

Efeitos da heterose e endogamia em caracteres de importância agrônômica em trigo

Ivandro Bertan¹, Fernando Irajá Félix de Carvalho², Antonio Costa de Oliveira², José Antonio Gonzalez da Silva², Giovani Benin³, Irineu Hartwig¹, Douglas André Mallmann Schmidt⁴, Igor Pirez Valério⁴, Daniel Rosa da Fonseca⁵, Gustavo da Silveira⁵

RESUMO

O conhecimento da manifestação da heterose e a redução no vigor devido à endogamia representam informações úteis aos melhoristas, por contribuir para a determinação das melhores combinações híbridas que serão base na seleção de genótipos superiores. Dessa forma, o objetivo deste trabalho foi estimar a heterose e a perda de vigor decorrentes da endogamia e indicar quais os cruzamentos que poderão ser empregados em futuros programas de melhoramento genético. O experimento foi conduzido em 2005, na área experimental do Centro de Genômica e Fitomelhoramento da Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Universidade Federal de Pelotas, RS. Foram realizados cruzamentos entre seis genótipos de trigo: ICA5, ICA7, BRS177, BRS208, IPR110 e CD111, que resultaram em 15 distintos cruzamentos. Foram avaliados os caracteres ciclo vegetativo, estatura de planta, número de filhotes férteis, número de grãos por espiga, massa de mil grãos e produção de grãos por planta. Em todos os caracteres estudados, os efeitos específicos de cruzamento foram determinantes na expressão de distintos níveis de heterose. Já em relação à endogamia, quanto maior a heterose em F_1 mais intensas são as perdas de vigor com o avanço para a geração F_2 ; contudo, é esperada maior frequência de classes fenotípicas que possivelmente determinam maior oportunidade de seleção de genótipos superiores. Cruzamentos como BRS 208 x CD 111 produzem elevada heterose, independentemente da geração avaliada, e são indicados para seleção de progênies objetivando o incremento da produtividade de grãos em trigo.

Palavras-chave: *Triticum aestivum* L., vigor híbrido, depressão endogâmica.

ABSTRACT

Effects of heterosis and endogamy on agronomic important traits in wheat

Knowledge on the expression levels of heterosis and inbreeding depression are useful to help breeders choose the best hybrid combinations which will serve as the basis for the selection of superior genotypes. Thus, the objective of this work was to estimate heterosis and vigor loss due to inbreeding and indicate which crosses are promising for breeding programs. The experiment was carried out in 2005, at the experimental area belonging to the Genomic and Phyto-improvement Center of the Eliseu Maciel Agronomy Faculty, Federal University of Pelotas, RS- Brazil. Six genotypes were used for crossings: ICA5, ICA7, BRS177, BRS208, IPR110 and CD111, resulting in 15 populations. The following traits were evaluated: vegetative cycle, plant height, number of fertile tillers, number of grains per spike,

Recebido para publicação em dezembro de 2007 e aprovado em novembro de 2009

¹ Engenheiros-Agrônomos, Doutores. Universidade Federal de Pelotas, Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Departamento de Fitotecnia, Campus Universitário, 96010-300, Capão do Leão, Rio Grande do Sul, Brasil. ivandro.bertan@syngenta.com, irineu.hartwig@syngenta.com.

² Engenheiros-Agrônomos, Ph. Doctor. Universidade Federal de Pelotas, Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Departamento de Fitotecnia, Campus Universitário, 96010-300, Capão do Leão, Rio Grande do Sul, Brasil. carvalho@ufpel.tche.br, acostol@terra.com.br, jagsfaem@yahoo.com.br.

³ Engenheiro-Agrônomo, Doutor. Universidade Tecnológica Federal do Paraná, Ministério da Educação, Campus Pato Branco, Via do Conhecimento, Km 1, 85503-390, Pato Branco, Paraná, Brasil. benin@utfpr.edu.br.

⁴ Engenheiros-Agrônomos, Mestres. Universidade Federal de Pelotas, Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Departamento de Fitotecnia, Campus Universitário, 96010-300, Capão do Leão, Rio Grande do Sul, Brasil. douglas@brasmxgenetica.com.br, igorvalerio@gmail.com.

⁵ Estudantes do Curso de Agronomia. Universidade Federal de Pelotas, Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Departamento de Fitotecnia, Campus Universitário, 96010-300, Capão do Leão, Rio Grande do Sul, Brasil. danielfonseca30@yahoo.com.br, gustavodasilveira.faem@gmail.com.

weight of a thousand grains and grain yield per plant. Crossing specific effects were significant for all studied traits, contributing to the expression of distinct heterosis levels. Regarding inbreeding depression, it was observed that the higher the heterosis at the F_1 generation, the higher the vigor loss when advancing to the F_2 generation. However, it is expected a higher frequency of phenotypic classes which would allow the selection of superior genotypes. Crosses such as BRS 208 x CD 111 produced high heterosis, regardless the evaluated generation, and can be indicated for the selection of progenies aiming to increase grain yield in wheat.

Key Words: *Triticum aestivum* L., hybrid vigor, inbreeding depression.

INTRODUÇÃO

As informações a respeito do potencial genético dos genitores envolvidos em cruzamentos artificiais representam forte ferramenta ao melhorista para intensificar a variabilidade, de modo a direcionar seus esforços em populações elite de seleção com maior possibilidade de prospecção de genótipos superiores. Os estudos dialélicos se destacam para essa finalidade, por fornecerem resultados de elevada precisão e, principalmente, por possibilitarem a estimativa da heterose e contribuir para o entendimento dos efeitos gênicos envolvidos na expressão dos caracteres de interesse.

Atualmente, a exploração da heterose é mais empregada em espécies de fecundação cruzada (alógamas), em que a expressão máxima dos caracteres agrônômicos é de interesse na formação de híbridos, que são diretamente disponibilizados aos agricultores. Nessas espécies, a endogamia favorece a perda de vigor, devido ao aumento da frequência de alelos recessivos homocigotos que resultam em combinações genotípicas deletérias, o que é denominado de depressão endogâmica. Na maioria dos casos, a redução dos caracteres pelos efeitos da depressão endogâmica é tão drástica que chega inviabilizar a exploração econômica da cultura (Carr & Dudash, 2003; Simon *et al.*, 2004).

Em espécies autógamas, o conhecimento da manifestação do vigor híbrido representa para o melhorista a maior possibilidade de recombinação de alelos distintos, acarretando em maior amplitude de classes genotípicas que serão obtidas na população básica de seleção (geração F_2). Entretanto, a elevada heterose é indicativo da presença de elevado número de alelos dominantes nos locos em heterocigose na geração F_1 , o que possivelmente resulta em maior recombinação gênica e reflete, dessa forma, em maior possibilidade de recuperação de genótipos superiores por meio da seleção. Além disso, como o avanço das gerações permite reduzir os efeitos genéticos não aditivos, aumentando ainda mais a possibilidade de êxito na seleção de novas constituições genéticas superiores. Portanto, em autógamas a endogamia resulta unicamente na per-

da de vigor nas gerações iniciais, principalmente em F_2 e F_3 (Allard, 1999; Alam *et al.*, 2004; Joshi *et al.*, 2004), fato esse que não deve ser visto como desvantagem, pois ocasiona a formação de diferentes classes genotípicas, dominantes e recessivas e que aumenta a possibilidade de seleção de indivíduos distintos geneticamente.

No início do processo evolutivo das espécies autógamas, é possível que a seleção natural tenha atuado fortemente sobre a permanência de alelos deletérios dentro da população, visto que a ausência de seleção artificial favorece os indivíduos competitivos e não aqueles mais prolíferos (Feldman, 1986). É por esse motivo que na maioria das espécies autógamas verifica-se a presença de plantas vigorosas, mesmo sendo homocigotas, determinando que a endogamia presente resulte em praticamente nula depressão endogâmica.

Apesar da exploração da heterose ser praticamente exclusiva de espécies de fecundação cruzada, nas de autofecundação, como o trigo, ocorreram fortes iniciativas na década de 1970 para programar do cultivo de híbridos, porém com uma ocupação restrita na área total cultivada. Isso provavelmente teve como causa principal a dificuldade inerente ao processo de produção de sementes e manutenção das linhas básicas para formação dos híbridos. Além disso, era necessário forte conhecimento em genética e melhoramento para a utilização de técnicas peculiares como a macho-esterilidade, agentes químicos de hibridação, gameticidas bem como os redutores de crescimento. Nos últimos anos, pesquisas realizadas com trigo evidenciam grandes oportunidades para o aprimoramento dessa tecnologia em que foram constatados rendimentos de grãos cerca de 60% superior aos genitores empregados nos cruzamentos (Mahajan *et al.*, 1999; Farooq & Khaliq, 2004; Singh *et al.*, 2004). Esses fatores são indicadores que oportunizam determinar a real viabilidade da contribuição dos híbridos nessa espécie, e quando o objetivo não for a exploração da heterose, é extremamente importante o entendimento dos efeitos que a endogamia pode exercer no processo de seleção com o avanço das gerações até que os caracteres de interesse sejam fixados.

Dessa forma, o objetivo deste trabalho foi estimar, mediante cruzamento dialélico, a heterose e a perda de vigor decorrentes da endogamia (PV) e indicar cruzamentos promissores para serem empregados em programas de melhoramento, a fim de maximizar a obtenção do ganho genético por meio da seleção de caracteres de interesse agrônômico em trigo.

MATERIAL E MÉTODOS

O presente trabalho foi conduzido no Centro de Genômica e Fitomelhoramento (CGF) da Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel (FAEM), Universidade Federal de Pelotas (UFPEL), RS. Foram realizados cruzamentos entre seis genótipos de trigo indicados para cultivo na região Sul do Brasil, os quais são: ICA5, ICA7, BRS177, BRS208, IPR110 e CD111. Inicialmente, no ano de 2004 o experimento foi realizado em casa de vegetação direcionando cruzamentos artificiais com base no modelo dialélico completo, sem os recíprocos, resultando em 15 combinações híbridas. No mesmo ano, uma amostra das sementes F_1 de cada cruzamento foi semeada em casa de vegetação, visando ao avanço de geração. As sementes remanescentes foram estocadas em câmara fria com temperatura em torno de 5 °C e umidade relativa do ar em torno de 45%.

No ano de 2005, as sementes F_1 e F_2 foram semeadas a campo na área experimental do Centro Agropecuário da Palma (CAP), Capão do Leão/RS, incluindo também seus respectivos genitores. O delineamento experimental adotado foi o de blocos completos casualizados, com três repetições. Para as populações F_1 e genitores, a parcela experimental foi composta de 10 plantas, cultivadas em uma linha de 3 m de comprimento, com espaçamento de 0,3 m entre plantas e entre linhas, com linhas de borda semeada nas laterais de cada bloco e nas mesmas condições de espaçamento. Nas populações F_2 cada parcela foi composta de 50 plantas, cultivadas em cinco linhas de mesmo espaçamento, também com linhas de bordas semeadas entre cada parcela e nas mesmas condições de espaçamento. A adubação de base foi de 100 kg ha⁻¹ de NPK (5-20-20), aplicados na linha de semeadura, e mais 60 kg ha⁻¹ de nitrogênio, aplicado em cobertura no início do afileamento. O controle de ervas daninhas foi realizado com capina manual, e o combate de formigas cortadeiras, com a aplicação de iscas granuladas. O controle de pragas e moléstias foi efetuado de acordo com as indicações técnicas da cultura do trigo (Comissão Sul Brasileira de Pesquisa de Trigo, 2004).

A campo, foram mensurados os caracteres ciclo vegetativo (CV) no período compreendido da emergência das plântulas até a antese, em dias e estatura de planta (EP), pelo comprimento do colmo, em centímetros, desde a superfície do solo até o ápice da inflorescência, excluindo

do as aristas. Em laboratório, foram determinados os seguintes caracteres: produção de grãos por planta (PG P⁻¹), obtido pela pesagem da produção de grãos das plantas trilhadas individualmente, em gramas; número de afilhos férteis (NAF), por meio da contagem do número de afilhos de cada planta individualmente; número de grãos por espiga (NG E⁻¹), contado na espiga principal de cada planta; e massa de mil grãos (MMG), obtida mediante o peso dos grãos da espiga principal e extrapolado para mil unidades, em gramas.

Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância conjunta das duas gerações avaliadas. A estimativa de heterose foi realizada com base no modelo:

$$H_1(\%) = [(\bar{F}_1 - \overline{MP}) / \overline{MP}] * 100$$

em que: H_1 = heterose em relação à média dos genitores;

\bar{F}_1 = média do híbrido; e \overline{MP} = média dos genitores $\frac{(P_1 + P_2)}{2}$.

Esse modelo é semelhante ao inicialmente proposto por Matzinger *et al.* (1962) e descrito por Gardner & Eberhart (1966). A significância estatística do valor da heterose relativa à média dos genitores foi verificada por meio do teste "t", em cada caráter avaliado, associada a (j-1) (i-1) graus de liberdade, de acordo com a fórmula:

$$t = \frac{\bar{F}_1 - \overline{MP}}{\sqrt{\frac{3QMR}{3r}}}$$

em que: t = estatística t para avaliação da significância da heterose relativa à média dos genitores; QMR = quadrado médio do resíduo; e r = número de repetições.

O cálculo da perda de vigor pelos efeitos da endogamia foi realizado com base na fórmula de depressão endogâmica, levando em consideração o desempenho médio das populações nas gerações F_1 e F_2 . Esse modelo foi inicialmente desenvolvido por Gardner (1965) e descrito em detalhes por Vencovsky & Barriga (1992):

$$Dp(\%) = [PV] = \left[\frac{(S_{oi} - S_{li})}{S_{oi}} \right] * 100$$

em que: Dp = depressão endogâmica em percentagem, PV = perda de vigor, S_{oi} = média do caráter na geração F_1 ; e S_{li} = média do caráter na geração F_2 .

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Na Tabela 1 está o resumo da análise de variância das gerações fixas (F_1 e genitores) e segregantes (F_2), bem como a amplitude de variação observada nos seis caracteres avaliados. Os quadrados médios (QMT) individuais das gerações F_1 e F_2 evidenciaram diferenças ($P < 0,05$) na maioria dos caracteres, exceto número de afilhos férteis (NAF) e produção de grãos por planta (PG P⁻¹) na geração F_1 . De modo geral, é visível a existência de variabilidade entre as constituições genéticas testadas (popula-

ções e genitores), e essas diferenças estão presentes nas duas gerações. A ausência de diferenças em NAF e PG P⁻¹ pode ter por base a elevada participação de efeitos de ambiente, pois estes caracteres normalmente são controlados por vários genes de reduzida participação na expressão do fenótipo, o que torna necessário aumentar o tamanho das populações para incrementar a precisão das estimativas desses caracteres. Foi confirmada também a presença de interação entre as populações fixas (F₁) e segregantes (F₂) dos caracteres ciclo vegetativo (CV) e massa de mil grãos (MMG), indicando, dessa forma, a necessidade de desdobramento dessas interações pela decomposição em seus efeitos simples. Esses resultados estão de acordo com os observados por Joshi *et al.* (2004), em que foi verificado que o desempenho de 45 combinações híbridas de trigo não foi constante em função do avanço da geração F₁ para F₂. Esse fato demonstra que os efeitos provenientes do avanço de geração são determinados especificadamente pela constituição genética dos genitores envolvidos nos cruzamentos. Já em relação aos demais caracteres avaliados no presente estudo (EP, NAF, NG P⁻¹ e PG P⁻¹), não houve interação entre F₁ e F₂, de modo que o comportamento similar entre as duas gerações indica previsibilidade destes caracteres quando os genitores empregados no estudo forem utilizados em cruzamentos.

A amplitude de variação entre os valores máximos e mínimos verificados em cada caráter evidenciou forte dispersão, o que também é indicativo da existência de variabilidade genética entre as populações em estudo. A amplitude verificada em F₁ permite destacar exclusivamente a variação existente entre as populações, determinando a presença de genitores que, quando combinados, evidenciam maior ou menor vigor para o caráter. Já em F₂, em virtude da segregação gênica, os valores têm por base as

diferenças genéticas entre e dentro das distintas populações testadas. Pode ser verificado que ocorreu decréscimo nos valores máximos nos caracteres NAF, NG E⁻¹, MMG e PG P⁻¹ com o avanço da geração, indicando a presença de genes complementares distribuídos entre os genitores na maximização de resposta da geração F₁ e a redução do vigor pelo incremento da homozigose. Entretanto, para CV e EP essa tendência não foi verificada, devido, provavelmente, aos seus caracteres serem expressos por poucos genes de grande efeito no fenótipo; consequentemente, com menor amplitude em razão das menores classes de recombinação. Essas inferências, bem como as demais realizadas neste trabalho, são precedidas de boa precisão experimental, uma vez que os coeficientes de variação foram de baixa magnitude para a maioria dos caracteres. Entretanto, o NAF com 18,90% na geração F₁ e o PG P⁻¹ com 20,88% em F₁ e 20,81% em F₂ indicaram os maiores valores de coeficiente de variação, determinando a necessidade de maior controle das técnicas experimentais, o que pode também ser alcançado pelo aumento do número de repetições e, no caso da geração F₂, pelo incremento no número de indivíduos a serem avaliados.

Na Tabela 2 estão as médias originais oriundas de três repetições, para os seis genitores e suas respectivas populações nas gerações F₁ e F₂. Para o desempenho dos genitores é interessante ressaltar o genótipo ICA 5, por apresentar valor superior à média do dialelo mais um desvio-padrão para o caráter NG E⁻¹ (47,78), que representa um dos componentes do rendimento de grãos em trigo, e inferior à média menos um desvio padrão para EP (72,15 cm), evidenciando menores índices de perdas pela ocorrência de acamamento das plantas. Em termos fisiológicos, poderia ser esperado que o maior ciclo e estatura de plantas tivesse como consequência uma ele-

Tabela 1. Resumo da análise de variância individual e conjunta das gerações F₁ e F₂ e amplitudes observadas na análise de 15 populações e seis genitores de um cruzamento dialélico completo em trigo, sem os recíprocos. CGF/FAEM-UFPEL, Pelotas, 2006

Fontes de variação	Graus de liberdade	Caracteres ⁽¹⁾ / Quadrado médio de tratamento						
		CV	EP	NAF	NG E ⁻¹	MMG	PG P ⁻¹	
Geração F ₁	20	48,06*	50,26*	21,71	154,96*	149,25*	21,37	
Geração F ₂	20	34,61*	41,63*	15,60*	57,40*	53,97*	27,50*	
F ₁ x F ₂	1	255,48*	387,80	45,79	11,60	722,93*	35,01	
Resíduo	80	7,90	13,17	10,62	20,61	12,88	13,32	
Amplitudes e coeficiente de variação								
Geração F ₁	Amplitude	máx.	105,71	86,63	30,11	54,00	52,31	30,31
		mín.	84,00	61,33	12,00	22,73	23,85	11,01
	Cv (%)	2,90	4,39	18,90	10,45	10,63	20,88	
Geração F ₂	Amplitude	máx.	108,75	87,37	27,00	52,80	44,20	25,86
		mín.	90,38	60,73	13,00	28,17	20,41	8,25
	Cv (%)	2,84	5,15	13,82	12,25	11,32	20,81	

⁽¹⁾ CV - ciclo vegetativo, EP - estatura de planta, NAF - número de afilhos férteis, NG E⁻¹ - número de grãos por espiga, MMG - massa de mil grãos, PG P⁻¹ - produção de grãos por planta e Cv (%) - coeficiente de variação, em porcentagem. (*) valores significativos a 5% de probabilidade, pelo teste F.

vada capacidade fotossintética, resultando em maior produtividade de grãos. Porém, na prática isso normalmente não ocorre, principalmente pela participação dos efeitos bióticos e abióticos, como a ocorrência de pragas, moléstias e acamamento. Isso pode ser confirmado pelos dados do presente estudo, em que não houve concordância no desempenho dos genótipos para os caracteres adaptativos (CV e EP) com o desempenho nos caracteres relacionados à produção de grãos. Como exemplo pode ser citado o genótipo BRS 177, em que a verificação de elevada média para CV não resultou em desempenho superior para a maioria dos caracteres avaliados como componentes da produtividade de grãos. Vale ressaltar ainda que em programas de melhoramento genético de trigo é desejável que se tenha em um único genótipo os caracteres redução do porte de planta e do período vegetativo. Isso ocorre porque existe uma associação entre genótipos de estatura reduzida e os menores índices de acamamento, o que possibilita o aumento na adubação, principalmente nitrogenada, como forma de incrementar o rendimento das lavouras (Cruz *et al.*, 2005). Da mesma maneira, o reduzido ciclo vegetativo proporciona menor período de exposição às pragas e moléstias que afetam a cultura, o que pode diminuir os custos com aplicação de fungicidas e inseticidas. O conhecimento dessas informações pelo melhorista oportuniza o direcionamento mais preciso das hibridações, visto que mesmo apresentando caracteres considerados desejáveis para a cultura do trigo, os genótipos avaliados neste estudo mostraram detrimento para a maioria dos caracteres componentes do rendimento de grãos. Dessa forma, a inclusão de cruzamentos triplos ou compostos pode ser uma estratégia viável na formação de populações que possibilitem indivíduos com elevado potencial nesses caracteres (Carvalho *et al.*, 2003).

Analisando as diferentes combinações específicas (Tabela 2), quatro situações podem ser observadas:

i) - existem populações em que o desempenho na geração F_1 evidencia superioridade em relação às demais populações do dialelo; entretanto, na F_2 a superioridade não é mantida. Por exemplo, no cruzamento ICA 5 x BRS 208, para o caráter $PG P^{-1}$, foi observado em F_1 e F_2 desempenho médio de 22,59 g e 14,13 g de peso, respectivamente. Esse fato possivelmente se deve à elevada capacidade combinatória desses genitores aliados ao maior número de locos em heterozigose no F_1 , proporcionando a expressão do vigor híbrido. Além disso, o reduzido desempenho em F_2 se deve aos efeitos de endogamia pela perda de vigor oriunda do incremento de locos em homozigose;

ii) - as populações na geração F_2 revelam desempenho superior; no entanto, o F_1 não revela superioridade. Isso pode ser verificado no cruzamento BRS 208 x IPR 110 para

o caráter NAF, com médias de 17,19 e 23,58 afilhos para as gerações F_1 e F_2 , respectivamente. Isso confirma a hipótese de que para a maximização da expressão do vigor, além do número de locos em heterozigose no F_1 , é necessário aliar a capacidade de combinação entre os genitores. Dessa forma, o incremento da média no F_2 indica a possível recombinação de locos distintos no F_1 , visto que na média os genitores são similares para o caráter; entretanto o vigor não foi expressivo, devido à reduzida capacidade de combinação existente;

iii) - populações em que tanto o F_1 quanto o F_2 são superiores em relação às demais populações do dialelo, como pode ser observado no cruzamento BRS 177 x CD 111 para o caráter NAF, em que nas duas gerações as médias foram elevadas (23,59 e 25,23). Nesse caso, mostra a reduzida perda de vigor pela endogamia, possivelmente pela presença de alelos similares entre os dois genitores do cruzamento, fato reforçado por evidenciarem as maiores médias no caráter (BRS 177 = 23,31 e CD 111 = 20,09); e

iv) - populações em que tanto o F_1 quanto o F_2 evidenciam inferioridade. Para esse caso, observando o cruzamento ICA 7 x IPR 110, para o caráter NAF, é constatado que ambas as gerações tiveram simultaneamente desempenho inferior em relação às demais populações do dialelo, indicando reduzida capacidade combinatória aliada à pequena perda de vigor decorrente da endogamia, provavelmente pela presença de locos similares entre os genitores para esse caráter (Tabela 2).

Comportamentos distintos em populações de trigo avaliadas nas gerações F_1 e F_2 também foram observados por Joshi *et al.* (2004). O estudo realizado por estes autores evidenciou maior número de populações com superioridade na geração F_1 em relação à F_2 . Poucos cruzamentos (13 de um total de 45 avaliados) tiveram resultados superiores nas duas gerações, demonstrando que a existência de heterose em F_1 esteve, na maioria das vezes, acompanhada de perda de vigor com o avanço da homozigose. Esse fato também foi verificado no presente estudo, em que num total de 15 cruzamentos avaliados, três se mostraram superiores em F_1 e somente um em F_2 . Desta maneira, fica constatada a existência de perda de vigor em trigo decorrente da endogamia, devendo o melhorista priorizar aquelas combinações mais heteróticas que, mesmo acompanhadas de perdas de vigor nas gerações iniciais, apresentam maior número de classes fenotípicas superiores para seleção. Além disso, esses resultados indicam que a ausência de vigor híbrido em F_1 não fornece parâmetro para descarte de populações, pelo fato de ocorrer casos em que a segregação das distintas classes fenotípicas em F_2 resultar em presença de plantas altamente desejáveis para a utilização nos programas de melhoramento genético.

Tabela 2. Médias de 15 populações e seus respectivos genitores, nas gerações F₁ e F₂, para seis caracteres agronômicos em trigo. CGF/FAEM-UFPel, Pelotas, 2006

Genitores	Caracteres ^(*)											
	CV		EP		NAF		NGE ⁻¹		MMG		PGP ⁻¹	
ICA 5	94,80	72,15 I	17,20	47,78 S	26,38 I	14,47 I						
ICA 7	97,79	75,51	18,97	39,88	35,34	19,87						
BRS 177	103,11 S	81,07 S	23,31 S	40,17	27,69 I	18,77						
BRS 208	97,92	72,72 I	18,15	33,78	36,11	18,53						
IPR 110	93,86	68,78 I	17,67	35,03	37,85	20,28						
CD 111	101,36 S	76,10	20,09	40,49	25,75 I	12,72 I						
Populações	F₁	F₂	F₁	F₂	F₁	F₂	F₁	F₂	F₁	F₂	F₁	F₂
ICA 5 x ICA 7	97,96	100,16	80,78	78,53 S	19,70	20,62	50,29 S	46,51 S	31,63	27,64	20,30	16,82
ICA 5 x BRS 177	99,83	97,81	80,85	80,59 S	21,71	23,88 S	48,23 S	45,30 S	27,66 I	30,06	15,46	22,35 S
ICA 5 x BRS 208	96,97	99,83	79,64	73,88	22,06 S	21,04	31,19 I	37,45	42,66 S	25,50 I	22,59 S	14,13
ICA 5 x IPR 110	88,58 I	96,22	79,17	71,38	19,75	18,83	45,00	42,66	38,02	31,80	20,39	16,18
ICA 5 x CD 111	97,95	99,88	80,90	75,86	20,28	18,50	46,92 S	37,76	25,62 I	24,07 I	15,29 I	11,73 I
ICA 7 x BRS 177	100,24 S	103,51 S	83,03 S	75,86	18,05	21,85	48,54 S	41,96	27,08 I	23,90 I	17,22	16,78
ICA 7 x BRS 208	99,58	104,97 S	81,29	72,94	17,34	21,35	37,06	31,40 I	37,52	34,32	20,68 S	19,33
ICA 7 x IPR 110	90,94	95,45 I	75,08	68,09 I	14,72 I	17,26 I	42,24	45,96 S	35,59	30,30	18,05	14,19
ICA 7 x CD 111	98,98	103,16 S	82,48 S	71,31	19,38	18,67	47,15 S	36,90	31,67	28,69	17,97	10,83 I
BRS 177 x BRS 208	96,31	102,02	79,95	76,58	24,72 S	21,11	24,80 I	41,78	45,72 S	32,52	21,59 S	19,34
BRS 177 x IPR 110	91,90 I	97,92	77,68	71,29	18,12	20,22	39,34	40,62	40,62	34,13	19,12	16,53
BRS 177 x CD 111	97,30	102,26	81,84 S	79,47 S	23,59 S	25,23 S	35,88	39,32	30,50	27,90	16,80	16,82
BRS 208 x IPR 110	89,37 I	98,85	72,39 I	73,92	17,19	23,58 S	28,99 I	44,59 S	47,70 S	29,69	14,00 I	19,63
BRS 208 x CD 111	97,21	99,49	80,00	75,76	17,79	21,90	32,77	36,25	44,23 S	36,33 S	18,95	18,77
IPR 110 x CD 111	91,12 I	92,42 I	73,30	69,22 I	14,55 I	20,26	34,54	37,22	42,61 S	31,37	15,46	18,28
Média geral (μ_i e μ_{ij})	96,33	99,18	77,84	74,33	19,26	20,46	39,53	40,13	35,14	30,35	18,02	16,97
Desvio-padrão	3,91	3,31	3,99	3,64	2,63	2,23	7,01	4,27	6,88	4,10	2,60	2,96

(*) CV - Ciclo vegetativo, EP - Estatura de planta, NAF - Número de grãos por espiga, MMG - Massa de mil grãos e PG P⁻¹ - Produção de grãos por planta, S - superior e I - inferior à média mais um desvio-padrão, μ_i - genitores, μ_{ij} - populações.

Ainda relacionado ao desempenho específico das populações de trigo, é possível indicar combinações promissoras para a utilização em programas de melhoramento. Para o caráter NAF P^{-1} , a maioria dos cruzamentos envolvendo o genótipo BRS177 se destacaram com médias elevadas nas duas gerações (BRS 177 x BRS 208 e BRS 177 x CD 111 na geração F_1 ; ICA 5 x BRS 177 e BRS 177 x CD 111 na geração F_2), indicando que a seleção objetivando incremento no número de filhos pode ser efetuada com êxito nos cruzamentos que incluem esse genitor. Da mesma maneira, a utilização do BRS 208 foi decisiva no incremento do caráter MMG, proporcionando desempenho elevado nas populações, principalmente na geração F_1 . Incrementos do NG E^{-1} também podem ser obtidos priorizando os cruzamentos ICA 5 x ICA 7 e ICA 5 x BRS 177, superiores nas duas gerações, e ICA 7 x IPR 110 e BRS 208 x IPR 110, superiores na geração F_2 . O caráter PG P^{-1} foi o que revelou menor número de cruzamentos superiores em relação à média mais um desvio padrão, evidenciando reduzida variabilidade entre as populações avaliadas, o que pode ser justificado pelo fato de os seis genitores empregados no dialelo representarem constituições genéticas consideradas elites para produtividade de grãos (Comissão Sul-Brasileira de Pesquisa de Trigo, 2005) e que quando combinadas entre si, em cruzamentos, dificultam a obtenção de progênies segregantes transgressivas. Esses resultados são semelhantes aos obtidos em trigo por Farooq & Khaliq (2004), em que o PG P^{-1} também revelou números reduzidos de populações de desempenho superior em um dialelo envolvendo 10 genitores. Em arroz, resultados distintos foram verificados para produção de grãos por panícula, destacando grande número de cruzamentos como promissores para a utilização em programas de melhoramento, principalmente pela possibilidade de recomendação de híbridos diretamente ao cultivo pelos produtores (Alam *et al.*, 2004).

Na Tabela 3 podem ser observadas estimativas de heterose para as gerações F_1 e F_2 , bem como a correspondente redução de vigor decorrente da endogamia. Estas informações são extremamente úteis aos melhoristas de plantas, principalmente por auxiliar na determinação da intensidade da seleção e pelo momento mais apropriado para sua realização (Allard, 1999). No presente estudo, as populações avaliadas apresentaram estimativas de heterose e redução de vigor decorrente da endogamia (PV) variáveis nos distintos caracteres. A maior heterose média entre os cruzamentos foi verificada para MMG, com 15,81% na geração F_1 , e conseqüentemente a maior PV (16,43%). O NAF e o NG E^{-1} não apresentaram PV, sendo a média da geração F_2 superior em relação a F_1 , o que indica maior participação de efeitos gênicos aditivos em relação aos não-aditivos (dominância e/ou epistasia). Para esses

dois caracteres, os valores obtidos podem ser atribuídos à existência de algumas populações com estimativas de heterose positiva, enquanto outras populações revelaram valores negativos, o que torna a heterose média para o caráter de ordem similar nas duas gerações. Contudo, a verificação de cruzamentos com heterose positiva e elevada em determinados cruzamentos permite sua recomendação para a utilização em programas de melhoramento. Nesse caso, as populações de ICA 5 x BRS 208, ICA 5 x IPR 110 e BRS 177 x BRS 208, com elevada heterose para NAF, e ICA 5 x ICA 7, ICA 7 x BRS 177 e ICA 7 x IPR 110 para NG E^{-1} , são recomendadas para promover incremento na produtividade de grãos em trigo.

No caráter PG P^{-1} foi verificada a segunda maior PV, provavelmente resultado da participação indireta do MMG (componente do rendimento de grãos que evidenciou maior PV), tendo os cruzamentos ICA 5 x BRS 208 com 37,44% e ICA 7 x CD 111 com 39,72% sido os que manifestaram a maior redução no caráter. Neste mesmo caráter, as estimativas de heterose variaram de -27,8% a 36,9% na geração F_1 e -33,5 a 34,5% em F_2 , indicando que mesmo havendo decréscimo no desempenho médio das populações avaliadas, existem combinações específicas heteróticas que possibilitam a seleção de plantas transgressivas capazes de incrementar a produtividade de grãos (Tabela 3). Resultados semelhantes foram observados em aveia em experimentos realizados em três locais com populações oriundas de oito cruzamentos, em que a heterose para produção de grãos por planta variou de 19,5 a 50,6% (Cowen & Frey, 1987). Em trigo, o emprego de genitores de elevado potencial de produtividade de grãos em cruzamentos, pelo fato desses possuírem vários genes benéficos para o caráter, os torna praticamente incapazes de expressar heterose (Kam-Morgan *et al.*, 1989). Porém, resultados como o verificado no cruzamento BRS 208 x CD 111 com estimativa de heterose elevada tanto na geração F_1 (21,3%) quanto na F_2 (20,1%) parecem indicar efeito contraditório, visto que mesmo sendo genitores de elevado desempenho individual, evidenciam locos distintos, permitindo complementaridade para o caráter, que provavelmente resultou em elevada frequência de alelos dominantes nas progênies desse cruzamento.

Os valores elevados de heterose para PG P^{-1} , quando ocasionados pelos efeitos gênicos não-aditivos, podem revelar dificuldades para seleção de plantas nas gerações segregantes precoces, uma vez que a dominância e/ou epistasia também são fortes componentes da variância genética e atuam alterando o valor médio do fenótipo durante o processo de condução à homozigose. Entretanto, em espécies autógamas, combinações que expressam elevada heterose em F_1 oferecem maior probabilidade do pesquisador resgatar indivíduos superiores nas gerações segregantes de seleção (Cruz & Regazzi, 2001). Isso evi-

Tabela 3. Heterose nas gerações F₁ e F₂ e depressão endogâmica (Dp) (F₁ - F₂), em porcentagem, de 15 cruzamentos de trigo para seis caracteres agrônômicos. CGF/FAEM-UFPEL, Pelotas, 2006

Cruzamentos	Estatura de planta (EP)			Nº de afilhos férteis (NAF)			Ciclo vegetativo (CV)		
	Heterose		Dp	Heterose		Dp	Heterose		Dp
	F ₁	F ₂		F ₁	F ₂		F ₁	F ₂	
ICA5 x ICA 7	1,7	4,0*	-2,25	9,4*	6,4*	2,79	8,9	14,1*	-4,67
ICA 5 x BRS 177	0,9	-1,1	2,02	5,5*	5,2*	0,31	7,2	17,9*	-9,96
ICA 5 x BRS 208	0,6	3,6*	-2,95	9,9*	2,0	7,23	24,8*	19,0*	4,62
ICA 5 x IPR 110	-6,1*	2,0	-8,62	12,3*	1,3	9,84	13,3	8,0	4,68
ICA 5 x CD 111	-0,1	1,8	-1,97	9,1*	2,3	6,23	8,7	-0,8	8,79
ICA 7 x BRS 177	-0,3	3,0*	-3,36	6,0*	-3,1	8,64	-14,6*	3,3	-21,09
ICA 7 x BRS 208	1,7	7,3*	-5,41	9,7*	-1,6	10,27	-6,6	15,0*	-23,08
ICA 7 x IPR 110	-5,1*	-0,4	-4,96	4,1*	-5,6*	9,31	-19,6*	-5,8	-17,21
ICA 7 x CD 111	-0,6	3,6*	-4,22	8,8*	-5,9*	13,54	-0,8	-4,4	3,68
BRS 177 x BRS 208	-4,2*	1,5	-5,93	4,0*	-0,4	4,22	19,2*	1,8	14,58
BRS 177 x IPR 110	-6,7*	-0,6	-6,55	3,7*	-4,8*	8,22	-11,5	-1,3	-11,59
BRS 177 x CD 111	-4,8*	0,1	-5,10	4,1*	1,1	2,89	8,7	16,3*	-6,94
BRS 208 x IPR 110	-6,8*	3,1*	-10,61	2,3	4,5*	-2,11	-4,0	31,6*	-37,13
BRS 208 x CD 111	-2,4*	-0,2	-2,35	7,5*	1,8	5,29	-6,9	14,5*	-23,10
IPR 110 x CD 111	-6,6*	-5,3*	-1,43	1,2	-4,4*	5,56	-22,9*	7,3	-39,22
Média Geral	2,59	1,49	-4,25	6,50	-0,08	6,15	0,26	9,10	-10,51
Cruzamentos	Nº de grãos por espiga (NG E ⁻¹)			Massa de mil grãos (MMG)			Produção de grãos por Planta (PG P ⁻¹)		
	Heterose		Dp	Heterose		Dp	Heterose		Dp
	F ₁	F ₂		F ₁	F ₂		F ₁	F ₂	
ICA5 x ICA 7	14,7*	6,1	7,52	2,5	-10,4*	12,63	18,2*	2,4	17,14
ICA 5 x BRS 177	9,7*	3,0	6,09	2,3	11,1*	-8,68	-7,0	34,5*	-44,59
ICA 5 x BRS 208	-23,5*	-8,2*	-20,06	36,5*	-18,4*	40,23	36,9*	-14,4	37,44
ICA 5 x IPR 110	8,7*	3,0	5,20	18,4*	-0,9	16,36	17,3*	-6,9	20,65
ICA 5 x CD 111	6,3	-14,4*	19,51	-1,7	-7,6	6,02	12,5	-13,7	23,26
ICA 7 x BRS 177	21,3*	4,8	13,56	-14,1*	-24,1*	11,73	-10,8	-13,1	2,54
ICA 7 x BRS 208	0,6	-14,7*	15,28	5,0	-3,9	8,52	7,7	0,7	6,54
ICA 7 x IPR 110	12,8*	22,7*	-8,81	-2,7	-17,2*	14,87	-10,1	-29,3*	21,39
ICA 7 x CD 111	17,3*	-8,1*	21,73	3,7	-6,1	9,41	10,3	-33,5*	39,72
BRS 177 x BRS 208	-32,9*	13,0*	-68,45	43,3*	1,9	28,86	15,7*	3,7	10,39
BRS 177 x IPR 110	4,6	8,0*	-3,26	23,9*	4,1	15,96	-2,1	-15,3*	13,55
BRS 177 x CD 111	-11,0*	-2,5	-9,59	14,1*	4,4	8,53	6,7	6,8	-0,10
BRS 208 x IPR 110	-15,7*	29,6*	-53,84	29,0*	-19,7*	37,75	-27,8*	1,1	-40,20
BRS 208 x CD 111	-11,7*	-2,4	-10,63	43,0*	17,4*	17,86	21,3*	20,1*	0,91
IPR 110 x CD 111	-8,5*	-1,4	-7,75	34,0*	1,3	26,39	-6,3	10,8	-18,22
Média geral	-0,49	2,57	-6,23	15,81	-4,54	16,43	5,50	-3,07	6,03

* significativamente superior (valores positivos) ou inferior (valores negativos) em relação a média dos genitores do cruzamento pelo teste t.

dência a necessidade de o pesquisador empregar métodos de condução de populações segregantes ajustados ao ambiente de seleção, afim de aumentar a precisão na obtenção de linhagens elites para testes em ensaios de competição e posterior recomendação aos agricultores.

Em relação aos caracteres adaptativos em trigo, o CV indicou heterose expressiva principalmente nos cruzamentos envolvendo o genitor IPR 110, em que os valores negativos acarretaram em elevada contribuição deste genótipo na redução do caráter. Por outro lado, a predominância de estimativas negativas na PV revela que a autofecundação das plantas F₁ resultou em incremento

no CV na geração F₂. Para EP, a estimativa de heterose na geração F₁ revelou valores positivos e significativos para a maioria dos cruzamentos, exceto para IPR 110 x CD 111. Porém, foi verificada PV na maioria das populações, evidenciando que o porte da planta nos cruzamentos de trigo estudados está sob forte influência dos efeitos gênicos não aditivos (Allard, 1999).

A correlação da heterose entre os diferentes caracteres estimada nas gerações F₁ e F₂ (Tabela 4) auxilia na verificação dos possíveis efeitos indiretos que os caracteres exercem uns sobre os outros e que podem estar determinando as diferenças existentes entre as populações avaliadas.

Valores significativos de elevada magnitude foram verificados nas duas gerações entre a PG P⁻¹ e os caracteres EP ($F_1 = 0,70$; $F_2 = 0,60$), NAF ($F_1 = 0,66$; $F_2 = 0,61$) e MMG ($F_1 = 0,48$; $F_2 = 0,63$). Com isso, pode ser constatado que a heterose para PG P⁻¹ é, em grande parte, devido à heterose para EP, NAF e MMG. Excetuando a correlação verificada para EP, esse fato é perfeitamente justificável, pois o número de espigas por unidade de área (no presente estudo é similar ao NAF) e peso médio de grãos (similar ao MMG),

juntamente com o número de grãos por espiga, é a causa do rendimento de grãos em trigo. Outras pesquisas em trigo apontam que a elevada heterose dos caracteres componentes do rendimento de grãos exerce fundamental importância na presença de heterose no caráter (Mahajan *et al.*, 1999; Singh *et al.*, 2004). Esses resultados também estão de acordo com a teoria inicialmente proposta por Grafius (1959), em que é sugerido que não existe atuação de genes de maneira isolada para governar a expressão do rendimento

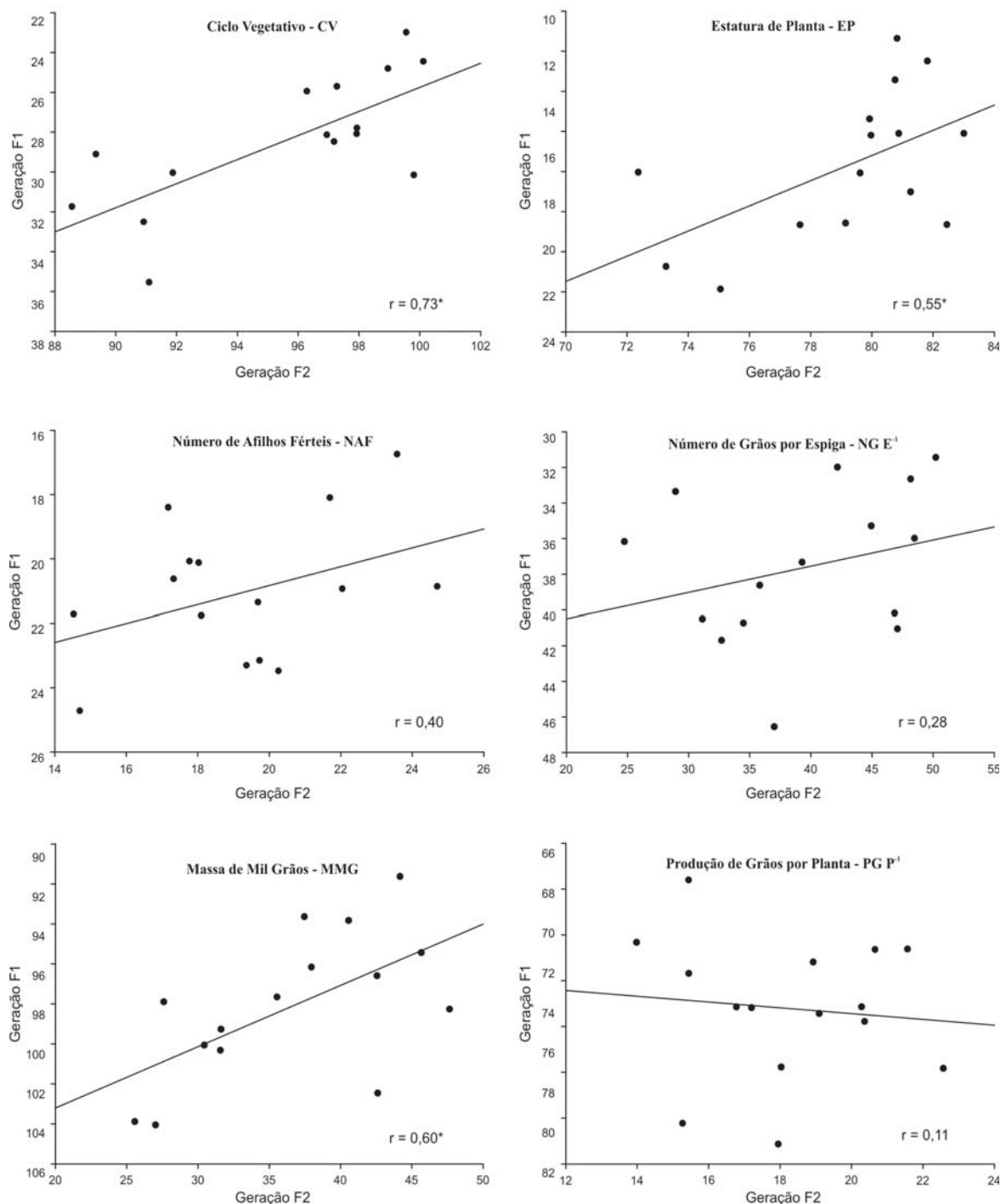


Figura 1. Correlação (r) entre o desempenho das populações na geração F₁ em relação a geração F₂ para seis caracteres agrônômicos do trigo. (*) Valores significativos a 5% de probabilidade, pelo teste t. CGF/FAEM-UFPEl, Pelotas, 2006.

Tabela 4. Estimativa de correlação da heterose entre os caracteres ciclo vegetativo (CV), estatura de planta (EP), número de afilhos férteis (NAF), número de grãos por espiga (NG E⁻¹), massa de mil grãos (MMG) e produção de grãos por planta (PG P⁻¹) na geração F₁ (diagonal superior) e na geração F₂ (diagonal inferior) de trigo (*Triticum aestivum* L.). CGF/FAEM-UFPel, Pelotas, 2006

Caracteres	CV	EP	NAF	NG E ⁻¹	MMG	PG P ⁻¹
CV	-	0,59*	0,32	0,30	-0,45	0,42
EP	0,21	-	0,51*	0,29	-0,24	0,70*
NAF	0,19	0,73*	-	-0,39	0,23	0,66*
NG E ⁻¹	-0,20	0,04	0,13	-	-0,86*	-0,26
MMG	-0,45	0,10	0,01	-0,28	-	0,48*
PG P ⁻¹	-0,32	0,60*	0,61*	-0,02	0,63*	-

* Significativo a 5% de probabilidade, pelo teste t.

de grãos, mas sim o produto da interação múltipla entre os genes envolvidos em cada caráter componente. A estimativa de correlação negativa entre MMG e NG E⁻¹ (F₁ = -0,86; F₂ = -0,28) é comum nas pesquisas com trigo, de modo que o incremento de um tende a diminuir o outro. Esse fator deve ser trabalhado pelos melhoristas de maneira a harmonizar a relação entre ambos os caracteres, a fim de promover elevada qualidade dos grãos, bem como a produtividade das lavouras.

Em relação à associação entre as duas gerações empregadas no estudo (Figura 1), as estimativas de heterose dos caracteres, em geral, não se mantiveram do F₁ para o F₂. O maior valor de correlação foi observado para o caráter CV (0,73), seguido da MMS (0,60) e EP (0,55). Para o caráter RGP⁻¹, praticamente não houve concordância entre a heterose verificada nas duas gerações (r = 0,11), justificado principalmente pelo fato de ser um caráter de natureza complexa e com forte participação do ambiente na expressão fenotípica, o que também pode ser atribuído aos caracteres NAF e NG E⁻¹. Sendo assim, fica evidente que os melhoristas de plantas autógamas, como o trigo, devem observar com cuidado o desempenho de suas populações quando da seleção em gerações precoces, de modo que a presença de efeitos gênicos não aditivos pode dificultar a recuperação dos melhores indivíduos durante o processo de melhoramento.

CONCLUSÃO

A expressão da heterose é fortemente dependente dos efeitos específicos de cruzamentos, que são determinados pelo intenso envolvimento de alelos dominantes nas progênies F₁. Por outro lado, a perda de vigor (decorrente da endogamia) é de responsabilidade das constituições genéticas com elevada frequência de alelos recessivos determinados pela crescente frequência de locos em endogamia. Por estes fatos, quanto maior a heterose em F₁ mais intensas são as perdas de vigor com o avanço para a geração F₂, contudo, é esperada maior frequência de classes fenotípicas que aumentam a expectativa de eficiência na seleção.

REFERÊNCIAS

- Allard RW (1999) Principles of plant breeding. New York, J. Wiley. 485p.
- Alam MF, Khan MR & Nuruzzaman M (2004) Genetic basis of heterosis and inbreeding depression in rice (*Oryza sativa* L.). Journal of Zhejiang University Science, 4:406-411
- Carvalho FIF, Lorencetti C, Marchioro VS & Silva AS (2003) Condução de populações no melhoramento genético de plantas. Pelotas, UFPel. Ed. Universitária. 230p.
- Carr DE & Dudash MR (2003) Recent approaches into the genetic basis of inbreeding depression in plants. Philosophical Transactions-Royal Society, 358:1071-1084.
- Chaudhry MH, Subhani GM & Khan FA (1994) Combining ability analysis of wheat varieties. Journal Agricultural Research, 32:228-238.
- Comissão Sul Brasileira de Pesquisa de Trigo (2004) indicações técnicas da comissão sul-brasileira de pesquisa de trigo. Passo Fundo, Embrapa Trigo. 152p.
- Comissão Sul Brasileira de Pesquisa de Trigo (2005) Informações Técnicas da Comissão Sul-Brasileira de Pesquisa de Trigo e Triticale para a Safra 2005. Passo Fundo, Embrapa-CNPT. 159p
- Cowen NM & Frey KJ (1987) Relationship between three measures of genetic distance and breeding behavior in oats (*Avena sativa* L.). Genome, 29:97-106.
- Cruz CD & Regazzi A J (2001) Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético. Viçosa, Editora UFV. 390p
- Cruz JP, Silva JAG, Carvalho FIF, Oliveira AC, Benin G, Vieira EA, Schmidt DAM, Finatto T, Ribeiro G e Fonseca DAR (2005) Genetics of lodging-resistance in wheat. Crop Breeding and Applied Biotechnology, 5:111-116.
- Feldman M (1986) Wheats. In: Evolution of crop plants. London, Longman Scientific & Technical, New York, Cap. 36, p.120-128.
- Farooq J & Khaliq I (2004) Estimation of heterosis and heterobeltiosis of some quantitative characters in bread wheat crosses. Asian Journal of Plant Science, 3:508-511.
- Gardner CO (1965) Teoría de genética estadística aplicable a las medias de variedades, sus cruces y poblaciones afines. Fitotecnia Latinoamericana, 2:11-22.
- Gardner CO & Eberhart SA (1966) Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. Biometrics, 22:439-452.
- Grafius JE (1959) Heterosis in barley. Agronomic Journal, 57:557-564.
- Joshi SK, Sharma SN, Singhania DL & Sain RS (2004) Combining ability in the F₁ and F₂ generations of diallel cross in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell). Hereditas, 141:115-121.

- Kam-Morgan LNW, Gill BS & Muthukrishnan S (1989) DNA restriction fragment length polymorphisms: a strategy for genetic mapping of D genome of wheat. *Genome*, 32:724-732.
- Mahajan V, Nagarajan S & Srivastava M. (1999) Commercial heterosis in wheat: an overview. *Rachis Newsletter*, 18:13-14
- Matzinger DF, Mannand TJ & Cockerham CC (1962) Diallel cross in *Nicotiana tabacum*. *Crop Science*, 2:238-286.
- Simon GA, Scapim CA & Pacheco CAP (2004) Depressão por endogamia em populações de milho-pipoca. *Bragantia*, 63:55-62.
- Singh H, Sharma SN & Sain RS (2004) Heterosis studies for yield and its components in bread wheat over environments. *Hereditas*. 141:106-114.
- Vencovsky R & Barriga P (1992) *Genética biométrica no fitomelhoramento*. Ribeirão Preto, Sociedade Brasileira de Genética. 496p.