	69,00 ^{gA}	73,67 ^{hA}	75,90 ^{hA}
Acesso 107	LRA		38,8 ^d	6,20 ⁿ	83,13 ^{dC}	99,93 ^{eA}	89,10 ^{eB}
Média			35,4	7,13	73,44 ^C	84,29 ^A	79,90 ^B
CV %			51,35	5,90	3,22	3,20	5,72

País de origem: BRA – Brasil; ARG – Argentina; CHI – China; FRA – França; EUA – Estados Unidos da América; MÉX – México; BOL – Bolívia; CAN – Canadá; LRA – Landrace.

* Nível de confiança pelo teste Scott-Knott: 0,95

** Valores seguidos com mesma letra minúscula na coluna e maiúscula na linha não diferem estatisticamente pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade.

APÊNDICE 2. Análise de variância para as variáveis sensibilidade ao ácido giberélico e comprimento do coleóptilo em um conjunto de 186 genótipos de trigo hexaploide. Porto Alegre, RS, 2022.

Causas da variação	Sensibilidade ao ácido giberélico		Comprimento do coleóptilo ^a	
	Graus de liberdade	Quadrado médio	Graus de liberdade	Quadrado médio
Genótipo	185	1625,8***	185	3,9685***
Bloco	2	1678,6**	-	-
Resíduo	370	331,6	558	0,1769
CV (%)		51,35		5,90

^a O delineamento utilizado para avaliar o comprimento do coleóptilo foi o completamente casualizado.

** e *** Significativos ao nível de 5% e 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente.

APÊNDICE 3. Análise de variância para a estatura de planta em um conjunto de 186 genótipos de trigo hexaploide avaliado em três ambientes (Passo Fundo em 2020, Passo Fundo em 2021 e Chacabuco em 2021). Porto Alegre, RS, 2022.

Causas de Variação	Graus de Liberdade	Quadrado Médio
Genótipo	178	810,9***
Local	2	15997,8***
Bloco/local	6	540,9***
Genótipo*local	356	26,4***
Resíduo	1068	11,3
CV (%)		4,24

***Significativo ao nível de 1% pelo teste F.

APÊNDICE 4. Genótipos utilizados, país de origem, comprimento dos entrenós (1, 2, 3, 4 e 5), número de nós (NN), comprimento do pedúnculo (CP), exserção do pedúnculo (EX) e comprimento da espiga (CE) avaliados em Passo Fundo (Brasil) em 2021, exserção do pedúnculo (EP) e comprimento da espiga (CE) avaliados em Chacabuco (Argentina) em 2021, dias até a antese (DAA) avaliados em Passo Fundo em 2020 e 2021, número de grãos por espiga (GE) e largura (LFB) e comprimento (CFB) da folha bandeira avaliados em Passo Fundo, Brasil, em 2021.

Acesso	País de origem	Entrenós_Pf_2021					PF_2021		EX_2021		CE_2021		DAA_Pf		PF_2021		
		1 (cm)	2 (cm)	3 (cm)	4 (cm)	5 (cm)	NN	CP (cm)	PF (cm)	CH (cm)	PF (cm)	CH (cm)	2020	2021	GE (cm)	LFB (cm)	CFB (cm)
Abalone	BRA	2,9 ^b	4,2 ^b	11,0 ^b	15,1 ^b	16,9 ^d	4,66 ^a	28,9 ^g	13,50 ^{dA}	9,73 ^{eA}	7,60 ^{Ca}	8,07 ^{Ba}	88 ^{Ea}	77 ^{eB}	32,7 ^e	1,19 ^b	20,7 ^d
Ametista	BRA	4,7 ^a	11,1 ^a	14,5 ^a	20,2 ^a		4 ^c	30,7 ^f	12,67 ^{dA}	15,47 ^{cA}	7,53 ^{Cb}	9,03 ^{bA}	88 ^{eA}	78 ^{dB}	34,8 ^d	1,20 ^b	21,9 ^d
BR 18-Terena	BRA	3,1 ^b	6,7 ^b	12,5 ^a	20,3 ^a		4 ^c	33,7 ^e	20,50 ^{cA}	19,23 ^{bA}	6,93 ^{cB}	9,03 ^{bA}	82 ^{fA}	73 ^{eB}	30,1 ^f	1,31 ^a	24,3 ^c
BR 34	BRA	1,6 ^b	5,4 ^b	9,5 ^c	13,4 ^b	22,07 ^b	5 ^a	37,9 ^c	24,93 ^{bA}	15,90 ^{cB}	7,00 ^{Cb}	9,27 ^{bA}	84 ^{fA}	80 ^{dA}	35,4 ^d	1,46 ^a	21,7 ^d
BRS 194	BRA	4,1 ^b	9,5 ^a	13,4 ^a	20,3 ^a		4,33 ^b	37,7 ^c	20,07 ^{cA}	19,30 ^{bA}	7,27 ^{cA}	8,30 ^{bA}	86 ^{fA}	76 ^{eB}	34,3 ^e	1,26 ^a	18,6 ^c
BRS 208	BRA	2,9 ^b	6,7 ^b	11,2 ^b	17,0 ^b	21,9 ^b	4,66 ^a	39,5 ^c	21,33 ^{bA}	15,40 ^{cB}	8,20 ^{cA}	8,83 ^{bA}	84 ^{fA}	78 ^{dB}	38,8 ^d	1,20 ^b	23,1 ^c
BRS 229	BRA	3,8 ^b	8,9 ^a	13,5 ^a	21,3 ^a		4 ^c	37,0 ^c	19,57 ^{cA}	15,77 ^{cA}	7,73 ^{cA}	8,17 ^{bA}	90 ^{eA}	81 ^{dB}	30,8 ^f	1,31 ^a	24,5 ^c
BRS 277	BRA	6,1 ^a	8,8 ^a	12,1 ^a	21,6 ^a		4 ^c	29,1 ^g	14,87 ^{dA}	14,23 ^{cA}	6,73 ^{cB}	8,40 ^{bA}	96 ^{dA}	93 ^{BB}	34,3 ^e	1,16 ^b	21,5 ^d
BRS 327	BRA	4,7 ^a	10,0 ^a	13,8 ^a	20,8 ^a		4 ^c	44,1 ^a	25,70 ^{aA}	21,10 ^{bB}	7,80 ^{cB}	9,17 ^{bA}	84 ^{fA}	77 ^{eB}	28,8 ^f	1,21 ^b	22,1 ^d
BRS 404	BRA	2,8 ^b	7,3 ^b	11,9 ^b	22,3 ^a		4 ^c	34,7 ^d	16,00 ^{cA}	18,27 ^{cA}	7,20 ^{cB}	8,93 ^{bA}	82 ^{fA}	73 ^{eB}	40,7 ^c	1,34 ^a	19,8 ^e
BRS Belajóia	BRA	5,1 ^a	4,3 ^b	11,3 ^b	16,2 ^b		3,66 ^c	36,2 ^d	16,83 ^{cA}	11,27 ^{dB}	9,13 ^{bA}	10,33 ^{aA}	85 ^{fA}	77 ^{eB}	33,3 ^e	1,41 ^a	21,9 ^d
BRS Gralha Azul	BRA	4,3 ^b	7,1 ^b	10,7 ^b	17,1 ^b		4 ^c	38,3 ^c	19,90 ^{cA}	17,73 ^{cA}	9,53 ^{bB}	11,17 ^{aA}	87 ^{fA}	76 ^{eB}	46,9 ^b	1,38 ^a	24,8 ^c
BRS Guamirim	BRA	6,1 ^a	6,9 ^b	14,2 ^a	15,6 ^b		3,33 ^c	32,9 ^c	15,07 ^{dA}	13,93 ^{cA}	8,20 ^{cA}	8,73 ^{bA}	81 ^{fA}	73 ^{eB}	33,7 ^e	1,24 ^a	21,2 ^d
BRS Marcante	BRA	2,8 ^b	4,9 ^b	10,4 ^c	19,2 ^a		4 ^c	38,9 ^c	21,40 ^{bA}	17,27 ^{cA}	8,93 ^{bA}	9,57 ^{aA}	84 ^{fA}	81 ^{dA}	38,1 ^d	1,20 ^b	26,2 ^c
BRS Pastoreio	BRA	6,1 ^a	9,3 ^a	14,1 ^a	23,3 ^a		4 ^c	30,0 ^f	18,33 ^{cA}	8,67 ^{eB}	7,07 ^{cA}	6,43 ^{bA}	97 ^{dA}	93 ^{bA}	40,3 ^c	1,22 ^b	19,2 ^e
BRS Reponte	BRA	3,0 ^b	6,8 ^b	11,2 ^b	21,6 ^a		4 ^c	34,5 ^d	16,97 ^{cA}	16,97 ^{cA}	9,00 ^{bA}	9,67 ^{aA}	84 ^{fA}	74 ^{eB}	42,1 ^c	1,26 ^a	25,1 ^c
BRS Sanhaço	BRA	2,1 ^b	7,7 ^b	11,2 ^b	20,1 ^a		4 ^c	35,3 ^d	17,67 ^{cA}	14,90 ^{cA}	7,47 ^{cA}	7,67 ^{bA}	85 ^{fA}	79 ^{dB}	35,8 ^d	1,27 ^a	22,2 ^d
Buck Saeta	ARG	3,9 ^b	8,3 ^a	11,7 ^b	14,4 ^b		4,33 ^b	30,7 ^f	13,90 ^{dA}	14,93 ^{cA}	6,80 ^{cA}	7,57 ^{bA}	83 ^{fA}	76 ^{eB}	38,7 ^d	1,03 ^b	18,5 ^e
Campeiro	BRA	3,4 ^b	7,0 ^b	11,4 ^b	16,5 ^b		4,33 ^b	33,8 ^e	18,13 ^{cA}	12,40 ^{dB}	8,87 ^{bA}	9,13 ^{bA}	84 ^{fA}	74 ^{eB}	41,5 ^c	1,13 ^b	23,4 ^c
Carazinho	BRA	2,6 ^b	6,9 ^b	11,5 ^b	15,2 ^b	23,02 ^a	5 ^a	41,0 ^b	21,07 ^{cB}	26,10 ^{aA}	7,73 ^{cA}	8,57 ^{bA}	82 ^{fA}	80 ^{dA}	29,9 ^f	1,08 ^b	23,3 ^c
CD104	BRA	3,0 ^b	7,9 ^a	13,5 ^a	18,8 ^a	24 ^a	4,66 ^a	39,1 ^c	21,00 ^{cA}	13,90 ^{cB}	9,47 ^{bA}	9,50 ^{aA}	86 ^{fA}	75 ^{eB}	45,1 ^c	1,40 ^a	21,2 ^d
CD 1104	BRA	4,4 ^a	9,4 ^a	11,9 ^b	17,3 ^b		4 ^c	25,7 ^h	10,00 ^{eA}	7,90 ^{eA}	8,73 ^{bB}	10,57 ^{aA}	86 ^{fA}	75 ^{eB}	35,8 ^d	1,19 ^b	21,2 ^d
CD 1303	BRA	2,9 ^b	7,7 ^b	11,4 ^b	19,8 ^a		4 ^c	25,4 ^h	10,93 ^{eA}	13,20 ^{dA}	7,87 ^{cA}	7,97 ^{bA}	82 ^{fA}	73 ^{eB}	33,2 ^e	1,28 ^a	23,7 ^c
CD 1705	BRA	3,8 ^b	8,2 ^a	13,1 ^a	19,9 ^a		4 ^c	31,4 ^f	15,07 ^{dA}	10,70 ^{dA}	8,13 ^{cA}	8,07 ^{bA}	85 ^{fA}	80 ^{dB}	35,7 ^d	1,20 ^b	22,1 ^d
Celebra	BRA	5,4 ^a	9,3 ^a	13,1 ^a	19,9 ^a		4 ^c	31,2 ^f	12,10 ^{dA}	13,23 ^{dA}	8,27 ^{cB}	10,27 ^{aA}	88 ^{eA}	82 ^{dB}	37,1 ^d	1,22 ^b	26,1 ^c

continuação APÊNDICE 4. Genótipos utilizados, país de origem, comprimento dos entrenós (1, 2, 3, 4 e 5), número de nós (NN), comprimento do pedúnculo (CP), exserção do pedúnculo (EX) e comprimento da espiga (CE) avaliados em Passo Fundo (Brasil) em 2021, exserção do pedúnculo (EP) e comprimento da espiga (CE) avaliados em Chacabuco (Argentina) em 2021, dias até a antese (DAA) avaliados em Passo Fundo em 2020 e 2021, número de grãos por espiga (GE) e largura (LFB) e comprimento (CFB) da folha bandeira avaliados em Passo Fundo, Brasil, em 2021.

CEP 11	BRA	3,5 ^b	7,7 ^b	12,1 ^a	18,1 ^a	21,8 ^b	4,66 ^a	40,3 ^b	23,13 ^{bA}	22,93 ^{bA}	6,67 ^{Cb}	8,50 ^{bA}	84 ^{fA}	74 ^{eB}	24,3 ^f	1,22 ^b	21,5 ^d
EMBRAPA 16	BRA	4,16 ^b	8,1 ^a	13,9 ^a	23,9 ^a		4 ^c	36,6 ^d	23,10 ^{bA}	20,23 ^{bA}	8,47 ^{bB}	10,10 ^{aA}	82 ^{fA}	78 ^{dA}	38,3 ^d	1,37 ^a	23,0 ^c
Esporão	BRA	3,2 ^b	7,8 ^a	12,4 ^a	19,7 ^a		4 ^c	31,3 ^f	18,47 ^{cA}	15,33 ^{cA}	7,20 ^{Ca}	8,67 ^{bA}	82 ^{fA}	74 ^{eB}	35,3 ^d	1,14 ^b	20,7 ^d
FPS Amplitude	BRA	6,1 ^a	9,9 ^a	13,1 ^a	18,1 ^a		4 ^c	31,1 ^f	18,63 ^{cA}	14,20 ^{cA}	8,00 ^{Ca}	8,77 ^{bA}	87 ^{fA}	74 ^{eB}	40,5 ^c	1,23 ^b	21,8 ^d
FPS Certero	BRA	3,9 ^b	9,3 ^a	13,1 ^a	20,1 ^a		4 ^c	35,1 ^d	18,57 ^{cA}	17,63 ^{cA}	7,87 ^{cA}	9,13 ^{bA}	85 ^{fA}	76 ^{eB}	37,5 ^d	1,18 ^b	21,1 ^d
FPS Regente	BRA	3,6 ^b	8,5 ^a	13,7 ^a	18,8 ^a		4 ^c	31,1 ^f	13,53 ^{dA}	9,70 ^{eA}	9,20 ^{Ba}	9,73 ^{aA}	89 ^{eA}	75 ^{eB}	42,3 ^c	1,21 ^b	26,2 ^c
Frontana	BRA	4,4 ^a	9,4 ^a	11,5 ^b	15,5 ^b	24,4 ^a	5 ^a	44,1 ^a	28,70 ^{aA}	25,23 ^{aA}	7,40 ^{Cb}	10,43 ^{aA}	86 ^{fA}	83 ^{dA}	31,8 ^e	1,37 ^a	23,6 ^c
Fundacep 52	BRA	4,1 ^b	7,3 ^b	10,8 ^b	18,9 ^a		4 ^c	30,5 ^f	12,63 ^{dA}	9,60 ^{eA}	7,67 ^{cA}	9,33 ^{aA}	82 ^{fA}	79 ^{dA}	39,5 ^c	1,21 ^b	21,3 ^d
Fundacep Nova Era	BRA	3,1 ^b	5,1 ^b	10,2 ^c	14,3 ^b	19,3 ^c	4,66 ^a	37,4 ^c	17,37 ^{cA}	15,90 ^{cA}	7,93 ^{Ca}	9,23 ^{bA}	90 ^{eA}	83 ^{dB}	38,4 ^d	1,36 ^a	25,7 ^c
Inova	BRA	3,8 ^b	8,4 ^a	12,9 ^a	19,6 ^a		4 ^c	32,2 ^c	14,70 ^{dA}	15,67 ^{cA}	7,87 ^{Ca}	8,80 ^{bA}	86 ^{fA}	78 ^{dB}	40,6 ^c	1,43 ^a	24,8 ^c
LG Cromo	BRA	4,5 ^a	7,9 ^a	11,9 ^b	19,3 ^a		4 ^c	36,1 ^d	19,60 ^{cA}	9,97 ^{eB}	8,80 ^{bA}	9,90 ^{aA}	93 ^{eA}	81 ^{dB}	38,6 ^d	1,34 ^a	25,5 ^c
LG Supra	BRA	2,6 ^b	7,8 ^a	11,3 ^b	18,2 ^a		4 ^c	33,1 ^e	15,40 ^{dA}	14,37 ^{cA}	7,73 ^{Ca}	8,07 ^{bA}	85 ^{fA}	76 ^{eB}	35,6 ^d	1,16 ^b	24,3 ^c
Marfim	BRA	3,7 ^b	7,0 ^b	11,6 ^b	17,1 ^b		4,33 ^b	31,8 ^e	18,07 ^{cA}	16,67 ^{cA}	7,27 ^{Cb}	9,10 ^{bA}	86 ^{fA}	76 ^{eB}	34,9 ^d	1,23 ^b	26,8 ^c
Ônix	BRA	5,8 ^a	10,2 ^a	13,5 ^a	18,7 ^a		4 ^c	33,7 ^e	18,47 ^{cA}	11,53 ^{dB}	7,80 ^{eB}	9,23 ^{bA}	88 ^{eA}	80 ^{dB}	40,6 ^c	1,28 ^a	21,4 ^d
OR 1	BRA	3,9 ^b	8,1 ^a	11,7 ^b	19,2 ^a		4 ^c	28,8 ^e	10,90 ^{eA}	12,13 ^{dA}	7,93 ^{Ca}	8,73 ^{bA}	84 ^{fA}	75 ^{eB}	34,1 ^e	1,14 ^b	23,9 ^c
ORS 1401	BRA	5,6 ^a	11,1 ^a	14,9 ^a	21,0 ^a		4 ^c	35,9 ^d	17,23 ^{cA}	12,73 ^{dA}	8,60 ^{Ba}	9,23 ^{bA}	89 ^{eA}	82 ^{dB}	36,7 ^d	1,33 ^a	23,4 ^c
ORS 1402	BRA	4,5 ^a	10,5 ^a	13,9 ^a	19,2 ^a		4 ^c	36,9 ^c	21,80 ^{bA}	14,80 ^{eB}	8,27 ^{eB}	10,27 ^{aA}	87 ^{fA}	78 ^{dB}	40,6 ^c	1,29 ^a	26,3 ^c
ORS 1403	BRA	5,3 ^a	8,6 ^a	14,1 ^a	18,9 ^a		4,33 ^b	35,4 ^d	20,47 ^{cA}	18,33 ^{cA}	8,47 ^{Ba}	9,90 ^{aA}	88 ^{eA}	80 ^{dB}	36,3 ^d	1,21 ^b	24,7 ^c
ORS 1405	BRA	4,3 ^a	8,8 ^a	12,6 ^a	17,4 ^b		4,33 ^b	36,7 ^c	16,33 ^{cA}	13,00 ^{dA}	7,93 ^{Ca}	8,87 ^{bA}	91 ^{eA}	82 ^{dB}	38,9 ^d	1,32 ^a	22,9 ^c
ORS Citrino	BRA	4,0 ^b	6,8 ^b	12,3 ^a	20,1 ^a		4 ^c	41,1 ^b	23,13 ^{bA}	16,90 ^{eB}	8,80 ^{bA}	10,43 ^{aA}	86 ^{fA}	79 ^{dB}	39,3 ^d	1,28 ^a	26,1 ^c
ORS Madrepérola	BRA	5,8 ^a	9,9 ^a	13,5 ^a	19,7 ^a		4 ^c	36,8 ^c	19,67 ^{cA}	13,93 ^{dB}	8,13 ^{Ca}	8,97 ^{bA}	88 ^{eA}	81 ^{dB}	39,6 ^c	1,27 ^a	23,0 ^c
ORS Vintecincos	BRA	3,4 ^b	6,3 ^b	11,2 ^b	16,8 ^b	23 ^a	4,66 ^a	39,9 ^b	20,57 ^{cA}	14,57 ^{eB}	9,13 ^{Ba}	9,90 ^{aA}	89 ^{eA}	81 ^{dB}	37,2 ^d	1,23 ^b	30,0 ^b
Pampeano	BRA	4,9 ^a	10,2 ^a	14,5 ^a	23,5 ^a		4 ^c	42,7 ^a	26,60 ^{aA}	19,83 ^{bB}	10,67 ^{aA}	10,40 ^{aA}	82 ^{fA}	74 ^{eB}	34,0 ^c	1,18 ^b	29,9 ^b
Quartzo	BRA	3,8 ^b	9,7 ^a	13,5 ^a	22,1 ^a		4 ^c	39,1 ^c	23,33 ^{bA}	13,87 ^{eB}	9,13 ^{Ba}	9,40 ^{aA}	89 ^{eA}	82 ^{dB}	38,3 ^d	1,23 ^b	24,6 ^c
Rubi	BRA	2,8 ^b	6,0 ^b	11,7 ^b	15,9 ^b	21,1 ^b	4,66 ^a	33,8 ^e	17,37 ^{cA}	14,83 ^{cA}	7,67 ^{Ca}	8,90 ^{bA}	90 ^{eA}	82 ^{dB}	32,7 ^e	1,19 ^b	22,1 ^d
SUMAI 3	CHI	3,8 ^b	7,3 ^b	12,7 ^a	21,1 ^a		4,33 ^b	41,0 ^b	23,70 ^{bA}	24,20 ^{aA}	8,67 ^{bA}	9,77 ^{aA}	82 ^{fA}	76 ^{eB}	38,8 ^d	1,26 ^a	26,8 ^c
TBIO Alpaca	BRA	5,7 ^a	9,4 ^a	12,5 ^a	19,1 ^a		4 ^c	33,2 ^e	17,23 ^{cA}	11,67 ^{dB}	7,47 ^{Ca}	9,07 ^{bA}	86 ^{fA}	77 ^{eB}	41,7 ^c	1,20 ^b	22,3 ^d
TBIO Alvorada	BRA	4,7 ^a	10,3 ^a	13,8 ^a	17,4 ^b		4 ^c	33,7 ^e	14,93 ^{dA}	13,10 ^{dA}	7,60 ^{Ca}	8,83 ^{bA}	84 ^{fA}	76 ^{eB}	36,5 ^d	1,21 ^b	23,0 ^c

continuação APÊNDICE 4. Genótipos utilizados, país de origem, comprimento dos entrenós (1, 2, 3, 4 e 5), número de nós (NN), comprimento do pedúnculo (CP), exserção do pedúnculo (EX) e comprimento da espiga (CE) avaliados em Passo Fundo (Brasil) em 2021, exserção do pedúnculo (EP) e comprimento da espiga (CE) avaliados em Chacabuco (Argentina) em 2021, dias até a antese (DAA) avaliados em Passo Fundo em 2020 e 2021, número de grãos por espiga (GE) e largura (LFB) e comprimento (CFB) da folha bandeira avaliados em Passo Fundo, Brasil, em 2021.

TBIO Astro	BRA	4,1 ^b	6,3 ^b	11,9 ^b	17,0 ^b		3,66 ^c	30,3 ^f	12,03 ^{dA}	11,27 ^{dA}	8,60 ^{bB}	10,10 ^{aA}	85 ^{fA}	73 ^{eB}	36,8 ^d	1,18 ^b	21,2 ^d
TBIO Aton	BRA	3,9 ^b	8,5 ^a	12,3 ^a	17,7 ^a		4 ^c	30,9 ^f	11,30 ^{dA}	14,50 ^{cA}	7,93 ^{cA}	8,30 ^{bA}	85 ^{fA}	83 ^{dA}	36,3 ^d	1,36 ^a	20,7 ^d
TBIO Audaz	BRA	3,7 ^b	7,9 ^a	11,5 ^b	19,6 ^a		4 ^c	28,0 ^g	12,00 ^{dA}	12,73 ^{dA}	8,00 ^{cA}	8,80 ^{bA}	86 ^{fA}	74 ^{eB}	37,7 ^d	1,13 ^b	21,2 ^d
TBIO Blanc	BRA	4,6 ^a	9,3 ^a	14,3 ^a	20,5 ^a		4 ^c	33,3 ^e	17,33 ^{cA}	17,67 ^{cA}	8,40 ^{bA}	9,87 ^{aA}	89 ^{eA}	81 ^{dB}	38,2 ^d	1,22 ^b	25,1 ^c
TBIO Calibre	BRA	3,7 ^b	9,6 ^a	12,8 ^a	17,9 ^a		4 ^c	23,3 ⁱ	7,33 ^{eA}	11,63 ^{dA}	8,20 ^{cA}	8,80 ^{bA}	84 ^{fA}	73 ^{eB}	38,9 ^d	1,11 ^b	21,9 ^d
TBIO Capricho CL	BRA	2,8 ^b	9,7 ^a	13,8 ^a	21,5 ^a		4 ^c	32,7 ^e	18,60 ^{cA}	14,87 ^{cA}	7,87 ^{cA}	8,30 ^{bA}	88 ^{eA}	81 ^{dB}	33,2 ^e	1,18 ^b	23,9 ^c
TBIO Clarim	BRA	3,5 ^b	8,1 ^a	11,8 ^b	17,8 ^a		4 ^c	20,9 ⁱ	6,40 ^{fB}	11,83 ^{dA}	8,47 ^{bA}	9,27 ^{bA}	85 ^{fA}	72 ^{eB}	37,1 ^d	1,13 ^b	19,4 ^e
TBIO Consistência	BRA	4,0 ^b	6,2 ^b	12,0 ^b	15,3 ^b	23,6 ^a	4,66 ^a	37,1 ^c	19,73 ^{cB}	13,20 ^{dA}	9,00 ^{bA}	10,23 ^{aA}	91 ^{eA}	82 ^{dB}	46,3 ^b	1,56 ^a	24,4 ^c
TBIO Duque	BRA	5,3 ^a	9,0 ^a	12,6 ^a	18,8 ^a		4 ^c	29,5 ^f	13,23 ^{dA}	13,73 ^{cA}	7,93 ^{cA}	9,13 ^{bA}	90 ^{eA}	76 ^{eB}	41,8 ^c	1,20 ^b	23,5 ^c
TBIO Ello CL	BRA	4,1 ^b	9,9 ^a	14,0 ^a	21,1 ^a		4 ^c	30,2 ^f	15,77 ^{cA}	11,10 ^{dA}	7,40 ^{eB}	9,23 ^{bA}	86 ^{fA}	78 ^{dB}	36,6 ^d	1,28 ^a	22,5 ^d
TBIO Energia I	BRA	4,6 ^a	9,7 ^a	13,2 ^a	18,9 ^a		4 ^c	30,2 ^f	15,50 ^{dA}	12,00 ^{dA}	9,60 ^{bA}	9,23 ^{bA}	86 ^{fA}	78 ^{dB}	38,5 ^d	1,38 ^a	21,2 ^d
TBIO Energia II	BRA	7,1 ^a	11,0 ^a	19,0 ^a	23,0 ^a		3,33 ^c	35,5 ^d	15,47 ^{dA}	15,77 ^{cA}	9,00 ^{bA}	10,13 ^{aA}	83 ^{fA}	73 ^{eB}	42,7 ^c	1,18 ^b	23,8 ^c
TBIO Essência	BRA	3,8 ^b	7,2 ^b	12,1 ^a	18,4 ^a		4 ^c	29,7 ^f	16,60 ^{cA}	14,27 ^{cA}	7,80 ^{cA}	8,70 ^{bA}	82 ^{fA}	73 ^{eB}	37,2 ^d	1,12 ^b	19,9 ^e
TBIO Iguaçú	BRA	5,1 ^a	10,0 ^a	14,1 ^a	20,1 ^a		4 ^c	34,5 ^d	16,30 ^{cA}	14,50 ^{cA}	8,07 ^{cA}	8,57 ^{bA}	90 ^{eA}	77 ^{eB}	34,7 ^d	1,14 ^b	21,7 ^d
TBIO Itaipu	BRA	3,9 ^b	8,5 ^a	12,5 ^a	20,1 ^a		4 ^c	36,6 ^d	20,70 ^{cA}	16,93 ^{cA}	7,93 ^{cA}	8,89 ^{bA}	90 ^{eA}	80 ^{dB}	35,0 ^d	1,17 ^b	24,9 ^c
TBIO Mestre	BRA	4,5 ^a	9,4 ^a	12,6 ^a	18,9 ^a		4 ^c	31,1 ^f	15,20 ^{dA}	15,63 ^{cA}	7,53 ^{eB}	9,40 ^{aA}	88 ^{eA}	80 ^{dB}	36,2 ^d	1,22 ^b	22,5 ^d
TBIO Pioneiro 2010	BRA	1,8 ^b	6,8 ^b	11,4 ^b	15,1 ^b	20,87 ^b	5 ^a	33,3 ^e	19,33 ^{cA}	14,87 ^{cA}	8,07 ^{cA}	9,33 ^{aA}	87 ^{fA}	80 ^{dB}	36,6 ^d	1,19 ^b	22,9 ^c
TBIO Ponteiro	BRA	3,0 ^b	8,5 ^a	12,7 ^a	20,5 ^a		4 ^c	35,3 ^d	18,20 ^{cA}	13,87 ^{cA}	8,20 ^{cA}	9,10 ^{bA}	87 ^{fA}	83 ^{dA}	34,9 ^d	1,23 ^b	21,5 ^d
TBIO Sintonia	BRA	4,2 ^a	8,3 ^a	12,0 ^b	18,3 ^a		4,33 ^b	37,1 ^c	18,13 ^{cA}	15,93 ^{cA}	7,40 ^{eB}	9,83 ^{aA}	89 ^{eA}	78 ^{dB}	36,5 ^d	1,12 ^b	24,3 ^c
TBIO Sinuelo	BRA	3,8 ^b	8,7 ^a	12,9 ^a	19,9 ^a		4 ^c	35,6 ^d	16,57 ^{cA}	13,00 ^{dA}	8,00 ^{cA}	9,03 ^{bA}	89 ^{eA}	81 ^{dB}	38,7 ^d	1,21 ^b	23,6 ^c
TBIO Sonic	BRA	3,4 ^b	6,7 ^b	11,2 ^b	17,9 ^a		4 ^c	23,5 ⁱ	10,27 ^{eA}	12,57 ^{dA}	8,27 ^{cA}	9,67 ^{aA}	83 ^{fA}	73 ^{eB}	38,3 ^d	1,20 ^b	23,0 ^c
TBIO Sossego	BRA	4,8 ^a	9,7 ^a	13,7 ^a	19,8 ^a		4 ^c	35,1 ^d	19,97 ^{cA}	15,00 ^{cA}	8,47 ^{bA}	8,67 ^{bA}	89 ^{eA}	83 ^{dB}	36,2 ^d	1,17 ^b	22,8 ^d
TBIO Tibagi	BRA	4,3 ^a	10,2 ^a	14,8 ^a	21,5 ^a		4 ^c	27,5 ^g	12,23 ^{dA}	13,40 ^{dA}	8,13 ^{cA}	9,10 ^{bA}	83 ^{fA}	73 ^{eB}	31,9 ^c	1,12 ^b	21,7 ^d
TBIO Toruk	BRA	2,6 ^b	7,5 ^b	11,1 ^b	16,6 ^b		4 ^c	25,2 ^h	11,53 ^{dA}	11,10 ^{dA}	8,27 ^{cA}	8,87 ^{bA}	87 ^{fA}	75 ^{eB}	40,7 ^c	1,12 ^b	19,2 ^e
TBIO Trunfo	BRA	4,3 ^a	7,1 ^b	13,7 ^a	18,5 ^a		4,33 ^b	30,9 ^f	19,17 ^{cA}	15,80 ^{cA}	8,20 ^{cA}	9,27 ^{bA}	85 ^{fA}	85 ^{cA}	41,1 ^c	1,33 ^a	23,4 ^c
Toropi	BRA	5,7 ^a	8,2 ^a	13,4 ^a	18,7 ^a	23,07 ^a	5 ^a	40,7 ^b	13,83 ^{dA}	15,00 ^{cA}	8,93 ^{bB}	10,10 ^{aA}	105 ^{eA}	97 ^{aB}	35,9 ^d	1,67 ^a	36,4 ^a
Acesso 1	BRA	5,7 ^a	10,6 ^a	14,1 ^a	18,3 ^a		4 ^c	34,3 ^d	17,50 ^{cA}	16,00 ^{cA}	7,80 ^{eB}	9,33 ^{aA}	90 ^{eA}	80 ^{dB}	44,2 ^c	1,30 ^a	23,3 ^c
Acesso 2	BRA	1,8 ^b	7,5 ^b	14,6 ^a	21,0 ^a		4 ^c	29,7 ^f	12,20 ^{dA}	12,73 ^{dA}	8,07 ^{cA}	8,87 ^{bA}	85 ^{fA}	84 ^{eB}	42,1 ^c	1,42 ^a	23,0 ^c

continuação APÊNDICE 4. Genótipos utilizados, país de origem, comprimento dos entrenós (1, 2, 3, 4 e 5), número de nós (NN), comprimento do pedúnculo (CP), exserção do pedúnculo (EX) e comprimento da espiga (CE) avaliados em Passo Fundo (Brasil) em 2021, exserção do pedúnculo (EP) e comprimento da espiga (CE) avaliados em Chacabuco (Argentina) em 2021, dias até a antese (DAA) avaliados em Passo Fundo em 2020 e 2021, número de grãos por espiga (GE) e largura (LFB) e comprimento (CFB) da folha bandeira avaliados em Passo Fundo, Brasil, em 2021.

Acesso 3	BRA	4,4 ^a	7,0 ^b	12,3 ^a	18,4 ^a	4 ^c	28,6 ^g	12,67 ^{dA}	12,13 ^{dA}	7,60 ^{cA}	8,93 ^{bA}	86 ^{fA}	74 ^{eB}	38,4 ^d	1,13 ^b	20,7 ^d
Acesso 4	BRA	5,4 ^a	8,3 ^a	11,9 ^b	17,9 ^a	4 ^c	26,8 ^g	12,23 ^{dA}	12,03 ^{dA}	8,87 ^{bB}	10,33 ^{aA}	89 ^{eA}	79 ^{dB}	35,6 ^d	1,17 ^b	21,8 ^d
Acesso 5	BRA	4,4 ^a	7,5 ^b	13,2 ^a	20,2 ^a	4 ^c	35,3 ^d	14,60 ^{dA}	12,27 ^{dA}	8,67 ^{bB}	10,23 ^{aA}	88 ^{eA}	81 ^{dB}	40,0 ^c	1,28 ^a	23,5 ^c
Acesso 6	BRA	4,3 ^a	9,5 ^a	13,5 ^a	20,8 ^a	4 ^c	32,3 ^e	17,50 ^{cA}	15,67 ^{cA}	8,07 ^{cA}	8,93 ^{bA}	90 ^{eA}	77 ^{eB}	40,1 ^c	1,26 ^a	23,1 ^c
Acesso 7	BRA	7,4 ^a	9,3 ^a	13,2 ^a	20,6 ^a	4 ^c	27,5 ^g	11,90 ^{dA}	12,77 ^{dA}	7,87 ^{cB}	9,30 ^{bA}	90 ^{eA}	81 ^{dB}	35,1 ^d	1,27 ^a	21,8 ^d
Acesso 8	BRA	3,1 ^b	7,7 ^b	10,9 ^b	18,4 ^a	4 ^c	27,9 ^g	10,57 ^{eA}	10,90 ^{dA}	7,27 ^{cA}	8,07 ^{bA}	84 ^{fA}	76 ^{eB}	41,6 ^c	1,36 ^a	19,7 ^e
Acesso 9	BRA	3,1 ^b	8,3 ^a	12,7 ^a	17,1 ^b	4 ^c	29,7 ^f	13,70 ^{dA}	17,33 ^{cA}	8,13 ^{cA}	7,93 ^{bA}	83 ^{fA}	72 ^{eB}	41,6 ^c	1,34 ^a	22,8 ^c
Acesso 10	BRA	5,1 ^a	6,9 ^b	11,5 ^b	16,5 ^b	4,33 ^b	28,3 ^g	15,93 ^{cA}	13,00 ^{dA}	7,67 ^{cA}	8,76 ^{bA}	86 ^{fA}	76 ^{eB}	36,5 ^d	1,24 ^a	23,6 ^c
Acesso 11	BRA	3,4 ^b	7,0 ^b	11,1 ^b	18,3 ^a	4 ^c	32,9 ^e	15,10 ^{dA}	11,57 ^{dA}	8,13 ^{cA}	8,43 ^{bA}	90 ^{eA}	82 ^{dB}	38,9 ^d	1,23 ^a	21,4 ^d
Acesso 12	BRA	5,2 ^a	10,2 ^a	11,1 ^b	22,1 ^a	4 ^c	33,6 ^e	18,63 ^{cA}	17,33 ^{cA}	8,33 ^{cA}	9,57 ^{aA}	89 ^{eA}	81 ^{dB}	35,6 ^d	1,11 ^b	22,1 ^d
Acesso 13	BRA	3,8 ^b	6,9 ^b	12,0 ^b	18,7 ^a	4 ^c	34,7 ^d	18,23 ^{cA}	8,30 ^{eB}	8,47 ^{bA}	9,50 ^{aA}	90 ^{eA}	82 ^{dB}	37,7 ^d	1,18 ^b	19,4 ^e
Acesso 14	BRA	4,7 ^a	8,9 ^a	12,3 ^a	19,1 ^a	4 ^c	32,3 ^e	15,13 ^{dA}	15,13 ^{cA}	9,60 ^{bA}	10,57 ^{aA}	90 ^{eA}	82 ^{dB}	36,8 ^d	1,21 ^b	21,9 ^d
Acesso 15	BRA	2,9 ^b	8,2 ^a	12,1 ^a	18,2 ^a	4 ^c	28,9 ^g	13,50 ^{dA}	11,50 ^{dA}	7,73 ^{cA}	8,63 ^{bA}	84 ^{fA}	78 ^{dB}	35,8 ^d	1,33 ^a	21,2 ^d
Acesso 16	BRA	3,8 ^b	8,8 ^a	12,4 ^a	18,7 ^a	4,33 ^b	29,4 ^f	15,97 ^{cA}	9,07 ^{eB}	8,53 ^{bB}	9,90 ^{aA}	88 ^{eA}	81 ^{dB}	37,5 ^d	1,28 ^a	23,3 ^c
Acesso 17	BRA	3,5 ^b	8,9 ^a	12,0 ^b	20,4 ^a	4 ^c	33,4 ^e	17,93 ^{cA}	18,40 ^{cA}	9,27 ^{bA}	9,97 ^{aA}	85 ^{fA}	77 ^{eB}	41,2 ^c	1,28 ^a	21,8 ^d
Acesso 18	BRA	4,1 ^b	8,4 ^a	11,5 ^b	18,1 ^a	4 ^c	33,3 ^e	16,93 ^{cA}	15,67 ^{cA}	8,87 ^{bB}	10,27 ^{aA}	86 ^{fA}	77 ^{eB}	42,9 ^c	1,36 ^a	24,3 ^c
Acesso 19	BRA	4,1 ^b	8,3 ^a	10,7 ^b	16,2 ^b	4 ^c	23,9 ⁱ	10,03 ^{eA}	6,63 ^{eA}	8,47 ^{bA}	9,57 ^{aA}	88 ^{eA}	85 ^{cA}	42,1 ^c	1,13 ^b	21,5 ^d
Acesso 20	BRA	4,4 ^a	5,7 ^b	9,8 ^c	15,5 ^b	4,33 ^b	24,0 ⁱ	10,43 ^{eA}	8,40 ^{eA}	7,53 ^{eB}	9,30 ^{bA}	88 ^{eA}	81 ^{dB}	35,9 ^d	1,21 ^b	21,3 ^d
Acesso 21	BRA	3,9 ^b	7,7 ^b	13,0 ^a	17,4 ^b	3,66 ^c	31,8 ^e	16,33 ^{cA}	16,40 ^{cA}	8,53 ^{bA}	8,03 ^{bA}	85 ^{fA}	72 ^{eB}	34,2 ^e	1,12 ^b	20,1 ^e
Acesso 22	BRA	4,4 ^a	7,4 ^b	11,7 ^b	17,1 ^b	4 ^c	28,6 ^g	12,33 ^{dA}	16,80 ^{cA}	8,20 ^{eB}	9,83 ^{aA}	88 ^{eA}	74 ^{eB}	34,2 ^e	1,12 ^b	20,8 ^d
Acesso 23	BRA	3,4 ^b	7,3 ^b	12,4 ^a	18,5 ^a	4 ^c	33,3 ^e	20,70 ^{cA}	16,10 ^{cB}	7,80 ^{eB}	9,33 ^{aA}	91 ^{eA}	75 ^{eB}	38,1 ^d	1,22 ^b	20,4 ^d
Acesso 24	BRA	3,5 ^b	8,9 ^a	13,7 ^a	20,7 ^a	4 ^c	26,9 ^g	11,93 ^{dA}	12,73 ^{dA}	8,13 ^{cA}	9,17 ^{bA}	85 ^{fA}	76 ^{eB}	36,1 ^d	1,29 ^a	19,4 ^e
Acesso 25	BRA	2,8 ^b	8,1 ^a	12,4 ^a	17,9 ^a	4 ^c	24,3 ^h	8,47 ^{eA}	10,07 ^{eA}	8,13 ^{cA}	8,30 ^{bA}	85 ^{fA}	75 ^{eB}	36,2 ^d	1,41 ^a	24,0 ^c
Acesso 26	BRA	3,4 ^b	8,4 ^a	13,1 ^a	17,8 ^a	4 ^c	25,8 ^h	11,77 ^{dA}	11,23 ^{dA}	11,07 ^{aA}	9,57 ^{aB}	83 ^{fA}	73 ^{eB}	40,1 ^c	1,18 ^b	21,1 ^d
Acesso 27	BRA	5,0 ^a	9,1 ^a	12,2 ^a	18,9 ^a	4 ^c	36,1 ^d	19,03 ^{cA}	14,83 ^{cA}	9,07 ^{bA}	9,63 ^{aA}	88 ^{eA}	91 ^{bA}	39,2 ^d	1,31 ^a	24,7 ^c
Acesso 28	BRA	3,4 ^b	7,9 ^a	12,8 ^a	19,8 ^a	4 ^c	33,4 ^e	16,67 ^{cA}	16,67 ^{cA}	6,87 ^{eB}	9,43 ^{aA}	86 ^{fA}	87 ^{cA}	35,6 ^d	1,27 ^a	22,4 ^d
Acesso 29	BRA	3,4 ^b	8,0 ^a	12,5 ^a	18,5 ^a	4 ^c	28,9 ^g	12,33 ^{dA}	15,00 ^{cA}	8,27 ^{cA}	8,27 ^{bA}	86 ^{fA}	72 ^{eB}	36,6 ^d	1,13 ^b	24,2 ^c
Acesso 30	BRA	3,3 ^b	7,1 ^b	10,3 ^c	16,7 ^b	4,33 ^b	30,1 ^f	15,00 ^{dA}	14,27 ^{cA}	8,40 ^{bA}	8,27 ^{bA}	86 ^{fA}	74 ^{eB}	40,6 ^c	1,22 ^b	21,6 ^d

continuação APÊNDICE 4. Genótipos utilizados, país de origem, comprimento dos entrenós (1, 2, 3, 4 e 5), número de nós (NN), comprimento do pedúnculo (CP), exserção do pedúnculo (EX) e comprimento da espiga (CE) avaliados em Passo Fundo (Brasil) em 2021, exserção do pedúnculo (EP) e comprimento da espiga (CE) avaliados em Chacabuco (Argentina) em 2021, dias até a antese (DAA) avaliados em Passo Fundo em 2020 e 2021, número de grãos por espiga (GE) e largura (LFB) e comprimento (CFB) da folha bandeira avaliados em Passo Fundo, Brasil, em 2021.

Acesso 31	BRA	3,1 ^b	6,7 ^b	11,6 ^b	16,6 ^b	4 ^c	39,5 ^c	19,83 ^{cA}	14,73 ^{cB}	8,53 ^{bA}	8,23 ^{bA}	93 ^{eA}	82 ^{dB}	37,3 ^d	1,16 ^b	24,8 ^c	
Acesso 32	BRA	3,9 ^b	7,1 ^b	11,9 ^b	19,7 ^a	4 ^c	29,8 ^f	12,83 ^{dA}	10,20 ^{dA}	8,20 ^{cA}	9,27 ^{bA}	90 ^{eA}	82 ^{dB}	35,0 ^d	1,19 ^b	21,9 ^d	
Acesso 33	BRA	3,1 ^b	6,9 ^b	10,1 ^c	14,5 ^b	4 ^c	26,0 ^h	8,90 ^{eA}	8,67 ^{eA}	8,13 ^{eA}	9,43 ^{aA}	84 ^{fA}	76 ^{eB}	38,1 ^d	1,11 ^b	21,5 ^d	
Acesso 34	BRA	5,7 ^a	8,1 ^a	11,6 ^b	15,9 ^b	4 ^c	23,3 ⁱ	9,03 ^{eA}	7,60 ^{eA}	8,07 ^{eA}	8,70 ^{bA}	86 ^{fA}	73 ^{eB}	40,0 ^c	1,33 ^a	22,4 ^d	
Acesso 35	BRA	3,3 ^b	8,7 ^a	11,4 ^b	15,1 ^b	4,33 ^b	29,5 ^f	16,67 ^{cA}	10,40 ^{dB}	8,20 ^{cA}	9,23 ^{bA}	90 ^{eA}	83 ^{dB}	39,1 ^d	1,18 ^b	22,8 ^c	
Acesso 36	BRA	3,7 ^b	6,4 ^b	12,2 ^a	13,5 ^b	4 ^c	36,0 ^d	19,23 ^{cA}	15,40 ^{cA}	8,00 ^{cA}	8,93 ^{bA}	88 ^{eA}	81 ^{dB}	36,5 ^d	1,32 ^a	24,3 ^c	
Acesso 37	BRA	3,2 ^b	6,5 ^b	11,7 ^b	14,9 ^b	4,33 ^b	20,3 ⁱ	8,50 ^{eA}	5,97 ^{eA}	8,00 ^{cA}	8,93 ^{bA}	88 ^{eA}	75 ^{eB}	33,4 ^e	1,11 ^b	19,0 ^e	
Acesso 38	BRA	4,1 ^b	9,6 ^a	13,9 ^a	19,7 ^a	4 ^c	22,9 ⁱ	7,60 ^{eA}	9,00 ^{eA}	7,67 ^{cA}	8,63 ^{bA}	84 ^{fA}	76 ^{eB}	32,3 ^e	1,27 ^a	23,0 ^c	
Acesso 39	BRA	5,4 ^a	9,5 ^a	12,9 ^a	20,8 ^a	4 ^c	40,1 ^b	20,10 ^{cA}	18,83 ^{bA}	9,13 ^{bA}	10,27 ^{aA}	86 ^{fA}	83 ^{dA}	39,4 ^d	1,31 ^a	24,2 ^c	
Acesso 40	BRA	3,6 ^b	8,0 ^a	11,3 ^b	16,1 ^b	21,3 ^b	4,66 ^a	36,0 ^d	18,30 ^{cA}	10,40 ^{dB}	7,53 ^{eB}	9,37 ^{aA}	88 ^{eA}	81 ^{dB}	40,4 ^c	1,27 ^a	21,6 ^d
Acesso 41	BRA	3,9 ^b	7,8 ^a	11,9 ^b	15,6 ^b	4,33 ^b	34,5 ^d	14,47 ^{dA}	8,93 ^{eB}	7,93 ^{cA}	8,76 ^{bA}	90 ^{eA}	82 ^{dB}	39,4 ^d	1,33 ^a	22,3 ^d	
Acesso 42	BRA	3,4 ^b	7,0 ^b	12,5 ^a	19,5 ^a	4 ^c	23,0 ⁱ	8,00 ^{eA}	10,23 ^{dA}	7,87 ^{cA}	8,73 ^{bA}	84 ^{fA}	72 ^{eB}	34,9 ^d	1,09 ^b	21,3 ^d	
Acesso 43	BRA	4,0 ^b	8,8 ^a	11,6 ^b	19,1 ^a	4 ^c	28,8 ^g	14,10 ^{dA}	14,00 ^{cA}	7,87 ^{cA}	8,70 ^{bA}	84 ^{fA}	79 ^{dB}	34,9 ^d	1,11 ^b	20,8 ^d	
Acesso 44	BRA	6,7 ^a	10,1 ^a	14,1 ^a	22,2 ^a	4,33 ^b	42,7 ^a	30,47 ^{aA}	19,97 ^{bB}	7,00 ^{cB}	10,10 ^{aA}	88 ^{eA}	80 ^{dB}	33,7 ^e	1,02 ^b	25,0 ^c	
Acesso 45	BRA	4,3 ^a	9,1 ^a	14,6 ^a	19,8 ^a	4 ^c	31,8 ^e	16,27 ^{cA}	14,87 ^{cA}	8,73 ^{bA}	9,57 ^{aA}	82 ^{fA}	78 ^{dA}	39,1 ^d	1,14 ^b	24,1 ^c	
Acesso 46	ARG	4,1 ^b	6,6 ^b	9,5 ^c	14,3 ^b	4,33 ^b	36,9 ^c	21,00 ^{cA}	10,77 ^{dB}	7,33 ^{cB}	9,43 ^{aA}	105 ^{eA}	93 ^{bB}	28,9 ^f	1,20 ^b	27,0 ^c	
Acesso 47	ARG	4,2 ^a	5,4 ^b	9,7 ^c	16,2 ^b	16,9 ^d	4,66 ^a	28,6 ^g	9,87 ^{eA}	9,67 ^{eA}	8,07 ^{eB}	10,63 ^{aA}	107 ^{cA}	97 ^{aB}	32,0 ^e	1,28 ^a	22,9 ^c
Acesso 48	ARG	3,3 ^b	5,4 ^b	12,0 ^b	18,9 ^a	4,33 ^b	33,1 ^e	18,73 ^{cA}	12,23 ^{dB}	5,87 ^{eB}	9,37 ^{aA}	88 ^{eA}	84 ^{cA}	42,9 ^c	1,14 ^b	21,2 ^d	
Acesso 49	ARG	1,9 ^b	6,5 ^b	11,1 ^b	18,9 ^a	4 ^c	36,0 ^d	15,63 ^{cA}	15,80 ^{cA}	9,93 ^{bA}	10,50 ^{aA}	82 ^{fA}	74 ^{eB}	33,7 ^e	1,30 ^a	23,2 ^c	
Acesso 50	ARG	3,8 ^b	5,6 ^b	9,1 ^b	18,3 ^a	4,33 ^b	25,6 ^h	12,53 ^{dA}	9,73 ^{eA}	8,07 ^{cA}	9,40 ^{aA}	98 ^{dA}	91 ^{bB}	47,5 ^b	1,32 ^a	21,0 ^d	
Acesso 51	ARG	3,8 ^b	4,0 ^b	8,6 ^c	13,1 ^b	18,7 ^c	4,66 ^a	30,2 ^f	14,07 ^{dA}	8,67 ^{eB}	9,40 ^{bA}	9,73 ^{aA}	103 ^{dA}	98 ^{aA}	39,1 ^d	1,21 ^b	17,6 ^e
Acesso 52	ARG	3,2 ^b	5,3 ^b	9,3 ^c	14,1 ^b	4,33 ^b	24,0 ⁱ	7,90 ^{eA}	7,83 ^{eA}	7,20 ^{cB}	9,43 ^{aA}	90 ^{eA}	83 ^{dB}	39,7 ^c	1,12 ^b	20,8 ^d	
Acesso 53	ARG	3,4 ^b	7,2 ^b	10,2 ^c	16,1 ^b	4 ^c	25,9 ^h	10,07 ^{eA}	8,83 ^{eA}	6,20 ^{cB}	9,80 ^{aA}	88 ^{eA}	82 ^{dB}	48,1 ^b	1,17 ^b	19,9 ^e	
Acesso 54	ARG	4,0 ^b	6,0 ^b	9,2 ^c	15,6 ^b	4 ^c	24,0 ⁱ	9,13 ^{eA}	7,10 ^{eA}	9,20 ^{bA}	9,23 ^{bA}	98 ^{dA}	85 ^{cB}	34,5 ^e	1,29 ^a	21,7 ^d	
Acesso 55	ARG	2,3 ^b	5,7 ^b	10,2 ^c	14,7 ^b	4,33 ^b	22,8 ⁱ	3,93 ^{fA}	4,93 ^{eA}	7,60 ^{cA}	8,60 ^{bA}	90 ^{eA}	78 ^{dB}	37,5 ^d	1,24 ^a	19,9 ^e	
Acesso 56	ARG	4,3 ^a	7,7 ^b	10,9 ^b	15,1 ^b	4 ^c	25,1 ^h	11,83 ^{dA}	8,57 ^{eA}	8,73 ^{bA}	8,03 ^{bA}	90 ^{eA}	85 ^{cB}	35,0 ^d	1,21 ^b	16,3 ^e	
Acesso 57	ARG	4,6 ^a	8,6 ^a	11,9 ^b	17,7 ^a	4 ^c	31,8 ^e	14,03 ^{dA}	11,53 ^{dA}	8,40 ^{bA}	9,47 ^{aA}	91 ^{eA}	87 ^{cB}	47,0 ^b	1,18 ^b	21,1 ^d	

continuação APÊNDICE 4. Genótipos utilizados, país de origem, comprimento dos entrenós (1, 2, 3, 4 e 5), número de nós (NN), comprimento do pedúnculo (CP), exserção do pedúnculo (EX) e comprimento da espiga (CE) avaliados em Passo Fundo (Brasil) em 2021, exserção do pedúnculo (EP) e comprimento da espiga (CE) avaliados em Chacabuco (Argentina) em 2021, dias até a antese (DAA) avaliados em Passo Fundo em 2020 e 2021, número de grãos por espiga (GE) e largura (LFB) e comprimento (CFB) da folha bandeira avaliados em Passo Fundo, Brasil, em 2021.

Acesso 58	ARG	4,0 ^b	7,2 ^b	9,9 ^c	14,9 ^b		4,33 ^b	24,9 ^h	13,43 ^{dA}	7,93 ^{eB}	7,47 ^{cB}	9,63 ^{aA}	91 ^{eA}	83 ^{dB}	36,1 ^d	1,14 ^b	19,6 ^c
Acesso 59	ARG	3,1 ^b	8,3 ^a	12,4 ^a	17,9 ^a		4 ^c	27,4 ^g	11,17 ^{dA}	10,50 ^{dA}	8,33 ^{cA}	8,40 ^{bA}	84 ^{fA}	79 ^{dB}	41,7 ^c	1,31 ^a	19,7 ^e
Acesso 60	ARG	5,8 ^a	10,7 ^a	13,5 ^a	19,6 ^a		4 ^c	27,7 ^g	11,87 ^{dA}	12,27 ^{dA}	7,53 ^{eB}	8,90 ^{bA}	87 ^{fA}	80 ^{dB}	35,5 ^d	1,23 ^b	19,7 ^e
Acesso 61	ARG	3,6 ^b	7,3 ^b	11,1 ^b	15,4 ^b		4 ^c	25,9 ^h	10,20 ^{eA}	8,40 ^{eA}	8,53 ^{bA}	9,50 ^{aA}	90 ^{eA}	83 ^{dB}	43,3 ^c	1,26 ^a	21,1 ^d
Acesso 62	ARG	4,7 ^a	8,7 ^a	11,0 ^b	16,6 ^b		4 ^c	22,8 ⁱ	9,50 ^{eA}	7,87 ^{eA}	7,90 ^{eA}	7,93 ^{bA}	96 ^{dA}	85 ^{eB}	39,5 ^c	1,30 ^a	18,4 ^e
Acesso 63	ARG	3,1 ^b	4,3 ^b	8,9 ^c	13,7 ^b	17,7 ^d	4,66 ^a	28,9 ^g	14,57 ^{dA}	10,90 ^{dA}	7,73 ^{eA}	7,80 ^{bA}	93 ^{eA}	88 ^{eB}	41,1 ^c	1,34 ^a	22,3 ^d
Acesso 64	ARG	5,2 ^a	9,0 ^a	11,6 ^b	17,7 ^a		4 ^c	25,1 ^h	10,93 ^{eA}	9,00 ^{eA}	8,53 ^{bA}	9,27 ^{bA}	96 ^{dA}	93 ^{bA}	41,7 ^c	1,27 ^a	22,5 ^d
Acesso 65	ARG	3,8 ^b	6,5 ^b	10,7 ^b	15,8 ^b	20,9 ^b	4,33 ^b	32,3 ^e	12,70 ^{dA}	12,17 ^{dA}	8,73 ^{bA}	9,10 ^{bA}	86 ^{fA}	75 ^{eB}	44,3 ^c	1,23 ^b	22,2 ^d
Acesso 66	ARG	3,3 ^b	5,1 ^b	8,1 ^c	14,7 ^b		4,66 ^a	27,0 ^g	10,77 ^{eA}	5,10 ^{eB}	8,27 ^{cB}	10,43 ^{aA}	98 ^{dA}	89 ^{eB}	51,9 ^a	1,09 ^b	22,2 ^d
Acesso 67	ARG	4,5 ^a	5,9 ^b	9,5 ^c	14,5 ^b		4,33 ^b	28,5 ^g	13,77 ^{dA}	10,37 ^{dA}	7,33 ^{eB}	9,00 ^{bA}	96 ^{dA}	91 ^{bB}	39,7 ^c	1,09 ^b	21,2 ^d
Acesso 68	ARG	4,3 ^a	6,5 ^b	10,0 ^c	14,8 ^b		4,33 ^b	25,5 ^h	13,07 ^{dA}	8,63 ^{eA}	7,53 ^{eA}	8,83 ^{bA}	88 ^{eA}	86 ^{eA}	35,7 ^d	1,17 ^b	19,1 ^e
Acesso 69	ARG	2,8 ^b	6,0 ^b	11,5 ^b	19,7 ^a		4 ^c	27,3 ^g	8,93 ^{eA}	8,87 ^{eA}	7,93 ^{eA}	8,47 ^{bA}	95 ^{dA}	82 ^{dB}	41,1 ^c	1,14 ^b	24,1 ^c
Acesso 70	ARG	4,9 ^a	7,1 ^b	12,2 ^a	15,7 ^b		4,33 ^b	32,7 ^e	16,20 ^{eA}	11,90 ^{dA}	8,00 ^{eA}	9,13 ^{bA}	95 ^{dA}	87 ^{eB}	35,7 ^d	1,29 ^a	20,0 ^e
Acesso 71	ARG	5,7 ^a	7,9 ^a	12,1 ^a	16,5 ^b		4 ^c	24,7 ^h	11,90 ^{dA}	7,63 ^{eA}	7,93 ^{eA}	9,03 ^{bA}	98 ^{dA}	91 ^{bB}	40,5 ^c	1,27 ^a	18,1 ^e
Acesso 72	ARG	2,6 ^b	6,3 ^b	7,9 ^c	9,9 ^b	16,73 ^d	5 ^a	34,6 ^d	16,90 ^{eA}	10,50 ^{dB}	10,67 ^{aA}	12,10 ^{aA}	113 ^{bA}	100 ^{aB}	47,8 ^b	1,61 ^a	23,1 ^c
Acesso 73	ARG	4,9 ^a	8,1 ^a	11,3 ^b	15,4 ^b		4 ^c	35,6 ^d	17,00 ^{eA}	15,53 ^{eA}	7,86 ^{eA}	9,20 ^{bA}	88 ^{eA}	83 ^{dA}	35,4 ^d	1,27 ^a	24,0 ^c
Acesso 74	ARG	3,5 ^b	5,5 ^b	11,7 ^b	13,6 ^b	20,5 ^b	4,66 ^a	34,4 ^d	19,03 ^{eA}	15,90 ^{eA}	7,87 ^{eA}	7,70 ^{bA}	85 ^{fA}	76 ^{eB}	34,5 ^e	1,29 ^a	23,2 ^c
Acesso 75	ARG	6,1 ^a	9,5 ^a	12,8 ^a	19,7 ^a		4 ^c	32,5 ^e	18,23 ^{eA}	19,80 ^{bA}	8,27 ^{eA}	8,90 ^{bA}	82 ^{fA}	73 ^{eB}	41,1 ^c	1,22 ^b	24,2 ^c
Acesso 76	ARG	2,4 ^b	6,2 ^b	10,9 ^b	18,3 ^a		4 ^c	29,7 ^f	12,33 ^{dA}	12,10 ^{dA}	7,80 ^{cB}	9,70 ^{aA}	98 ^{dA}	88 ^{eB}	46,7 ^b	1,31 ^a	17,8 ^e
Acesso 77	ARG	4,3 ^a	9,1 ^a	12,6 ^a	20,5 ^a		4 ^c	37,7 ^c	19,63 ^{eA}	15,13 ^{eA}	7,53 ^{eA}	8,67 ^{bA}	88 ^{eA}	80 ^{dB}	44,1 ^c	1,26 ^a	20,4 ^d
Acesso 78	ARG	4,3 ^a	7,6 ^b	11,5 ^b	17,5 ^b		4 ^c	28,3 ^g	13,00 ^{dA}	10,67 ^{dA}	8,83 ^{bA}	9,87 ^{aA}	83 ^{fA}	76 ^{eB}	45,9 ^b	1,22 ^b	23,7 ^c
Acesso 79	ARG	2,0 ^b	4,1 ^b	8,3 ^c	11,3 ^b	20,07 ^c	5 ^a	34,4 ^d	17,03 ^{eA}	13,20 ^{dA}	7,73 ^{cB}	9,17 ^{bA}	93 ^{eA}	88 ^{eB}	42,7 ^c	1,22 ^b	22,5 ^d
Acesso 81	ARG	4,3 ^a	6,1 ^b	9,9 ^c	14,7 ^b	19,47 ^c	4,66 ^a	31,1 ^f	15,03 ^{dA}	10,80 ^{dA}	7,67 ^{cB}	9,83 ^{aA}	98 ^{dA}	91 ^{bB}	40,1 ^c	1,21 ^b	22,5 ^d
Acesso 82	ARG	3,3 ^b	6,6 ^b	11,7 ^b	18,3 ^a		4,33 ^b	33,7 ^e	17,43 ^{eA}	13,47 ^{dA}	8,40 ^{bA}	8,90 ^{bA}	94 ^{dA}	86 ^{eB}	37,3 ^d	1,29 ^a	22,5 ^d
Acesso 83	ARG	3,3 ^b	7,6 ^b	11,7 ^c	16,8 ^b		4,33 ^b	27,2 ^g	10,17 ^{eA}	10,10 ^{eA}	9,33 ^{bA}	9,97 ^{aA}	88 ^{eA}	81 ^{dB}	54,1 ^a	1,31 ^a	22,7 ^c
Acesso 84	ARG	4,8 ^a	4,8 ^b	10,3 ^c	14,1 ^b	19,05 ^c	4,33 ^b	29,4 ^f	11,63 ^{dA}	13,23 ^{dA}	7,73 ^{eA}	8,17 ^{bA}	94 ^{dA}	85 ^{eB}	44,7 ^c	1,26 ^a	20,6 ^d
Acesso 85	ARG	4,8 ^a	7,2 ^b	12,1 ^a	18,3 ^a		4 ^c	26,5 ^h	11,57 ^{dA}	5,77 ^{eA}	6,87 ^{cB}	8,17 ^{bA}	98 ^{dA}	91 ^{bB}	42,9 ^c	1,33 ^a	20,2 ^e
Acesso 86	ARG	3,8 ^b	7,3 ^b	11,7 ^b	19,5 ^a		4 ^c	27,7 ^g	10,90 ^{eA}	9,57 ^{eA}	7,60 ^{eA}	8,63 ^{bA}	98 ^{dA}	90 ^{bB}	47,2 ^b	1,10 ^b	20,8 ^d
Acesso 87	FRA	3,4 ^b	8,3 ^a	11,3 ^b	16,9 ^b		4 ^c	25,1 ^h	11,57 ^{dA}	7,57 ^{eA}	7,47 ^{cB}	9,67 ^{aA}	105 ^{eA}	91 ^{bB}	43,7 ^c	1,19 ^b	17,9 ^e

continuação APÊNDICE 4. Genótipos utilizados, país de origem, comprimento dos entrenós (1, 2, 3, 4 e 5), número de nós (NN), comprimento do pedúnculo (CP), exserção do pedúnculo (EX) e comprimento da espiga (CE) avaliados em Passo Fundo (Brasil) em 2021, exserção do pedúnculo (EP) e comprimento da espiga (CE) avaliados em Chacabuco (Argentina) em 2021, dias até a antese (DAA) avaliados em Passo Fundo em 2020 e 2021, número de grãos por espiga (GE) e largura (LFB) e comprimento (CFB) da folha bandeira avaliados em Passo Fundo, Brasil, em 2021.

Acesso 90	FRA	3,1 ^b	4,8 ^b	9,0 ^c	12,4 ^b	16,7 ^d	4,66 ^a	25,5 ^h	10,17 ^{eA}	9,43 ^{eA}	7,93 ^{cA}	9,73 ^{aA}	105 ^{cA}	91 ^{bB}	56,5 ^a	2,71 ^a	18,6 ^c
Acesso 92	FRA	3,0 ^b	6,7 ^b	12,3 ^a	17,3 ^b		4 ^c	22,6 ⁱ	5,17 ^{fA}	7,27 ^{eA}	9,13 ^{bA}	10,80 ^{aA}	102 ^{dA}	98 ^{aA}	55,5 ^a	1,54 ^a	21,1 ^d
Acesso 95	FRA	5,2 ^a	7,5 ^b	10,5 ^b	15,7 ^b		4,33 ^b	22,3 ⁱ	9,63 ^{eA}	8,07 ^{eA}	7,87 ^{eB}	9,93 ^{aA}	124 ^{aA}	92 ^{bB}	40,3 ^c	1,16 ^b	20,2 ^e
Acesso 97	EUA	6,2 ^a	11,0 ^a	14,6 ^a	19,3 ^a		4 ^c	30,8 ^f	13,83 ^{dA}	15,23 ^{cA}	7,87 ^{eA}	8,53 ^{bA}	108 ^{cA}	97 ^{aB}	41,7 ^c	1,23 ^b	17,8 ^e
Acesso 98	EUA	3,1 ^b	5,6 ^b	9,4 ^c	12,9 ^b		4,33 ^b	23,0 ⁱ	12,73 ^{dA}	12,60 ^{dA}	7,60 ^{cA}	8,33 ^{bA}	81 ^{fA}	74 ^{eB}	35,0 ^d	1,18 ^b	19,3 ^e
Acesso 99	EUA	4,5 ^a	7,9 ^a	12,5 ^a	17,4 ^b		4,33 ^b	25,2 ^h	14,17 ^{dB}	21,83 ^{bA}	9,53 ^{bA}	9,97 ^{aA}	116 ^{bA}	86 ^{cB}	44,3 ^c	1,27 ^a	18,3 ^e
Acesso 100	EUA	4,5 ^a	7,7 ^b	11,5 ^b	17,1 ^b		4 ^c	31,3 ^f	16,67 ^{cA}	12,47 ^{dA}	8,13 ^{cA}	9,20 ^{bA}	93 ^{eA}	76 ^{eB}	36,2 ^d	1,17 ^b	22,8 ^c
Acesso 101	EUA	5,5 ^a	7,5 ^b				2 ^d	10,7 ^j	1,03 ^{fA}	6,93 ^{eA}	5,33 ^{cB}	8,03 ^{bA}	87 ^{fA}	76 ^{eB}	30,4 ^f	0,80 ^b	15,3 ^e
Acesso 102	MÉX	3,4 ^b	8,0 ^a	12,7 ^a	17,5 ^b		4,33 ^b	29,2 ^g	14,23 ^{dA}	12,57 ^{dA}	8,27 ^{cA}	8,67 ^{bA}	86 ^{fA}	76 ^{eB}	40,5 ^c	1,30 ^a	22,3 ^d
Acesso 103	MÉX	4,1 ^b	8,4 ^a	13,2 ^a	18,4 ^a		3,66 ^c	35,3 ^d	14,23 ^{dA}	16,73 ^{cA}	9,00 ^{bB}	10,97 ^{aA}	82 ^{fA}	75 ^{eB}	36,3 ^d	1,49 ^a	23,2 ^c
Acesso 104	BOL	4,8 ^a	6,6 ^b	10,3 ^c	17,3 ^b		4 ^c	32,5 ^e	18,37 ^{cA}	16,23 ^{cA}	7,87 ^{eB}	9,30 ^{bA}	86 ^{fA}	72 ^{eB}	39,2 ^d	1,04 ^b	21,3 ^d
Acesso 105	CAN	4,3 ^a	7,9 ^a	12,5 ^a	17,5 ^b		4 ^c	37,7 ^c	23,10 ^{bA}	21,30 ^{bA}	7,33 ^{cB}	10,10 ^{aA}	86 ^{fA}	74 ^{eB}	33,2 ^e	1,38 ^a	22,8 ^c
Acesso 106	CHI	3,9 ^b	7,3 ^b	12,7 ^a	18,7 ^a		3,66 ^c	28,9 ^g	11,60 ^{dA}	13,47 ^{dA}	8,40 ^{bA}	9,90 ^{aA}	83 ^{fA}	73 ^{eB}	50,1 ^b	1,21 ^b	24,4 ^c
Acesso 107	LRA	4,6 ^a	7,7 ^b	12,2 ^a	15,9 ^b	19,6 ^c	4,66 ^a	38,3 ^c	22,57 ^{bA}	16,17 ^{cB}	8,27 ^{cB}	10,27 ^{aA}	89 ^{eA}	82 ^{dB}	32,9 ^e	1,30 ^a	27,6 ^c
Média		4,04	7,8	12,0	18,0	20,51	4,14	31,46	15,36 ^A	13,27 ^B	8,12 ^B	9,21 ^A	89 ^A	80 ^B	38,5	1,25	22,3
CV %		1,04	1,54	1,52	2,45	2,37	8,02	5,36	20,51	18,27	10,37	8,93	2,52	4,60	7,95	0,15	2,51

País de origem: BRA – Brasil; ARG – Argentina; CHI – China; FRA – França; EUA – Estados Unidos da América; MÉX – México; BOL – Bolívia; CAN – Canadá; LRA – Landrace. Valores seguidos com mesma letra minúscula na coluna e maiúscula na linha (apenas caracteres: EP_PF_2021 x EP_CH_2021; CE_PF_2021 x CE_PF_2021; Floração_PF_2020 x Floração_PF_2020) não diferem estatisticamente pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade.

APÊNDICE 5. Análise de variância para os caracteres comprimento do primeiro e segundo entrenós, comprimento do pedúnculo (CP), número de nós (NN), número de grãos por espiga (GE), largura e comprimento da folha bandeira (FB) em um conjunto de 179 genótipos de trigo hexaploide avaliado em Passo Fundo em 2021. Porto Alegre, RS, 2022.

Causas da variação	GL	Quadrado médio						
		1º entrenó	2º Entrenó	CP	NN	GE	Larg. FB	Comp. FB
Genótipo	178	3,2627 ***	1343 ***	86,086 ***	0,34752 ***	68,611***	0,0344 ***	18,972 ***
Bloco	2	6,0834	10,030	1,598	0,72067	6,870	1,1741 ***	32,527
Resíduo	356	1,9222	3,9017	3,067	0,11018	9,361	0,0158	4,634
Total	536							
CV (%)		34,3	25,3	5,57	8,02	7,95	10,15	9,64

GL = Graus de liberdade. Significância estatística pelo teste F: *** p<0,0001.

APÊNDICE 6. Análise de variância para os caracteres comprimento do terceiro e quarto entrenós em um conjunto de 178 genótipos de trigo hexaploide avaliado em Passo Fundo em 2021. Porto Alegre, RS, 2022.

Causas da variação	Graus de liberdade	Quadrado médio	
		Terceiro entrenó	Quarto entrenó
Genótipo	177	6,9580***	17,8674***
Bloco	2	2,0496	10,3571
Resíduo	354	2,4419	6,3161
Total	533		
CV (%)		13	14

Significância estatística pelo teste F: *** p<0,0001.

APÊNDICE 7. Análise de variância para o caráter comprimento do quinto entrenó em um conjunto de 25 genótipos de trigo hexaploide avaliado em Passo Fundo em 2021. Porto Alegre, RS, 2022.

Causas da variação	Graus de liberdade	Quadrado médio
Genótipo	24	16,8639***
Bloco	2	1,5765
Resíduo	48	1,1292
Total	74	
CV (%)		5,18

Significância estatística pelo teste F: *** p<0,0001.

APÊNDICE 8. Análise de variância para os caracteres dias até a antese, exserção do pedúnculo e comprimento da espiga em um conjunto de 179 genótipos de trigo hexaploide avaliado em dois anos (Passo Fundo em 2020 e Passo Fundo em 2021). Porto Alegre, RS, 2022.

Causas de Variação	Graus de Liberdade	Quadrado médio		
		Dias até a antese	Exserção do pedúnculo	Comprimento da espiga
Genótipo	178	222,8***	95,01***	2,77***
Local	1	19667,8***	1175,49***	320,39***
Bloco/local	4	159,9***	40,47***	3,04**
Genótipo*local	178	23,9***	15,86***	0,90**
Resíduo	712	9,2	7,90	0,69
CV (%)		3,58	19,4	9,61

Significância estatística pelo teste F: **e *** $p < 0,005$ e $< 0,0001$, respectivamente.

7 ANEXO

ANEXO 1. Dados pluviométricos mensais (mm) de Passo Fundo (Brasil) em 2020 e 2021 e Chacabuco (Argentina) em 2021.

	Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez
Passo Fundo*/2020	226,7	84,8	19,2	40,6	141,2	213,3	273,7	96,8	127,1	47,4	127,1	130,6
Passo Fundo*/2021	210,2	74,4	172,8	10,8	136,6	188,2	34,7	74,7	202	172,5	44,4	34,3
Normal Climatológica de Passo Fundo (1991-2020)	173,7	146,9	137,3	140,2	153,5	158,1	166,7	130,8	165,5	239,4	160,1	162,2
Junín/2021**	83,3	38,9	50,8	100	81,7	2,8	13	50	57	53	84,7	28,9
Normal Climatológica de Junín (1981-2010)	132,3	118,8	133,2	109,1	61,2	26,8	31,5	32,4	55,3	122,8	110,7	110

* Estação meteorológica de Passo Fundo/BR é localizada a aproximadamente 4 km a sudoeste da estação experimental da Biotrigo Genética.

**Junín é uma cidade localizada no noroeste da província de Buenos Aires, Argentina, e possui a estação meteorológica mais próxima, a 52 km de distância a oeste da cidade de Chacabuco/AR.