



ALICE AGOSTINETTO

**ARQUITETURA GENÉTICA DA ESTATURA DE PLANTA EM
GERMOPLASMA ELITE DE TRIGO**

**LAVRAS - MG
2023**

ALICE AGOSTINETTO
ARQUITETURA GENÉTICA DA ESTATURA DE PLANTA EM GERMOPLASMA
ELITE DE TRIGO

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação do Mestrado Profissional em Genética e Melhoramento de Plantas, área de concentração em Genética e Melhoramento de Plantas, para obtenção do título de Mestre Profissional.

Dr. José Maria Villela Pádua
Orientador
Dr. Fernando Garcia Espolador
Coorientador

LAVRAS - MG
2023

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Agostinetto, Alice.

Arquitetura Genética da Estatura de Planta em Germoplasma
Elite de Trigo / Alice Agostinetto. - 2023.

38 p.

Orientador(a): José Maria Vilella Pádua.

Coorientador(a): Fernando Garcia Espolador.

Dissertação (mestrado profissional) - Universidade Federal de
Lavras, 2023.

Bibliografia.

1. Cereal de Inverno. 2. GWAS. 3. Nanismo. I. Pádua, José
Maria Vilella. II. Espolador, Fernando Garcia. III. Título.

ALICE AGOSTINETTO

**ARQUITETURA GENÉTICA DA ESTATURA DE PLANTA EM GERMOPLASMA
ELITE DE TRIGO**

**GENETIC ARCHITECTURE OF PLANT HEIGHT IN ELITE WHEAT
GERMOPLASM**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação, Mestrado Profissional em Genética e Melhoramento de Plantas, área de concentração em Genética e Melhoramento de Plantas, para obtenção do título de Mestre Profissional.

Aprovada em 23 de janeiro de 2023.

Dr. José Maria Villela Pádua, UFLA

Dr. Fernando Garcia Espolador, Biotrigo Genética Ltda

Dra. Jéssica Rosset Ferreira, Biotrigo Genética Ltda

Prof. Dr. José Maria Villela Pádua
Orientador

Dr. Fernando Garcia Espolador
Coorientador

**LAVRAS - MG
2023**

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Lavras, especialmente ao meu orientador Professor, Drº José Maria Vilella Pádua.

À toda equipe da Biotrigo Genética Ltda em especial ao meu coorientador Drº Fernando Garcia Espolador.

Aos professores e monitores pelos ensinamentos e compreensão.

Aos colegas pela troca de conhecimento.

MUITO OBRIGADA!

RESUMO

O trigo (*Triticum aestivum* L.) é um dos cereais mais consumidos na alimentação humana. No Brasil, o trigo é cultivado desde a Região Sul até a Região Central, no Cerrado. O melhoramento genético de trigo teve início no Brasil em 1919, desde então, várias características agronômicas vêm sendo melhoradas. Uma dessas características é a baixa estatura, a qual é buscada em programas modernos de melhoramento de trigo em todo o mundo. Atualmente estão descritos 27 genes e alelos de *Rht* (*Reduced height*), denominados genes de nanismo, responsáveis pela redução do porte em plantas de trigo. O objetivo do trabalho foi estudar o comportamento da altura do trigo em um painel de genótipos elite em diferentes ambientes (RS, PR e Cerrado), além de tentar identificar as regiões genômicas associadas à altura do trigo e ilustrar a arquitetura genética desta característica para assim poder determinar se as regiões genômicas associadas estão co-localizadas aos genes *Rht* relatados na literatura. Visando estudar a característica fenotípica da estatura de plantas foi implantado em cinco diferentes ambientes do Brasil (três locais no Rio Grande do Sul, dois locais no Paraná e um local em Goiás) um painel com 252 genótipos de trigo. A partir da obtenção dos dados fenotípicos (avaliação de estatura de plantas) e genotípicos (utilizada a técnica GBS - "Genotyping by sequencing"), foram realizadas as análises de associação genômica, utilizando-se análises por local e conjuntas. O comportamento altura de planta em trigo demonstrou maior estatura no ambiente de estudo de Santa Rosa - RS e menor estatura no ambiente de Rio Verde - GO. As regiões genômicas associadas à estatura do trigo identificaram sete marcas significativas, dessas, cinco marcas constam em genes já descritos na literatura. Assim, este trabalho pode contribuir, principalmente, para programas de melhoramento que visam desenvolver materiais com porte reduzido associados a outras características de interesse agrônomo.

Palavras-Chaves: Cereal de inverno. GWAS. Nanismo. *Rht*.

ABSTRACT

Wheat (*Triticum aestivum* L.) is one of the most consumed cereals in human food. In Brazil, wheat is cultivated from the South Region to the Central Region, in the Cerrado. The genetic improvement of wheat began in Brazil in 1919, since then, several agronomic characteristics have been improved. One such characteristic is short stature, which is sought after in modern wheat breeding programs around the world. Currently, 27 genes and alleles of *Rht* (*Reduced height*) are described, called dwarfism genes, responsible for reducing the size of wheat plants. The objective of this work was to study the behavior of wheat height in a panel of elite genotypes in different environments (RS, PR and Cerrado), in addition to trying to identify the genomic regions associated with wheat height and illustrating the genetic architecture of this trait to thus to be able to determine if the associated genomic regions are co-localized with the *Rht* genes reported in the literature. Aiming to study the phenotypic characteristic of plant height, a panel with 252 wheat genotypes was implanted in five different environments in Brazil (three places in Rio Grande do Sul, two places in Paraná and one place in Goiás). From obtaining phenotypic data (assessment of plant height) and genotypic data (using the GBS technique - "Genotyping by sequencing"), genomic association analyzes were carried out, using analysis by location and joint analysis. The behavior of plant height in wheat showed greater height in the study environment of Santa Rosa - RS and smaller height in the environment of Rio Verde - GO. The genomic regions associated with wheat height identified seven significant marks, of which five marks are contained in genes already described in the literature. Thus, this work can contribute, mainly, to improvement programs that aim to develop materials with reduced size associated with other characteristics of agronomic interest.

Keywords: Winter cereal. GWAS. Dwarfism. *Rht*.

LISTA DE TABELAS

TABELA 1 - Lista de genes <i>Rht</i> , tipo de herança, localização no cromossomo e seus genótipos doadores (SUKHIKH, S. et al., 2021)	11
TABELA 2 - Identificação, nome e país de origem dos genótipos utilizados nesse estudo.....	16
TABELA 3 - Análise de variância de todos os locais.....	20
TABELA 4 - Dados coletados na safra de 2021 em seis localidades, submetidos ao teste de comparação de médias de Tukey a 5% de probabilidade.....	23
TABELA 5 - Resultado médio dos SNPs significativos de todas as localidades estudadas, demonstrando o cromossomo e genes encontrados próximos as marcas significativas.....	30

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1 - Histograma por local da distribuição fenotípica da estatura de plantas nos genótipos estudados.....	20
FIGURA 2 - Histograma de todos os locais da distribuição fenotípica da estatura de plantas nos genótipos estudados.....	20
FIGURA 3 - Correlação entre os locais para o estudo da característica estatura de plantas em painel de trigo elite.	24
FIGURA 4 - Gráfico Manhattan Plot obtido para a característica altura de planta no município de Passo Fundo, RS. A linha correspondendo ao limite de p-value < 0,001.....	25
FIGURA 5 - Gráfico Manhattan Plot obtido para a característica altura de planta de trigo no município de Coxilha, RS. A linha correspondendo ao limite de p-value < 0,001.....	26
FIGURA 6 - Gráfico Manhattan Plot obtido para a característica altura de planta de trigo no município de Santa Rosa, RS. A linha contínua correspondendo ao limite de p-value < 0,005 enquanto que a linha pontilhada corresponde ao valor de p-value < 0,001.....	27
FIGURA 7 - Gráfico Manhattan Plot obtido para a característica altura de planta de trigo no município de Arapongas, PR. A linha correspondendo ao limite de p-value < 0,001.....	28
FIGURA 8 - Gráfico Manhattan Plot obtido para a característica altura de planta de trigo no município de Pitangueiras, PR. A linha contínua correspondendo ao limite de p-value < 0,005 enquanto que a linha pontilhada corresponde ao valor de p-value < 0,001.....	29
FIGURA 9 - Gráfico Manhattan Plot obtido para a característica altura de planta de trigo no município de Rio Verde, GO. A linha correspondendo ao limite de p-value < 0,001.....	30
FIGURA 10 - Gráfico Manhattan Plot obtido para a característica altura média de planta de trigo em todos os municípios estudados. A linha contínua correspondendo ao limite de p-value < 0,005 enquanto que a linha pontilhada correspondendo ao limite de p-value < 0,001.....	31

LISTA DE ABREVIACOES

DArT - Diversity Array Technology

GBS - Genotyping by Sequencing

GWAS - Genome Wide Association Studies - GWAS

MAF - Minor Allele Frequency

Rht - Reduced Height

IWGSC - International Wheat Genome Sequencing Consortium

QTL - Quantitative Trait Locus

SNP - Single Nucleotide Polymorphism

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	7
2	REFERENCIAL TEÓRICO.....	8
2.1	Origem e História do Trigo	8
2.2	Importância da Cultura	9
2.3	Melhoramento Genético do trigo no Brasil.....	9
2.4	Trigo e Genes de Nanismo	10
2.5	Mapeamento por Sequenciamento.....	13
3	MATERIAL E MÉTODOS.....	16
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO	19
5	CONCLUSÕES	30
	REFERÊNCIAS	32

1 INTRODUÇÃO

Devido ao crescimento acelerado populacional mundial durante o século 20, houve aumento da demanda por alimentos. Com isso, o papel de desenvolver cultivares de espécies cultivadas cada vez mais adaptadas às diferentes regiões e altamente produtivas foi direcionado ao melhoramento genético de plantas. No trigo, equipes de melhoramento genético sempre buscam desenvolver cultivares que, além da adaptação e boa produtividade, apresentem resistência a doenças, tolerância à germinação na espiga e qualidade do produto final, combinado a um adequado tipo agrônomico. Nesse contexto, a redução na estatura de planta incorporada em cultivares modernas de trigo, juntamente a outras características agrônomicas importantes, como número de perfilhos, tolerância ao acamamento e produtividade, se tornou essencial para o avanço da cultura mundialmente. Todos esses fatores, associados à utilização mais eficiente de práticas agrônomicas a nível global caracterizaram o momento histórico conhecido como “Revolução Verde”.

A base genética da baixa estatura em trigo envolve principalmente a expressão de genes *Rht* (*Reduced height*), denominados genes de nanismo. Atualmente estão descritos e/ou catalogados 27 genes e alelos, os quais já foram citados na literatura como tendo contribuições com a redução de estatura de plantas.

Com o propósito de tornar a cultura do trigo cada vez mais adaptada e eficiente nas amplas regiões de cultivo brasileiras, este trabalho teve como objetivo estudar o comportamento da altura do trigo em um painel de genótipos elite em diferentes ambientes (RS, PR e Cerrado) e identificar as regiões genômicas associadas à altura do trigo bem como ilustrar a arquitetura genética desta característica a fim de determinar se as regiões genômicas associadas estão co-localizadas aos genes *Rht* relatados na literatura.

Esse estudo é de extrema importância, principalmente para programas de melhoramento, onde o melhor entendimento e a manipulação quanto aos genes de nanismo, tanto para o conhecimento na rotina como para técnicas com a utilização de marcadores moleculares podem incrementar na tomada de decisão, facilitando a assertividade dos melhoristas no momento da seleção, proporcionando maiores chances de desenvolver cultivares com as características de estatura desejada para cada região de cultivo.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1. Origem e História do Trigo

As gramíneas silvestres se desenvolveram nas proximidades dos rios Tigre e Eufrates, na Mesopotâmia, há cerca de 10 mil a.C., numa região chamada pelos historiadores de Crescente Fértil, área hoje que vai do Egito ao Iraque (GARCIA, 2003).

O trigo cultivado (*Triticum aestivum* L.) é uma espécie hexaploide ($2n=42$) com genoma AABBDD e pertence à família Poacea. Evidências relatam que sua origem se deu por meio de dois eventos espontâneos a partir de gramíneas silvestres (SCHEEREN et al., 2015). A primeira hibridação ocorreu entre as espécies diplóides, *Triticum urartu* ($2n=14$), portadora do genoma A e *Aegilops speltoides* ($2n=14$), provável portadora do genoma B, dando origem à espécie tetraploide *Triticum turgidum* ($2n=28$) (PETERSEN et al., 2006). A segunda hibridação ocorreu entre *Triticum turgidum* e a gramínea diploide selvagem *Aegilops tauschii* ($2n=14$), portadora do genoma D, dando origem à espécie hexaploide *Triticum aestivum* ($2n=42$) (SCHEEREN et al., 2015).

Da Mesopotâmia, o trigo se espalhou pelo mundo, chegando na China há cerca de 2 mil anos a.C. Há relatos que os romanos já cultivavam trigo antes de cristo, porém, foi no século XIII, quando Marco Polo, um viajante Italiano, esteve na China e da lá popularizou o cereal para a Itália. Na Europa, o cultivo do trigo se expandiu para as regiões mais frias como Rússia e Polônia. E no século XV, pelas mãos dos europeus, essa cultura chegou à América (CONAB, 2017). No Brasil, o trigo chegou em 1534, trazido por Martin Afonso de Souza, para a capitania de São Vicente, que atualmente é o Estado de São Paulo.

O clima não favorável dificultou a expansão da cultura. Há relatos de cartas dos colonizadores registrando a falta de trigo e a necessidade de preparos de pães com farinha de mandioca. Foi só na segunda metade do século XVIII, no Rio Grande do Sul, que o trigo começou a se desenvolver. Porém, no início do século XIX problemas fitossanitários dizimaram as plantações, voltando a ser semeado somente em 1875, com o início da imigração italiana, na região colonial de Caxias do Sul (CONAB, 2017). A triticultura no Cerrado brasileiro teve início em 1975 (em ambiente de sequeiro) na região do Alto Paranaíba em Minas Gerais. Em 1979, através de pesquisas conduzidas pela Embrapa Cerrados em MG, iniciou-se o plantio de trigo irrigado.

2.2. Importância da Cultura

O trigo é a espécie cereal mais consumida na alimentação humana. A cultura tem se destacado devido a sua importância para a economia global, por ser considerada um dos três cereais mais cultivados no mundo, juntamente com o milho (*Zea mays*) e o arroz (*Oryza sativa*) (FAO, 2023; TAKEITI, 2015). O grão de trigo é rico em carboidratos e possui grande teor de proteínas. Estima-se que 19% das calorias da dieta humana global são provenientes de produtos elaborados a partir do trigo. Através da moagem, a farinha é a matéria-prima principal para a fabricação de produtos panificáveis (COSTA et al., 2008; FARINHAS..., 2009; POMERANZ, 1988., ROSSI; NEVES, 2004).

O pão é o principal produto advindo do uso culinário da farinha de trigo. Seu aspecto, crocância, qualidade, sabor e composição nutricional variam de acordo com o tipo de farinha utilizada. No Brasil, comumente utiliza-se a farinha de trigo branca, por meio da qual se chega à preferência nacional: o pão francês (BRASIL, 2014).

O cereal é cultivado em larga escala devido à ampla adaptação climática mundial (CONAB, 2019). O Brasil possui uma área cultivada próxima a 71,5 milhões de hectares, dos quais aproximadamente 2 milhões de hectares são destinados à cultura do trigo. Além da Região Sul, tradicionalmente produtora, o trigo do cerrado tem hoje importância estratégica. Na região do Brasil Central (Minas Gerais, Goiás, Distrito Federal e Bahia), o trigo pode ser produzido em dois sistemas de cultivo: de sequeiro ou safrinha, a partir da primeira quinzena de março e no sistema irrigado, sob pivô central, com semeadura a partir da segunda quinzena de abril. A produção anual nacional é de aproximadamente 5,5 milhões de toneladas de grãos, o que não atende metade da demanda do consumo brasileiro, que atualmente é cerca de 14 milhões de toneladas. (CONAB, 2017).

2.3. Melhoramento Genético do trigo no Brasil

No Brasil, o melhoramento genético de trigo teve início em 1919 com a criação de estações experimentais no estado do Rio Grande do Sul e Paraná (SOUSA & CAIERÃO, 2014). Desde então, várias características vêm sendo melhoradas, por exemplo, tolerância ao alumínio, resistência a doenças foliares e de espiga, tolerância à germinação pré-colheita, qualidade industrial apropriada, potencial produtivo elevado e tipo agrônomico adequado (CONAB, 2017; FEDERIZZI et al., 1999).

A partir de 1925, foram realizados os primeiros cruzamentos em trigo no Brasil. Como consequência, foi lançada em 1940 a cultivar Frontana (BECKMAN, 1965). Ela é considerada até hoje a maior contribuição do melhoramento genético nacional para o trigo no mundo,

principalmente pela resistência de planta adulta à ferrugem da folha, tolerância à debulha e à germinação na espiga (SOUSA, 2004).

Durante a década de 1970, houve a criação de vários centros de pesquisa, estatais e privados, na Região Sul, com destaque para o Centro Nacional de Pesquisa de Trigo (Embrapa Trigo em Passo Fundo, RS), que permitiu a expansão da área de cultivo deste cereal e o surgimento de diversas cooperativas (CONAB, 2017).

Atualmente as empresas de melhoramento têm trabalhado para desenvolver novas cultivares adaptadas às diferentes regiões brasileiras conciliando o bom desempenho produtivo e agrônomico com a qualidade industrial.

2.4. Trigo e Genes de Nanismo

Entre as características agrônomicas almejadas, destaca-se plantas com baixa estatura, um dos atributos desenvolvidos por Norman Borlaug na década de 60 que, associadas a novas técnicas de cultivo, foram responsáveis pela “Revolução Verde” (LUMPKIN, 2015). Essa condição favorece a tolerância ao acamamento, melhora a participação de assimilados no desenvolvimento de grãos (maior índice de colheita) e aumenta a eficiência na utilização de recursos disponíveis no ambiente. Devido a sua importância, a baixa estatura é uma das principais características buscadas em programas modernos de melhoramento de trigo em todo o mundo (MATHEWS et al., 2006). Assim, diversos pesquisadores de diferentes centros de pesquisas mundiais começaram a buscar e estudar os genes que levam à diminuição da altura das plantas de trigo.

Esses genes são conhecidos como genes *Rht* (*Reduced height*), denominados genes de nanismo, responsáveis pela baixa estatura em plantas de trigo. No total 27 genes e alelos *Rht* foram descritos até o momento (Tabela 1.) (MO et al., 2018; SUKHIKH, S. et al., 2021).

O Japão foi pioneiro em realizar estudos visando o desenvolvimento de cultivares de trigo responsivas ao uso de fertilizantes, sem acamar (DALRYMPLE, 1986). A variedade de trigo ‘Daruma’, desenvolvida no Japão por volta do ano 1900, que possui em sua constituição gênica os genes de nanismo *Rht1* e *Rht2*, é considerada uma das primeiras a apresentar porte de planta semi-anão (SIAL et al, 2002). Em 1917, o genótipo de trigo anão ‘Daruma’ foi cruzado com ‘Fultz’ (genótipo de trigo exportado dos Estados Unidos da América para o Japão) e, em 1925, melhoristas japoneses cruzaram Daruma/Fultz com ‘Turquia’ (um genótipo de trigo Russo). Desta combinação foi selecionado ‘Norin10’, que foi disponibilizado para cultivo no Japão em 1935 (HANSON et al., 1982; MILACH & FEDERIZZI 2001). A partir de seu lançamento, pesquisadores americanos importaram e usaram intensivamente ‘Norin10’ em suas

hibridações. Os cruzamentos entre ‘Norin10’ e variedades americanas exigiram anos de intensa seleção até a primeira variedade ser lançada em 1962 (MORRISON & VOGUEL, 1962; REBETZKE et al., 2011). A seleção em progênies do cruzamento entre ‘Norin10’ × ‘Brevor14’ (genótipo de trigo Americano) resultou em plantas com elevado número de perfilhos, alta tolerância ao acamamento, altura de planta média e menor comprimento e largura de folha (REITZ, 1968; REBETZKE et al., 2012), definindo um novo padrão de planta.

Os genes de nanismo, além de reduzir a estatura de planta, aumentam o rendimento de grãos e seus componentes: número de espigas por planta, número de espiguetas por espiga, número de grãos por espiga (REYNOLDS et al, 2001; SILVA et al., 2006; CHEN et al., 2012) e afeta positivamente o índice de colheita (NIZAM UDDIN & MARSHALL, 1989; REYNOLDS et al., 2001; ZAPATA et al., 2004). Em contrapartida, alguns estudos demonstram que a introdução de genes de nanismo diminuiu a porcentagem de proteína nos grãos (FISCHER & QUAIL, 1990) e ocasionam decréscimo significativo no peso de grãos (NIZAM UDDIN & MARSHALL, 1989; MIRALLES; SLAFER et al., 1996).

Tabela 1 - Lista de genes *Rht*, tipo de herança, localização no cromossomo e seus genótipos doadores (continua).

Gene/alelo	Tipo herança	Localização Cromossomo	Doador
<i>rht</i> - B1/ <i>Rht</i> - B1b (<i>Rht</i> 1)	Recessiva	4 BS	Norin 10
<i>Rht</i> - B1/ <i>Rht</i> - B1c (<i>Rht</i> 3)	Semidominante	4 BS	Tom Thumb
<i>rht</i> - B1/ <i>Rht</i> - B1e (<i>Rht</i> 11)	Recessiva	4 BS	Karlik 1
<i>rht</i> - B1/ <i>Rht</i> - B1p (<i>Rht</i> 17)	Recessiva	4 BS	Chris M1
<i>rht</i> - B1/ <i>Rht</i> - B1b	Recessiva	4 BS	Kronos
<i>rht</i> - D1/ <i>Rht</i> - D1b (<i>Rht</i> 2)	Recessiva	4 DS	Norin 10
<i>Rht</i> - D1/ <i>Rht</i> - D1c (<i>Rht</i> 10)	Dominante	4 DS	Ai-Bian
<i>Rht</i> 4	Dominante	2 BL	Burt M937
<i>Rht</i> 5	Dominante	3 BS	Marfed M1
<i>Rht</i> 6	Dominante	Sem dados	Magnif 41
<i>Rht</i> 7	Dominante	2 AS	Bersée Mult
<i>Rht</i> 8/ <i>Rht</i> 8a	?	2 DS	Mara, Sava
<i>Rht</i> 8/ <i>Rht</i> 8b	?	2 DS	Odom
<i>Rht</i> 8/ <i>Rht</i> 8c	Dominante	2 DS	Krasnodarskii Karlik
<i>Rht</i> 9	Dominante	7 BS	Mara
<i>Rht</i> 12	Dominante	5 AL	Karcagi 522M7K
<i>Rht</i> 13	Dominante	7 BS	Magnifi 41M1
<i>Rht</i> 14	Dominante	Sem dados	Castelporziano
<i>Rht</i> 15	Dominante	Sem dados	Durox
<i>Rht</i> 16	Dominante	Sem dados	Edmore M1
<i>Rht</i> 18	Dominante	6 AS	Icaro

Tabela 1 - Lista de genes *Rht*, tipo de herança, localização no cromossomo e seus genótipos doadores (conclusão).

Gene/alelo	Tipo herança	Localização Cromossomo	Doador
<i>Rht</i> 19	Dominante	Sem dados	Vic M
<i>Rht</i> 20	Dominante	Sem dados	Burt M860
<i>Rht</i> 22	Dominante	7 AS	Aiganfanmai
<i>Rht</i> 23	Dominante	5 DL	Sumai 3
<i>Rht</i> 24	Dominante	6 AL	Aikang 58 x Jingdong 8
<i>Rht</i> 25	Dominante	6 AS	UC1110 x PI610750

Fonte: SUKHIKH, S. et al., 2021

A produtividade de trigo pode ser elevada dentro de um intervalo de estatura de 70-100 centímetros na maioria das regiões tritícolas (RICHARDS, 1992a; FLINTHAM et al., 1997). Os genes de nanismo *Rht1* e *Rht2* foram relatados como tendo a capacidade de reduzir a altura de plantas de trigo em até 50% (KONZAK 1987; LOSKUTOVA 1998).

Flintham et al., (1997) e Fischer & Quail (1990) observaram resultados semelhantes ao analisarem os genes *Rht1*, *Rht2* e *Rht3*, ou seja, os dois trabalhos chegaram à conclusão que esses genes de nanismo maximizaram a produtividade de grãos se comparados com progênes mais altas.

O gene *Rht8* em combinação com *Rht-B1b* (*Rht1*) ou *Rht-D1b* (*Rht2*) pode resultar em plantas de trigo com estatura de até 75 cm, apresentando plantas com estaturas reduzidas (ELLIS et al., 2004). Estes genes, além de provocarem alteração na estatura, também foram relatados com a capacidade de modular a fisiologia e a morfologia do trigo através da diminuição da área foliar e aumento da fotossíntese por unidade de área (GENT & KIYOMOTO, 1997; ELLIS et al., 2007).

Outro gene de nanismo com forte efeito (redução da estatura em mais de 50%) é o *Rht-D1c* (*Rht10*), presente na cultivar ‘Ai-bian1’ (BORNER et al., 1997). Esta tem estatura média de 25,5 cm, sendo a menor estatura já caracterizada em uma cultivar de trigo (YANG, et al., 2009).

Na cultivar ‘Tom Thumb’ foi encontrado o gene *Rht-B1c* (*Rht3*), que pouco foi explorado em cultivares comerciais por ocasionar um nanismo extremo. Ainda assim, há relatos de que esteja relacionado à melhora na produtividade, tolerância à germinação na espiga e melhor qualidade de panificação (FLINTHAM & GALE 1982).

Há relatos também de efeitos menos pronunciados sobre a expressão da alfa-amilase para os genes *Rht1* e *Rht2* (REBETZKE et al., 2012). Diversos estudos indicam que os genes *Rht1* e *Rht2* têm um efeito positivo sobre o rendimento de grãos (FISCHER & QUAIL, 1990;

BORNER et al., 1993; TANG et al., 2009; REBETZKE et al., 2011; REBETZKE et al., 2012). Estes genes também são relatados como apresentando um efeito pleiotrópico (um gene influencia muitos aspectos fenotípicos) positivo na fertilidade de espiguetas e aumento no número de grãos por unidade de área (JAMES, 2011; REBETZKE et al., 2011; REBETZKE et al., 2012).

O gene *Rht25*, localizado no cromossomo 6AS do trigo comum, apresenta efeitos pleiotrópicos em importantes características agrônômicas, como o período de espigamento e o desenvolvimento da espiga (MO et al., 2018).

O alelo *Rht-D1b* foi associado à maior suscetibilidade à giberela em trigo, doença de espiga causada pelo fungo *Fusarium graminearum* Schw (*Teleomorfo Gibberella zeae* (Schw.) Petch.) (SRINIVASACHARY et al., 2008). Outro efeito relatado refere-se à redução no comprimento do coleóptilo, observado em genótipos portadores de genes *Rht* insensíveis ao ácido giberélico (GAI). Coleóptilos mais curtos em trigo não afetam negativamente o estabelecimento quando as condições de cultivo são favoráveis. Por outro lado, coleóptilos curtos podem reduzir o rendimento por meio do pior estabelecimento de plântulas sob condições menos favoráveis.

Os genes *Rht13*, *Rht16*, *Rht19*, *Rht20*, *Rht22* e *Rht23* são potenciais candidatos a contribuir com o aumento da produtividade do trigo em programas de melhoramento e resultam em redução de estatura similar a *Rht-B1b*, *Rht-D1b*, *Rht-B1e*, *Rht-B1p* e alelos *Rht8* (SUKHIKH, 2021). No entanto, esses genes devem ser utilizados com cautela, uma vez que alguns deles podem estar associados a efeitos indesejáveis (como floração tardia e lento desenvolvimento da planta de trigo) o que pode levar a uma diminuição na produtividade (CHEN, et al 2018; JOBSON et al, 2019).

Além disso, o uso de cultivares com alelos alternativos dos genes de *Rht* é limitado pelo ambiente (RICHARDS, 1992a). Por exemplo, o déficit hídrico pode afetar significativamente o desenvolvimento da cultura e afetar negativamente as plantas de trigo mais baixas que possuem genes de *Rht*, reduzindo assim a produtividade final (SUKHIKH, 2021).

2.5. Mapeamento por Sequenciamento

A era dos marcadores moleculares iniciou no final dos anos 1980 com marcadores de polimorfismo de comprimento de fragmento de restrição (RFLP) e tem evoluído notavelmente (BAJGAIN, et al, 2015). No final da década de 1990 surgiram vários marcadores baseadas em reação de polimerase em cadeia (PCR) (GUPTA et al., 2010). A descoberta e implementação de sistemas de marcadores facilitaram o mapeamento de genes que controlam muitas

características, como por exemplo, genes de resistência à ferrugem do colmo em trigo (BAJGAIN, et al., 2015).

O genoma do trigo foi considerado por muito tempo um mistério pela sua dimensão e complexidade e a tarefa da sua decodificação algo impossível. Porém, em 2005, com a missão de agilizar o melhoramento genético do trigo, um grupo de cientistas e pesquisadores iniciou o estudo intitulado “Consórcio de Sequenciamento Internacional do Genoma do Trigo” (International Wheat Genome Sequencing Consortium - IWGSC) (SHIA & LING, 2018).

O genótipo selecionado para o sequenciamento do genoma foi a cultivar ‘Chinese Spring’ da China, na qual se realizou a classificação dos cromossomos, o isolamento do DNA e a construção de uma biblioteca para cada braço cromossômico. Estes estudos foram conduzidos inicialmente no laboratório do Professor Jaroslav Dolezel, no Instituto de Botânica Experimental da República Tcheca, e depois em diferentes laboratórios do IWGSC (International Wheat Genome Sequencing Consortium) (LIU et al., 2018; SHIA & LING, 2018).

O cromossomo 3B foi o primeiro cromossomo a ser classificado com sucesso devido ao seu grande tamanho. Em 2008, um mapa físico do cromossomo 3B foi gerado usando clones originários do cromossomo 3B purificado (PAUX et al., 2008). Atualmente, todos os braços cromossômicos do genótipo ‘Chinese Spring’ foram classificados e seus mapas físicos foram construídos, estando disponíveis para acesso em uma biblioteca pública (<http://www.wheatgenome.org/Projects/IWGSC-Bread-Wheat-Projects>) (LING, 20018).

Em 2017, estudos publicaram um sequenciamento melhorado do genoma do genótipo ‘Chinese Spring’. Os autores utilizaram tamanhos precisos de pares e um algoritmo otimizado para gerar uma nova montagem, representando mais de 78% do genoma, muito maior do que a proporção produzida anteriormente pelo IWGSC que era de aproximadamente 49% (ALIPOUR, 2017). Recentemente, o IWGSC anunciou que concluiu uma sequência de alta qualidade do ‘Chinese Spring’ (IWGSC v1.0) e disponibilizou os dados genômicos para acesso público (<http://www.wheatgenome.org/News/Latest-news/RefSeq-v1.0-URGI>) (LING, 2018).

Os avanços no mapeamento genético do trigo, a interpretação molecular e o sequenciamento de genes e sua expressão são a base dos possíveis novos grandes avanços tecnológicos na cultura do trigo. Essas tecnologias podem melhorar o estudo sistemático da genética, genômica e evolução do trigo, agilizando o isolamento e caracterização de genes que controlam características agronômicas importantes, como rendimento e resistência a estresses bióticos e abióticos (CUNHA, 2003; OGIHARA et al., 2000). A sequência completa do genoma

do trigo ajudará muito no melhoramento molecular dessa cultura e com certeza irá contribuir para enfrentar os desafios na segurança alimentar e gerar uma agricultura mais sustentável.

Recentemente, os marcadores SNP (Single Nucleotide Polymorphism) estão sendo usados cada vez mais em abordagens de mapeamento de QTL (Quantitative Trait Loci) e a genotipagem por sequenciamento (GBS - Genotyping by Sequencing), conduzida nas populações de interesse, tem trazido inúmeras descobertas interessantes (POLAND & BROWN, 2012). O procedimento GBS permite a descoberta de SNPs específicos da população a partir do sequenciamento de bibliotecas de DNA. A usabilidade desta abordagem na genotipagem de uma espécie de cultivo foi demonstrada pela primeira vez em milho (*Zea mays* L.) (ELSHIRE et al., 2011), e tem sido usada com sucesso em outras espécies, incluindo trigo (SAINTENAC et al., 2013) e cevada (*Hordeum vulgare* L.) (LIU et al., 2014).

A diversidade genética é um recurso essencial para o melhoramento. Assim, a genotipagem por sequenciamento (GBS) torna-se uma tecnologia de última geração que pode simplificar genomas complexos, sendo usada como uma ferramenta molecular de alto valor científico (ALIPOUR et al., 2017).

Segundo Bellucci et al., (2015), uma coleção de 100 variedades de trigo da Escandinávia foi genotipada pela técnica GBS a fim de identificar associações entre altura de planta, rendimento de grãos e potencial de biomassa para produção de bioetanol. Altura de planta é uma das características fenotípicas mais estudadas em trigo devido ao seu envolvimento na arquitetura de planta, pois, junto com genes de nanismo, vários outros QTLs são relatados por estarem ligados ao rendimento de grãos (GRIFFITHS et al., 2012; JENSEN et al., 2011).

Após realizada a técnica GBS, sugere-se estudos de associação ampla do genoma (Genome Wide Association Studies - GWAS), uma ferramenta poderosa para a compreensão da herança de características complexas por meio da utilização de tecnologias de genotipagem e avaliações fenotípicas de coleções de plantas. Através da técnica GWAS é possível detectar e identificar regiões importantes, QTLs e genes que controlam e explicam determinados fenótipos em cultivares e em acessos de germoplasma (TURUSPEKOV, 2017). Essas informações contribuem significativamente para a obtenção de cultivares mais produtivas, resistentes à determinada doença ou estresses abióticos. O GWAS foi conduzido com sucesso em diversas culturas como trigo (ARORA et al., 2019), arroz (QUERO et al., 2018), sorgo (*Sorghum bicolor* [L.] Moench) (MORRIS et al., 2013) e soja (*Glycine max* L.) (ZHANG, 2018) para seleção de várias características de importância econômica.

3 MATERIAL E MÉTODOS

Foi utilizado um painel de 252 genótipos elite de trigo (Tabela 2). Esses materiais foram oriundos de cinco países (Brasil, Argentina, China, Canadá e Líbano), incluindo cultivares modernas registradas e linhagens. Os genótipos fazem parte do banco de germoplasma de trigo da Biotrigo Genética Ltda.

Tabela 2 - Identificação, nome e país de origem dos genótipos utilizados nesse estudo (Continua).

Id.	Genótipo	País Origem	Id.	Genótipo	País Origem	Id.	Genótipo	País Origem
1	Abalone	Brasil	85	BIO162103	Brasil	169	BIO172393	Brasil
2	DM Algarrobo	Argentina	86	BIO162120	Brasil	170	BIO178043	Brasil
3	TBIO Alvorada	Brasil	87	BIO162123	Brasil	171	BIO178044	Brasil
4	Ametista	Brasil	88	BIO162124	Brasil	172	BR 18-Terena	Brasil
5	Bag 601	Argentina	89	BIO162129	Brasil	173	BR 34	Brasil
6	Bag 10	Argentina	90	BIO162131	Brasil	174	CD 150	Brasil
7	Bag 11	Argentina	91	BIO162151	Brasil	175	BRS 229	Brasil
8	BIO10200	Brasil	92	BIO162157	Brasil	176	BRS 264	Brasil
9	BIO112560	Brasil	93	BIO162159	Brasil	177	BRS 327	Brasil
10	BIO131197	Brasil	94	BIO162166#1	Brasil	178	BRS 404	Brasil
11	FPS Regente	Brasil	95	BIO162181	Brasil	179	BRS Belajóia	Brasil
12	TBIO Capricho CL	Brasil	96	BIO162184	Brasil	180	BRS Guamirim	Brasil
13	TBIO Astro	Brasil	97	BIO162205	Brasil	181	BRS Marcante	Brasil
14	BIO142386	Brasil	98	BIO162206	Brasil	182	BRS Parrudo	Brasil
15	TBIO Referência	Brasil	99	BIO162207	Brasil	183	BRS Pastoreio	Brasil
16	BIO143073	Brasil	100	BIO162212	Brasil	184	BRS Reponte	Brasil
17	BIO143272	Brasil	101	BIO162220	Brasil	185	BRS Umbú	Brasil
18	BIO143272	Brasil	102	BIO162225	Brasil	186	BRs 194	Brasil
19	BIO143311	Brasil	103	BIO162227	Brasil	187	BRS 208	Brasil
20	TBIO Ello CL	Brasil	104	BIO162230	Brasil	188	Campeiro	Brasil
21	BIO151005	Brasil	105	BIO162235	Brasil	189	Carberry	Canadá
22	BIO151065	Brasil	106	BIO162248	Brasil	190	CD 1104	Brasil
23	BIO151080	Brasil	107	BIO162251	Brasil	191	CD 1303	Brasil
24	BIO151298	Brasil	108	BIO152265	Brasil	192	CD 1705	Brasil
25	BIO152074	Brasil	109	BIO162262	Brasil	193	Celebra	Brasil
26	BIO152075	Brasil	110	BIO162264	Brasil	194	CEP 11	Brasil
27	BIO152077	Brasil	111	BIO162275	Brasil	195	CJ9306	China
28	TBIO Trunfo	Brasil	112	BIO162279	Brasil	196	TBIO Consistência	Brasil
29	BIO152081	Brasil	113	BIO162290	Brasil	197	Embrapa 16	Brasil
30	BIO152084	Brasil	114	BIO162295	Brasil	198	Embrapa 277	Brasil
31	BIO152108	Brasil	115	BIO162300	Brasil	199	Esporão	Brasil
32	BIO152219	Brasil	116	BIO162353	Brasil	200	TBIO Essência	Brasil
33	BIO152223	Brasil	117	BIO162358	Brasil	201	FPS Amplitude	Brasil
34	BIO152226	Brasil	118	BIO162374	Brasil	202	FPS Certero	Brasil
35	BIO152229	Brasil	119	BIO162379	Brasil	203	Frontana	Brasil
36	Suporte01 M20	Brasil	120	BIO162380	Brasil	204	Fundacep Nova Era	Brasil
37	BIO152254	Brasil	121	BIO162388	Brasil	205	Fundacep 52	Brasil
38	BIO152291	Brasil	122	BIO162392	Brasil	206	Galha Azul	Brasil
39	BIO152341	Brasil	123	BIO162394	Brasil	207	Bioceres Guayabo	Argentina
40	BIO153442	Brasil	124	BIO162396	Brasil	208	Inova	Brasil

Tabela 2 - Identificação, nome e país de origem dos genótipos utilizados nesse estudo (conclusão).

Id.	Genótipo	País Origem	Id.	Genótipo	País Origem	Id.	Genótipo	País Origem
41	BIO153014	Brasil	125	BIO163048	Brasil	209	LG Cromo	Brasil
42	BIO153046	Brasil	126	BIO163049	Brasil	210	LG Fortaleza	Brasil
43	DM Sauce	Argentina	127	BIO163051	Brasil	211	LG Oro	Brasil
44	BIO153066	Brasil	128	BIO163054	Brasil	212	LG Supra	Brasil
45	BIO153097	Brasil	129	BIO163073	Brasil	213	Marfin	Brasil
46	BIO153169	Brasil	130	BIO163074	Brasil	214	Ñandubay	Argentina
47	BIO153195	Brasil	131	BIO163075	Brasil	215	OR 1	Brasil
48	BIO152114	Brasil	132	BIO163116	Brasil	216	ORS 1402	Brasil
49	BIO153255	Brasil	133	BIO163172	Brasil	217	ORS 1403	Brasil
50	BIO153275	Brasil	134	BIO172014	Brasil	218	ORS 1405	Brasil
51	BIO153281	Brasil	135	BIO172020	Brasil	219	ORS 1401	Brasil
52	BIO153287	Brasil	136	BIO172027	Brasil	220	ORS Citrino	Brasil
53	BIO153293	Brasil	137	BIO172036	Brasil	221	ORS Madrepérola	Brasil
54	BIO153301	Brasil	138	BIO172038	Brasil	222	ORS Vintecinco	Brasil
55	BIO153302	Brasil	139	BIO172039	Brasil	223	Pampeano	Brasil
56	BIO153325	Brasil	140	BIO172040	Brasil	224	Quartzo	Brasil
57	BIO161132	Brasil	141	BIO172049	Brasil	225	Salamouni	Líbano
58	BIO161155	Brasil	142	BIO172050	Brasil	226	BRS Sanhaço	Brasil
59	BIO161173	Brasil	143	BIO172053	Brasil	227	Sumai#3	China
60	BIO161184	Brasil	144	BIO172060	Brasil	228	Taurum	Brasil
61	BIO161200	Brasil	145	BIO172070	Brasil	229	TBIO Alpaca	Brasil
62	BIO161211	Brasil	146	BIO172077	Brasil	230	TBIO Aton	Brasil
63	BIO161290	Brasil	147	BIO172090	Brasil	231	TBIO Audaz	Brasil
64	BIO161297	Brasil	148	BIO172105	Brasil	232	TBIO Duque	Brasil
65	BIO161338	Brasil	149	BIO172114	Brasil	233	TBIO Energia I	Brasil
66	BIO161356	Brasil	150	BIO172120	Brasil	234	TBIO Iguaçu	Brasil
67	BIO161415	Brasil	151	BIO172136	Brasil	235	TBIO Itaipu	Brasil
68	BIO161419	Brasil	152	BIO172137	Brasil	236	TBIO Mestre	Brasil
69	BIO161437	Brasil	153	BIO172158	Brasil	237	TBIO Noble	Brasil
70	BIO161456	Brasil	154	BIO172173	Brasil	238	TBIO Pioneiro 2010	Brasil
71	BIO161468	Brasil	155	BIO172176	Brasil	239	TBIO Ponteiro	Brasil
72	BIO141675	Brasil	156	BIO172178	Brasil	240	TBIO Sintonia	Brasil
73	BIO161539	Brasil	157	BIO172232	Brasil	241	TBIO Sinuelo	Brasil
74	BIO161548	Brasil	158	BIO172215	Brasil	242	TBIO Sonic	Brasil
75	BIO162010	Brasil	159	BIO172232	Brasil	243	TBIO Sossego	Brasil
76	BIO162011	Brasil	160	BIO172244	Brasil	244	TBIO Tibagi	Brasil
77	BIO162014	Brasil	161	BIO172257	Brasil	245	TBIO Toruk	Brasil
78	BIO162015	Brasil	162	BIO172262	Brasil	246	Turbo#2	Brasil
79	BIO162021	Brasil	163	BIO172272	Brasil	247	Turbo#8	Brasil
80	BIO162033	Brasil	164	BIO172282	Brasil	248	BIO142479	Brasil
81	BIO162049	Brasil	165	BIO172320	Brasil	249	BIO142502	Brasil
82	BIO162052	Brasil	166	BIO172380	Brasil	250	BIO142539	Brasil
83	BIO162062	Brasil	167	BIO172385	Brasil	251	BIO142592	Brasil
84	BIO162068	Brasil	168	BIO172392	Brasil	252	BIO142597	Brasil

Fonte: da autora (2023).

Os experimentos para estudo da estatura foram conduzidos nos campos experimentais da Biotrigo Genética Ltda, localizados em três estados brasileiros, sendo eles Rio Grande do

Sul, Paraná e Goiás. Escolheu-se eles locais por serem consideradas regiões tritícolas brasileiras importantes e de grande potencial agrícola.

Na região de zoneamento agrícola fria RS I os experimentos foram conduzidos nos municípios de Passo Fundo-RS (28°14'13''S 52°24'26''W) com 663m de altitude e Coxilha-RS (28°06'18''S 52°15'42''W) com 675 m de altitude e na região quente RS II no município de Santa Rosa-RS (27°49'39''S 54°25'32''W) com altitude de 318m.

Para a região de zoneamento PR II os experimentos foram realizados no município de Pitangueiras-PR (23°13'29''S 51°32'14''W) com 570m de altitude e para a região PR III no município de Arapongas-PR (23°28'46''S 51°25'37''W) apresentando 812m de altitude.

A região de zoneamento GO IV foi composta por um experimento, conduzido no município de Rio Verde-GO (17°47'20''S 50°57'33''W) apresentando 755m de altitude. As avaliações em todas as localidades foram realizadas no ano safra de 2021.

Os experimentos conduzidos a campo, de cada localidade, foram compostos por três repetições, com tamanho de parcela de 3 sulcos x 2 metros, com espaçamento entre linhas de 0,17 m (área total de parcela de 1,02 m²) e delineamento experimental de blocos casualizados. A avaliação da estatura de plantas (em centímetros) para caracterização fenotípica foi realizada a partir do estágio 85 da escala fenológica de Zadoks (ZADOKS et al., 1974). Em cada parcela foi avaliada a estatura de plantas em três pontos distintos de cada tratamento, dando origem a um valor médio por parcela. A estatura de cada material foi considerada da superfície do solo até a ponta da espiga, excluindo aristas, no colmo mais alto da planta escolhida (REBETZKE et al. 1999).

Os dados fenotípicos de estatura de planta foram analisados de acordo com a distribuição de dados (histograma) e foram submetidos à análise de variância, a fim de detectar diferenças significativas entre os genótipos para a característica em estudo. Foram realizados testes de comparação de médias pelo teste de Tukey, com 5% de probabilidade de erro, e realizada uma correlação da estatura entre ambientes. As análises estatísticas foram realizadas no programa R Core Team (2019).

O painel de genótipos do presente estudo foi genotipado utilizando a técnica GBS, a qual foi conduzida pela empresa DArT (Diversity Array Technology) - Austrália. Através desta, foram identificados marcadores SNP (Single Nucleotide Polymorphism), advindos do alinhamento com o genoma de referência Chinese Spring v1.0 (28393 marcas brutas). Foram encontrados cerca de 4500 marcadores com base nos filtros utilizados, sendo a imputação feita com base no alelo mais frequente (Wright), depois de os dados serem filtrados para MAF de 0,05 e Call Rate de 0,98 (por marca e indivíduo). Análises exploratórias também foram

realizadas para compreender os dados. Estes foram utilizados para compor a matriz de dados genotípicos da população.

A partir da obtenção dos dados fenotípicos e genotípicos, as análises de associação genômica foram conduzidas de acordo com o modelo linear proposto YU et al. (2005). Neste modelo foram levados em consideração os efeitos de estrutura de população (matriz Q) e os efeitos de familiaridade (matriz de parentesco K). Desta forma, foi utilizado o modelo linear misto levando em consideração os efeitos Q + K para aumentar o poder das análises e reduzir a chance de obtenção de falsos positivos devido a vieses de estrutura de população e grau de parentesco. Este modelo foi rodado usando o programa R Core Team (2019) (BRADBURY et al., 2007).

Para o mapeamento foram utilizadas as abordagens individuais e conjuntas dos dados, ou seja, foi realizada uma análise por local e uma análise conjunta. No total, foram utilizados seis locais (Passo Fundo - RS, Coxilha - RS, Santa Rosa - RS, Arapongas - PR, Pitangueiras - PR e Rio Verde - GO) para o estudo.

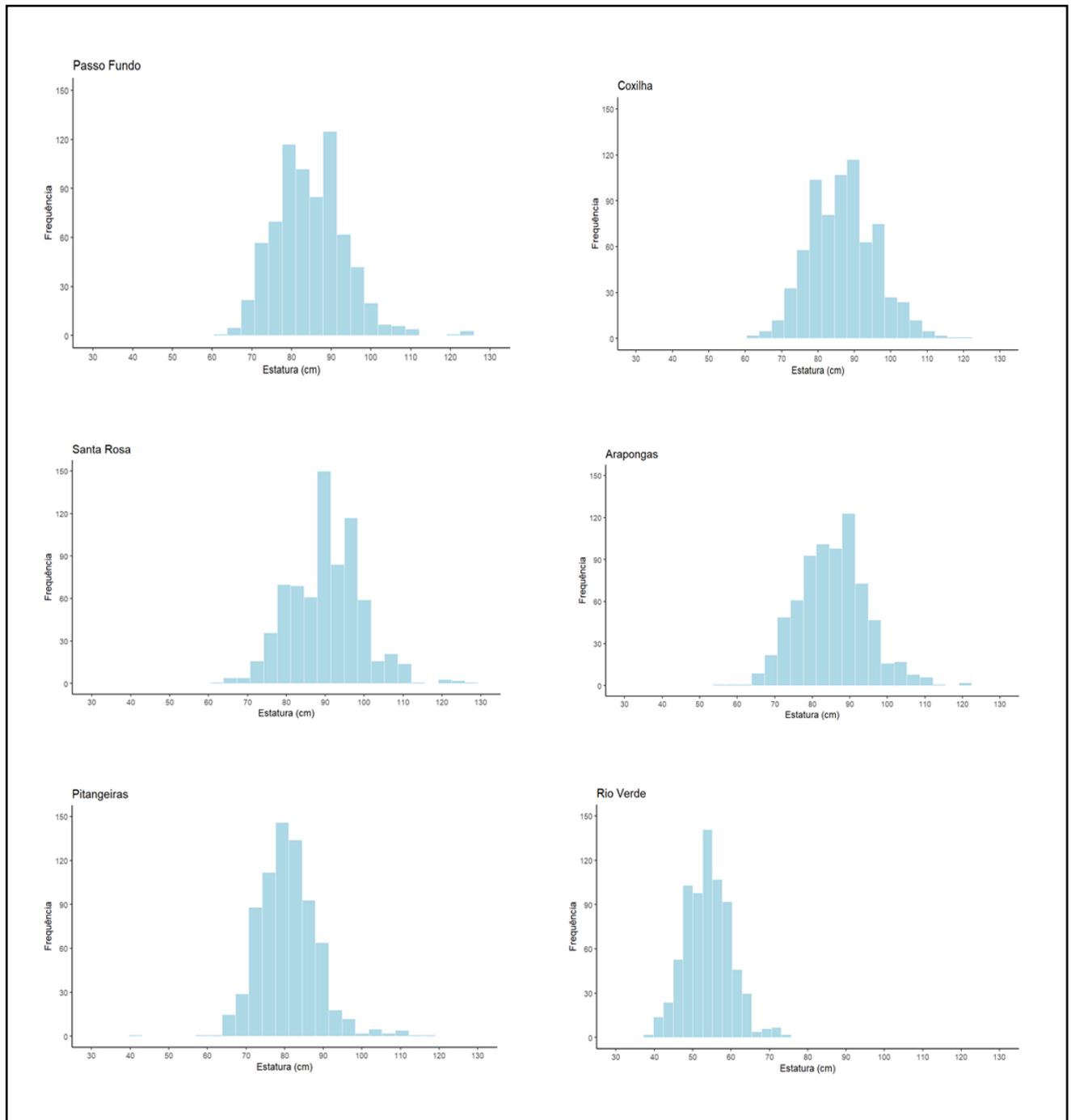
A partir da análise dos dados, foram observadas as regiões significativas dos picos, com limiar de significância estimado por método iterativo do pacote FarmCPU e buscado na literatura quais os QTL ou genes de *Rht* já mapeados nestas regiões.

Assim, com base na literatura e em bancos de dados públicos, procurou-se identificar quais genes previamente reportados correspondem às regiões genômicas encontradas no estudo. Por fim, procurou-se entender quais combinações de genes *Rht* originam estaturas desejáveis em programas de melhoramento, além de buscar novas regiões genômicas para essa característica.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

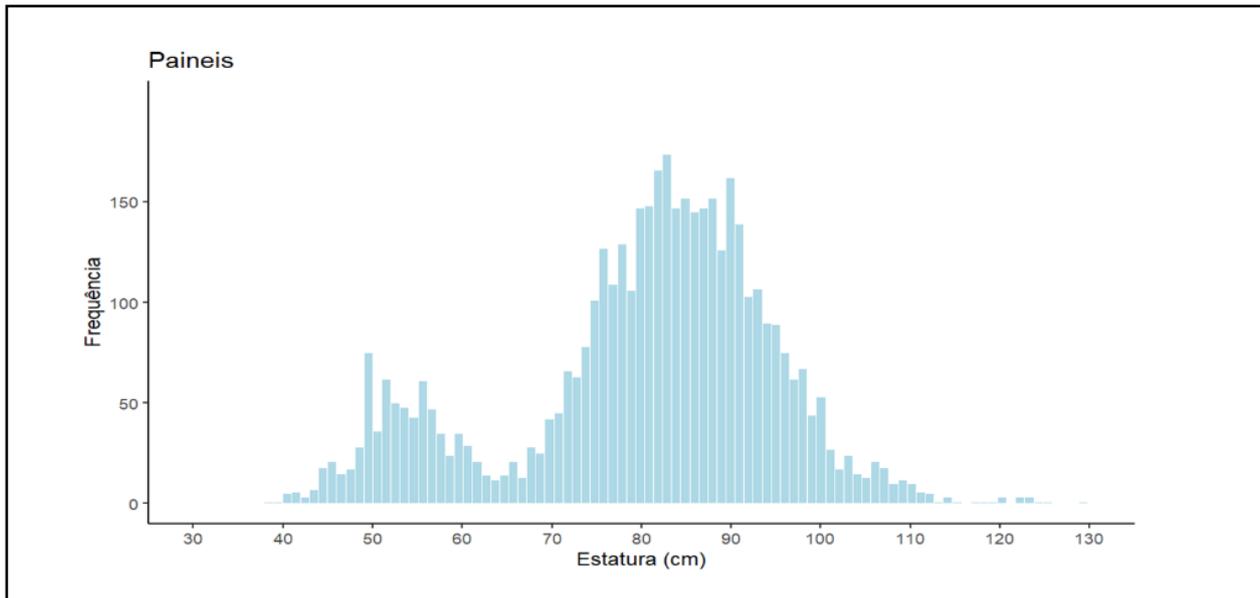
O estudo para a característica altura de planta desenvolvido no painel de trigo elite, apresentou distribuição normal e unimodal para a avaliação individual (FIGURA 1) e distribuição normal e bimodal para a avaliação conjunta dos dados (FIGURA 2) apresentando diferença significativa de acordo com ANOVA (TABELA 3).

Figura 1 - Histograma por local de todos os locais da distribuição fenotípica da estatura de plantas nos genótipos estudados.



Fonte: da autora (2023).

Figura 2 - Histograma de todos os locais da distribuição fenotípica da estatura de plantas nos genótipos estudados.



Fonte: da autora (2023).

Tabela 3 - Análise de variância de todos os locais.

Fonte de variação	GL	QM
Genótipos (G)	243	907 *
Locais (A)	5	127478 *
Blocos	2	39
G x A	1209	33 *
Resíduo	2914	16
CV (%)	5,00	

GL = graus de liberdade; QM = quadrado médio; * = significativo a 1% significância; CV = coeficiente de variação.

Fonte: da autora (2023).

De acordo com a tabela acima (TABELA 3) tanto o caráter genótipo como locais demonstraram diferença significativa, do mesmo modo que a interação genótipo e ambiente foi significativa. Assim, os dados foram submetidos ao teste de comparação de médias de Tukey a 5% de probabilidade (TABELA 4).

A localidade de Santa Rosa - RS, foi a região que demonstrou a maior estatura, com média de 90,26 cm; seguido pela região de Coxilha - RS, com média de 86,82 cm; Arapongas - PR, com média de 85,40 cm; seguido por Passo Fundo - RS, com estatura média de 84,72 cm; Pitangueiras - PR, com estatura média de 80,80 cm, e por fim, Rio Verde - GO, foi a localidade que apresentou a menor estatura, com média de 54,05 cm (TABELA 4.)

Essa discrepância na estatura da localidade de Rio Verde - GO, com as demais regiões estudadas se deve, principalmente, pela escassez hídrica (ensaio realizado no sequeiro)

acompanhada por elevadas temperaturas. Por esses fatores, no Brasil, o cultivo do trigo se restringiu, durante muitos anos, apenas à região Sul, devido a fatores bioclimáticos (GUTKOSKI et al., 2007).

Segundo Condé, et al, (2010) a seca pode ser considerada como o principal fator de estresse ambiental, afetando diretamente, a produção das culturas em todo o mundo, em especial nas regiões tropicais. Diversas respostas metabólicas protegem a planta na presença de estresse hídrico, como por exemplo, o fechamento dos estômatos, o que reduz a transpiração, impedindo a perda de água pelas folhas (MACHADO & SASSAKI, 1999; TAIZ & ZEIGER, 2010).

Conforme Lawlor & Uprety (1993), o fechamento dos estômatos impede a entrada de gás carbônico, o que é fundamental para a realização da fotossíntese. Não ocorrendo esse processo de produção de energia, as plantas podem apresentar uma redução na área foliar, redução de altura, e perda de produção (SOUSA & LIMA, 2010).

Os dados referentes à altura de plantas apresentaram uma boa correlação entre as localidades, mesmo a região de Rio Verde - GO, quando correlacionados aos demais locais de estudo apresentou valores maiores e igual a 0,72 (FIGURA 3). Isso demonstra que mesmo em diferentes ambientes os genes de nanismo são expressos, sendo o fenótipo de baixa estatura expresso em maior intensidade devido as características ambientais de cada região em estudo.

Canci et al, (1997) estudou o carácter estatura de planta e os efeitos do ambiente, encontrando em seus resultados uma interação entre genótipo x ambiente, indicando que a mesma cultivar pode se comportar de maneira diferente em distintos ambientes.

Outra correlação fenotípica positiva foi estudada por Camargo & Oliveira (1983), onde constatou-se um aumento na produção de grãos ligado ao porte reduzido de plantas em diferentes ambientes. Boukerrou & Rasmusson (1990), analisaram algumas cultivares de cevada lançadas entre 1920 e 1984 em diversos ambientes e também verificaram aumento no rendimento de grãos relacionado, entre outras características, a diminuição da estatura de planta.

Isso demonstra que os genes de nanismo podem ser expressos mesmo em diferentes ambientes, podendo sua interação na redução de estatura ser mais ou menos influenciada de acordo com a temperatura e disponibilidade de água de cada ambiente.

Para o carácter estatura de planta em trigo, trabalhos demonstram altos valores de herdabilidade (YAO, et al., 2011). De acordo com Rebetzke et al. (2012), estudando fontes de genes de nanismo, encontraram valores elevados de herdabilidade para estatura de plantas, assim, altos valores de herdabilidade indicam que há maior probabilidade de ganhos de seleção, uma vez que há menor influência do ambiente.

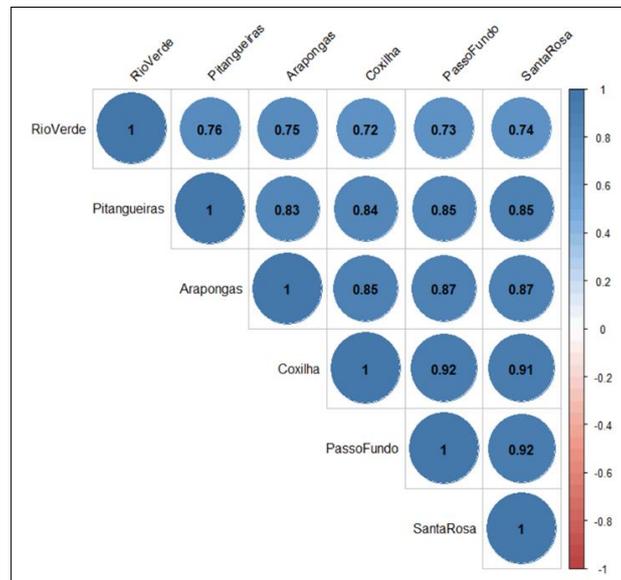
Tabela 4 - Dados coletados na safra de 2021 em seis localidades, submetidos ao teste de comparação de médias de Tukey a 5% de probabilidade.

Locais	Médias ¹
Santa Rosa	90.26 a
Coxilha	86.82 b
Arapongas	85.40 c
Passo Fundo	84.72 d
Pitangueiras	80.80 e
Rio Verde	54.05 f

¹= significativo a 5% de probabilidade de erro pelo teste de médias Tukey.

Fonte: da autora (2023).

Figura 3 - Correlação entre os locais para o estudo da característica estatura de plantas em painel de trigo elite.



Fonte: da autora (2023).

Os estudos da associação genômica ampla (GWAS) evidenciaram um conjunto de SNPs e regiões genômicas associados à estatura do trigo. Cada ambiente foi analisado individualmente (FIGURA 4, 5, 6, 7, 8 e 9) e em conjunto, utilizando-se a média de todas as localidades (FIGURA 10). Utilizou-se a base de dados para trigo e aveia (GrainGenes) para o estudo dos SNPs encontrados, utilizando o genoma de referência “Chinese Spring 1.0”, com janela de busca de 10kb.

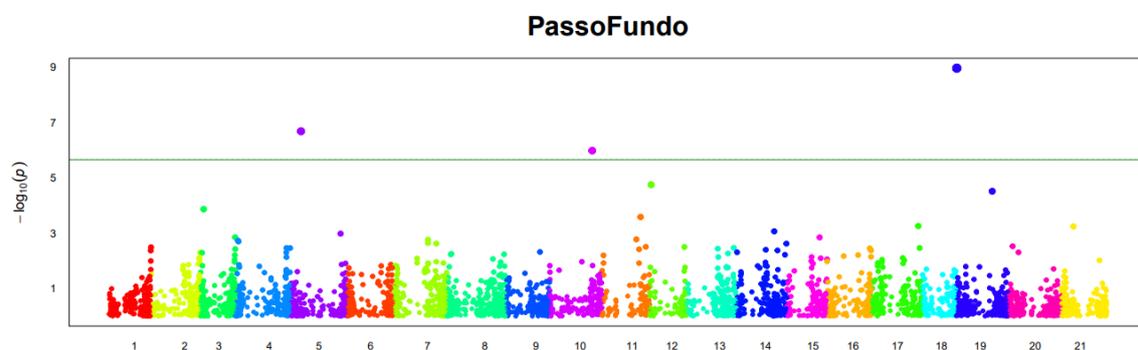
Na região do Rio Grande do Sul, as análises de associação realizadas para a localidade de Passo Fundo, demonstraram a presença de cinco SNPs localizados no cromossomo 2BS, 4AL, 4DS e duas marcas no cromossomo 7A sendo uma no braço curto e outra no braço longo do cromossomo (FIGURA 4).

O SNP localizado no cromossomo 2BS foi localizado entre as posições 142998710-143001885, onde foi encontrado o gene *TraesCS2B02G170000*, o qual possui resposta ao estresse salino/antifúngico (BLAKE et al., 2019). Segundo Ribeiro et al., (2001) o aproveitamento de algumas áreas como as de regiões áridas e semiáridas esbarra em alguns obstáculos como a salinidade e o potencial de sodicidade da água. De acordo com Torres, et al., (2000) por condições ambientais, nem sempre as sementes encontram no solo o ambiente favorável para sua germinação e desenvolvimento. Segundo dados da Embrapa (2022) 40% do trigo cultivado no cerrado brasileiro pertence áreas irrigadas. Assim torna-se fundamental controlar os níveis de sais no solo, pois em excesso pode limitar no desenvolvimento e produção da cultura.

Os SNPs localizados nos cromossomos 4AL, 4DS e 7AS detectou três genes cujas funções ainda não foram descritas. Os genes são *TraesCS4A02G316500*, *TraesCS4D02G046500* e *TraesCS7A02G032500*, localizados entre as posições 606400310-606400330; 22018000-22018100 e 13797840-13797870 respectivamente (BLAKE et al., 2019). Esses resultados vão de encontro ao estudo realizado Sukhikh et al., (2021) o qual relatou a presença dos genes *Rht2* e *Rht10* no cromossomo 4DS e o gene *Rht22* no cromossomo 7AS. Assim, esses SNPs encontrados nesse estudo podem ter ligação com os genes *Rht2*, *Rht10* e *Rht22*.

Para a marca localizado no cromossomo 7AL não foi localizada nenhum gene próximo da posição 511395836-511395936.

Figura 4 - Gráfico Manhattan Plot obtido para a característica altura de planta no município de Passo Fundo, RS. A linha correspondendo ao limite de p -value $< 0,001$.



Fonte: da autora (2023).

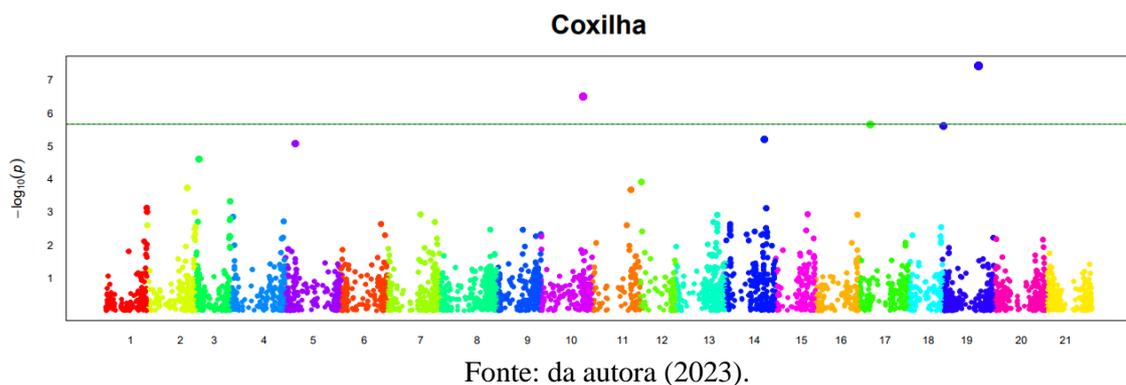
Para o ambiente Coxilha, foram encontrados sete SNPs, localizados no cromossoma 1DS, 2BS, 4AL, 5BL, 6BS, 7AS e 7AL (FIGURA 5).

Os SNPs localizados nos cromossomos 2BS, 4AL, 7AS e 7AL foram os mesmos encontrados no ambiente de Passo Fundo, RS e já foram citados acima. Assim, mais uma vez destaca-se a marca no cromossomo 7AS onde Sukhikh et al., (2021) relatou a presença do gene *Rht22*.

Já os demais SNPs encontrados estão localizados no cromossomo 1DS e 5BL entre as posições 49617200-49617230 e 549971560-549971580, onde encontrou-se os genes TraesCS1D02G067980 e TraesCS5B02G371300 respectivamente, porém a função desses genes ainda não foi descrita (BLAKE et al., 2019).

Já para o SNP localizado no cromossomo 6BS não foi localizado nenhum gene próximo da posição 164035370-16403547.

Figura 5 - Gráfico Manhattan Plot obtido para a característica altura de planta de trigo no município de Coxilha, RS. A linha correspondendo ao limite de p-value < 0,001.



Santa Rosa, foi a localidade que apresentou o maior número de associações, ou seja, nove SNPs, dois deles foram localizados no cromossoma 1DS, sendo as demais marcas localizadas no cromossomo 2BS, 3BL, 4BL, 4DS, 5BL e duas associações no cromossoma 7A uma no braço curto e outra no braço longo do cromossomo (FIGURA 6).

O SNPs localizados nos cromossomos 2BS e 7AS foram os mesmos encontrados nos ambientes de Passo Fundo e em Coxilha, RS e já foram citados acima. Vale ressaltar que mais uma vez destaca-se a marca no cromossomo 7AS onde Sukhikh et al., (2021) relatou a presença do gene *Rht22*. Já a marca encontrada no cromossomo 4DS foi citada no ambiente de Passo Fundo, RS. Fato também ocorrido com o SNP localizada no cromossomo 1DS a qual já foi citada na localidade de Coxilha, RS.

Nesta localidade quatro novas associações demonstraram-se presentes, elas estão localizadas nos cromossomos 1DS, 3BL, 4BL e 5BL e estão inseridas nos genes TraesCS1D02G048900, TraesCS3B02G385800, TraesCS4B02G267900 e

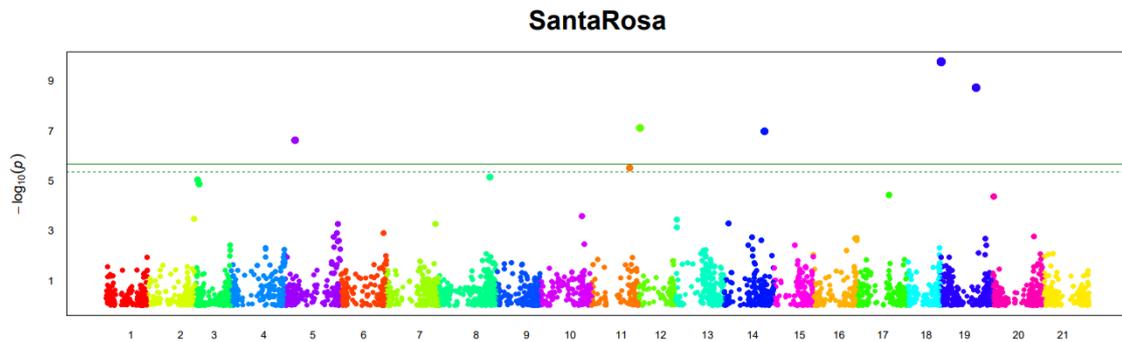
TraesCS5B02G399500 nas posições 28570020-28570040, 605911670-605911700, 541471280-541471300 e 576916720-576916760 respectivamente (BLAKE et al., 2019). A função desses genes de acordo com o database de trigo (Grain Gene) cita o gene TraesCS1D02G048900 responsável pela ligação de carboidratos. Sabe-se que durante a germinação, há um aumento na atividade das lipases, que estão associadas aos corpos lipídicos. Os ácidos graxos, liberados dos triglicerídeos pela ação das lipases, são metabolizados pelas células dos glioxissomos e convertidos em carboidratos. Durante o período de germinação do trigo as lipases apresentam um aumento de atividade, principalmente no coleóptilo e nas raízes seminais estando relacionado com o desenvolvimento e porte de planta. Segundo Queji et al., (2006) o amido é considerado o mais importante carboidrato presente na farinha de trigo, contribuindo para a formação da estrutura, consistência e textura da massa.

O gene TraesCS4B02G267900 está descrito como percursos de atividade de carboxipeptidase do tipo serina, responsável pela digestão de proteínas (BLAKE et al., 2019). A combinação ideal entre qualidade e quantidade de proteínas presentes no trigo pode estar relacionada com o caráter “stay-green”, responsável pelo aumento no período de permanência dos colmos e folhas verdes, até o enchimento total dos grãos, tem demonstrado ser promissor em atribuir qualidade ao trigo, principalmente em relação a resistência a moléstias (WALULU et al., 1994), maior capacidade de acumular matéria seca, devido ao aumento na produção de fotoassimilados (GENTINETTA et al., 1986), além disso, poderá proporcionar maior tolerância ao acamamento (CUKADAR-OLMEDO & MILLER, 1997) respondendo positivamente a uma maior aplicação de nitrogênio, garantindo um maior enchimento dos grãos com amido e ainda produzir uma maior quantidade de proteína.

Já função do gene TraesCS5B02399500 está relacionada com processos metabólicos com atividades de transferase (BLAKE et al., 2019). A produtividade do trigo é afetada principalmente quando a planta está no final do estágio vegetativo, quando a planta sofre naturalmente com estresses oxidativos. Assim, o sistema de defesa da planta responde aumentando a atividade de enzimas através da transferase, além de produzir metabólitos que combatem os efeitos oxidativos, permitindo expressar seu ideal desenvolvimento e produtividade (REZENDE, K, H. 2018).

O gene TraesCS3B02G385800 ainda não possui função descrita (BLAKE et al., 2019).

Figura 6 - Gráfico Manhattan Plot obtido para a característica altura de planta de trigo no município de Santa Rosa, RS. A linha contínua correspondendo ao limite de p-value < 0,005 enquanto a linha pontilhada corresponde ao valor de p-value < 0,001.



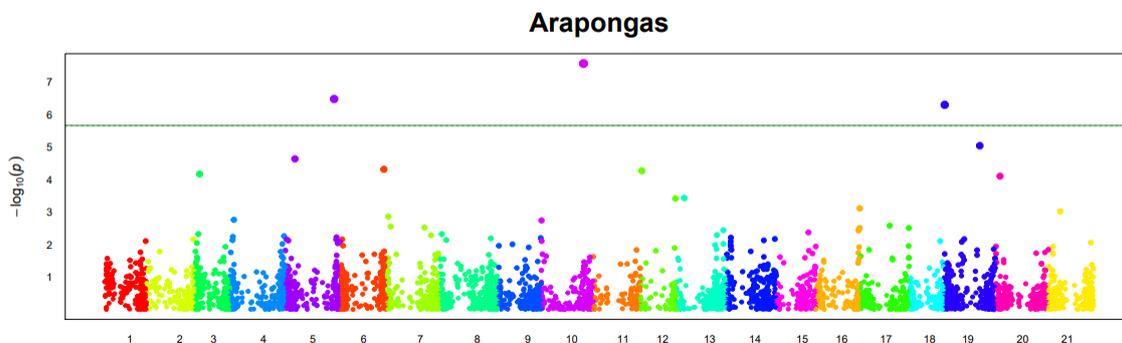
Fonte: da autora (2023).

Para a região do Paraná, as análises de associação realizadas para a localidade Arapongas apresentaram cinco SNPs significativos, localizados no cromossoma 2BS, 2BL, 4AL, 7AS e 7AL (FIGURA 7).

O SNPs localizados nos cromossomos 2BS, 7AS e 7AL foram os mesmos encontrados nos ambientes de Passo Fundo, Coxilha e Santa Rosa, RS e já foram citados acima. Pela terceira vez destaca-se o cromossomo 7AS portador do gene *Rht22* (SUKHIKH, S. et al., 2021). Já o SNP localizado no cromossomo 4AL foi o mesmo encontrado nos ambientes de Passo Fundo e Coxilha, RS.

A marca localizada no cromossomo 2BL, apareceu exclusivamente no ambiente de Arapongas, PR e vai de encontro com o estudo de Sukhikh et al., (2021) o qual relatou o gene *Rht4* no cromossomo 2BL. Porém nesse estudo nenhum gene foi encontrado próximo a sua posição 698081940-698082040.

Figura 7 - Gráfico Manhattan Plot obtido para a característica altura de planta de trigo no município de Arapongas, PR. A linha correspondendo ao limite de p-value < 0,001.

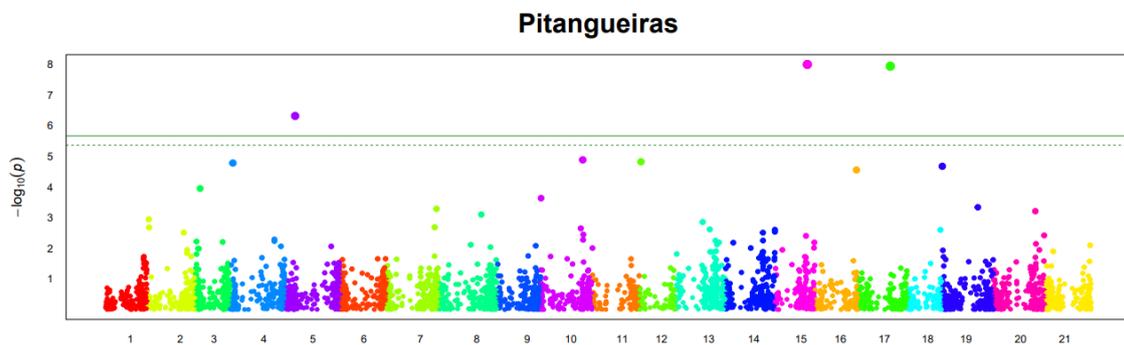


Fonte: da autora (2023).

O ambiente de estudo Pitangueiras apresentou três SNPs, localizados nos cromossomos 2BS, 5DL e 6BL (FIGURA 8). A marca localizada no cromossomo 2BS foi a mesma encontrada para as demais localidades citadas acima (Passo Fundo - RS, Coxilha - RS, Santa Rosa - RS e Arapongas - PR).

Já as marcas localizadas nos cromossomos 5DL, portador do *Rht23* (SUKHIKH, S. et al., 2021), e 6BL foram localizados nas posições 460943800-460943850 e 457216400-457216450 e estão inseridos nos genes *TraesCS5D02G392700* responsável pelo transporte de cátions e o gene *TraesCS6B02G254200* o qual possui a função de ligação do DNA e também, responsável pelo transporte catiônico (BLAKE et al., 2019). Esses genes podem ajudar na absorção de nutrientes no solo, através das raízes das plantas os principais cátions responsáveis pela fertilidade do solo, desenvolvimento de planta (porte e estatura) e produtividade da cultura do trigo podem ser extração do solo com maior facilidade (GAZZONI, L, D. 2017).

Figura 8 - Gráfico Manhattan Plot obtido para a característica altura de planta de trigo no município de Pitangueiras, PR. A linha contínua correspondendo ao limite de p-value < 0,005 enquanto a linha pontilhada corresponde ao valor de p-value < 0,001.

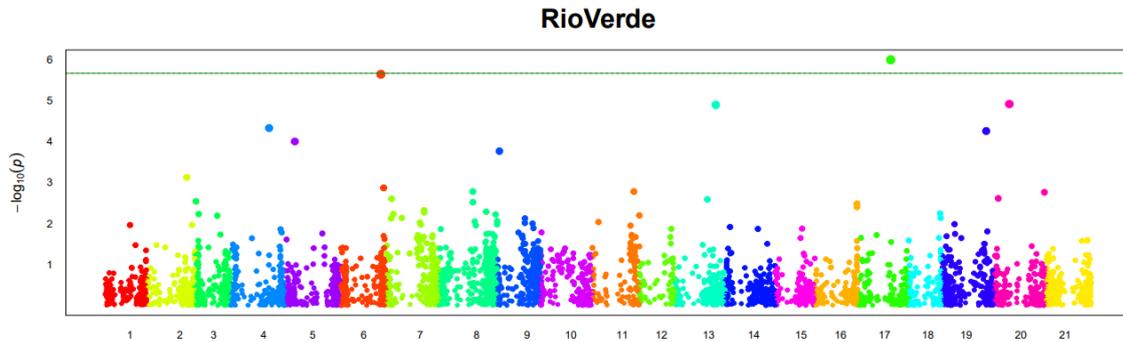


Para a região de Goiás, avaliou-se a localidade de Rio Verde, a qual apresentou dois SNPs localizados no cromossomo 2DL e 6BL (FIGURA 9).

A marca localizada no cromossomo 2DL apareceu exclusivamente para a localidade de Rio Verde, GO e próximo a esse SNP foram encontrados dois genes. Na posição 535108756-535108771 foi encontrado o gene *TraesCS2D02G421700*, mas a função ainda não foi descrita (BLAKE et al., 2019). Contudo, nas proximidades do cromossomo, na posição 61773384-61773400 foi encontrado o gene *MIR164* o qual pode estar associado ao melhor desenvolvimento do sistema radicular, resistência a seca, aumento no rendimento de grãos e regulação negativa a resistência a ferrugem linear do trigo (CHI, Q. et al. 2022; FENG, H. et

al. 2013; GENG, Y. et al.2020). O SNP localizado no cromossomo 6BL foi o mesmo encontrado na localidade de Pitangueiras, PR.

Figura 9 - Gráfico Manhattan Plot obtido para a característica altura de planta de trigo no município de Rio Verde, GO. A linha correspondendo ao limite de p-value < 0,001.



Fonte: da autora (2023).

Quanto a média geral de todas as localidades para o estudo de associação ampla, foram encontrados sete SNPs significativos, localizadas nos cromossomos 1DS, 2BS, 4AL, 5DL, 6BS, 7AS e 7AL (FIGURA 10). Nessas marcas, utilizando-se a busca de dados de 10kb foram encontrados cinco genes.

Tabela 5 - Resultado médio dos SNPs significativos de todas as localidades estudadas, demonstrando o cromossomo e genes encontrados próximos as marcas significativas.

Cromossomo	1DS	2BS	4AL	5DL	6BS	7AS	7AL
Gene	TraesCS1D02G067980	TraesCS2B02G170000	TraesCS4A02G316500	TraesCS5D02G392700	Nenhum	TraesCS7A02G032500	Nenhum

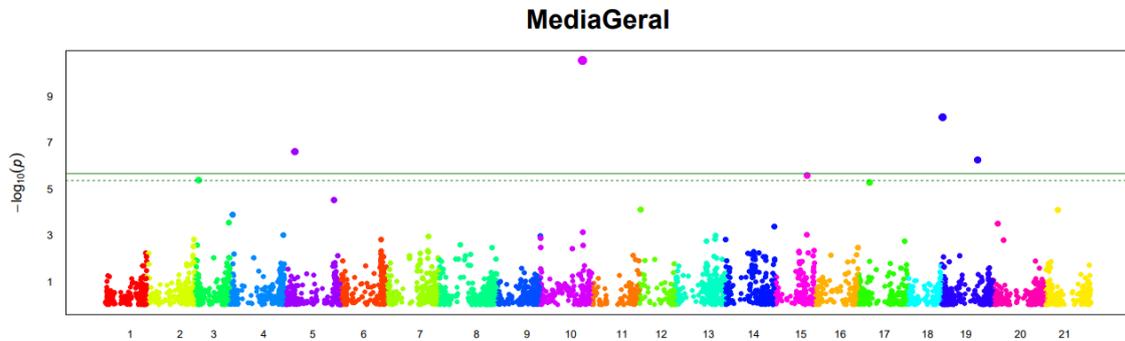
Fonte: da autora (2023).

A marca localizada no cromossomo 2BS foi o SNP que mais apareceu, encontrado nas localidades de Passo Fundo - RS, Coxilha - RS, Santa Rosa - RS, Arapongas -PR e Pitangueiras - PR.

Os SNPs localizados nos cromossomos 7AS e 7AL foram marcas presentes em quatro localidades, sendo elas Passo Fundo - RS, Coxilha - RS, Santa Rosa - RS e Arapongas - PR. Já marca localizada no cromossomo 4AL foi identificada em três localidades, Passo Fundo - RS, Coxilha - RS e Arapongas - PR.

O SNP localizado no cromossomo 1DS foi localizado na localidade de Coxilha - RS e Santa Rosa - RS. Já as marcas localizadas nos cromossomos 2BS, 5DL e 6BS apareceram exclusivamente para os ambientes Arapongas - PR, Pitangueiras - PR e Coxilha - RS, respectivamente.

Figura 10 - Gráfico Manhattan Plot obtido para a característica altura média de planta de trigo em todos os municípios estudados. A linha contínua correspondendo ao limite de p-value < 0,005 enquanto a linha pontilhada correspondendo ao limite de p-value < 0,001.



Fonte: da autora (2023).

Esses sete SNPs encontrados no resultado médio proporcionou o efeito de redução na estatura média dos materiais. A marca encontrada no cromossomo 1DS causou uma redução de estatura de 2,68 cm, enquanto o SNP localizado no cromossomo 2BS proporciona uma redução de estatura de 1,96 cm. As demais marcas localizadas nos cromossomos 4AL, 5DL, 6BS, 7AS e 7AL causaram uma redução de estatura de 2,57 cm; 2,39 cm; 3,60 cm; 3,35 cm e 4,59 cm, respectivamente.

Vale ressaltar que as regiões de Pitangueiras, PR e Rio Verde, GO, durante o desenvolvimento do trigo, na safra de 2021, sofreram com falta de água e elevadas temperaturas, fato que pode ter reduzido a altura das plantas. Segundo SOUZA (1999), o estresse provocado por altas temperaturas, conciliado por falta de água são um dos principais fatores ambientais que limitam a produção de trigo. Entre as principais características destaca-se a redução no desenvolvimento das raízes e dos perfilho, redução da área foliar, encurtamento do ciclo total da planta e altura de planta reduzida.

5 CONCLUSÕES

O comportamento altura de planta em trigo demonstrou maior estatura no ambiente de estudo de Santa Rosa - RS, seguido pela região de Coxilha - RS, Arapongas - PR, Passo Fundo - RS, Pitangueiras - PR, e por fim, Rio Verde - GO.

Sugere-se continuação desse estudo com maior intervalo de busca (maior que 10kb), principalmente focando nos cromossomos 5DL e 7AS onde já foram relatados na literatura os genes *Rht22* e *Rht23* e apresentaram marcas significativas no resultado médio de todas as localidades estudadas nesse trabalho.

As sete associações médias significativas demonstraram redução na estatura do trigo e estão ligadas com genes já descritos na literatura sendo eles TraesCS1D02G067980, TraesCS2B02G170000, TraesCS4A02G316500, TraesCS5D02G39270 e TraesCS7A02G03250.

REFERÊNCIAS

- ARORA, S. et al. **Genome-wide association mapping of grain micronutrients concentration in *Aegilops tauschii***. *Frontiers in Plant Science*, 2019.
- ALIPOUR, H., BIHAMTA, M. R., MOHAMMADI, V. **Genotyping-by-Sequencing (GBS) Revealed Molecular Genetic Diversity of Iranian Wheat Landraces and Cultivars**. *Plant Science*. p. 1-14, 2017.
- BAJGAIN, P., ROUSE, M. N., ANDERSON, J. A. **Comparing Genotyping-by-Sequencing and Single Nucleotide Polymorphism Chip Genotyping for Quantitative Trait Loci Mapping in Wheat**. *Crop Science*, vol. 56, p. 232-248, 2015.
- BECKMAN, I. **Retrospecto da obra fitotecnia de um geneticista**. Bagé: Estação Experimental de Bagé, 1965.
- BELLUCCI, A., TORP, M. A., BRUUN, S. et al. **Association Mapping in Scandinavian Winter Wheat for Yield, Plant Height, and Traits Important for Second-Generation Bioethanol Production**. *Plant Science*. p. 1-12, 2015.
- BLACK, C. V. et al. **GrainGenes: centralized small grain resources and digital platform for geneticists and breeders**. Oxford University Press. p. 1-7, 2019.
- BOUKERROU, L., RASMUSSEN, D.C. **Breeding for high biomass yield in spring barley**. *Crop Science*, Madison, vol. 30, p. 31-35, 1990.
- BÖRNER, A. J., WORLAND, J., PLASCHKE, E. S. et al. **Pleiotropic Effects of Genes for Reduced Height (*Rht*) and Day-Length Insensitivity (*Ppd*) on Yield and its Components for Wheat Grown in Middle Europe**. *Plant Breeding*, vol.111, p. 204-216, 1993.
- BÖRNER, A., RODER, M., KORZUN, V. **Comparative molecular mapping of GA insensitive *Rht* loci on chromosomes 4B and 4D of common wheat (*Triticum aestivum* L.)**. *Theoretical and Applied Genetics*, vol. 95, p. 1133-1137, 1997.
- BRADBURY, P. J. et al. **TASSEL: software for association mapping of complex traits in diverse samples**. *Bioinformatics*, vol. 23, p. 2633-2635, 2007.
- BRASIL. **Guia Alimentar para a População Brasileira**. Ministério da Saúde. Secretaria de Atenção à Saúde. 2. ed. Brasília: Departamento de Atenção Básica, 2014.
- CANCI, P. C., CARVALHO, F. I. F., NETO, J. F. B., et al. **Diferentes ambientes para avaliação da sensibilidade ao ácido giberélico em genótipos de trigo (*Triticum aestivum* L.)**. *Ciência Rural*, Santa Maria, vol. 27, p. 21-25, 1997.
- CAMARGO, C. E. O. & OLIVEIRA, O. F. **Melhoramento do trigo. Estimativas da herdabilidade e correlações entre altura, produção de grãos e outros caracteres agrônômicos em trigo**. *Bragantia*, Campinas, p. 131-48, 1983.

CHEN, G., ZHENG, Q., BAO, Y. et al. **Molecular cytogenetic identification of a novel dwarf wheat line with introgressed *Thinopyrum ponticum* chromatin.** Journal Bioscience, vol. 37, p.149-155, 2012.

CHEN, L., DU, Y., LU, Q., et al., **The photoperiod-insensitive allele *Ppd-D1a* promotes earlier flowering in *Rht12* dwarf plants of bread wheat.** Plant Science., vol. 9, p. 1-13, 2018.

CHI, Q. et al. **MiR164-TaNAC14 module regulates root development and abiotic-stress tolerance of wheat seedlings.** Journal of Integrative Agriculture, 2022.

CONAB - COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. **A Cultura do Trigo.** Organizadores Aroldo Antonio de Oliveira Neto e Candice Mello Romero Santos. – Brasília: Conab, 2017.

CONAB - COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. **Safra 2018/19: décimo primeiro levantamento. Acompanhamento da safra brasileira: grãos.** Brasília, DF, vol. 6, p. 1-45, 2019.

CONDÉ, A. B. T., COELHO, M. A. O., YAMANAKA, C. H., et al., **Adaptabilidade e Estabilidade de Genótipos de Trigo sob Cultivo de Sequeiro em Minas Gerais.** Pesquisa Agropecuária Tropical, vol. 40, p. 45-52. 2010.

COSTA, M. G., SOUZA, E. L., STAMFORD, T. L. M. et al. **Qualidade tecnológica de grãos e farinhas de trigo nacionais e importados.** Ciênc. Tecnol. Aliment., Campinas, v. 2, p. 220-225, jan.-mar. 2008.

CUKADAR-OLMEDO, B.; MILLER, J.F. **Inheritance of the stay green trait in sunflower.** Crop Science. p.150-153, 1997.

CUNHA, G. R. **Meteorologia: fatos & mitos.** Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2003.

DALRYMPLE, D. G. **“Development and Spread of High Yielding Wheat Varieties in Developing Countries.”** Agency of International Development, Washington, DC, 1986.

ELLIS, M. H., REBETZKE, G. J., CHANDLER, P. et al. **The effect of different height reducing genes on the early growth of wheat.** Funct. Plant Biol, vol. 31, p. 583-589, 2004.

ELLIS, H. M., BONNETT, D. G., REBETZKE, G. J. **A 192 bp allele at the *Xgwm261* locus is not always associated with the *Rht8* dwarfing gene in wheat (*Triticum aestivum*).** Euphytica, v.157, p. 209-214, 2007.

ELSHIRE, R. J., GLAUBITZ, J. C., Q. SUM, J.A. et al. **A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species.** 2011.

FARINHAS: **De trigo, de outros cereais e de outras origens.** Aditivos & Ingredientes, São Paulo, 2009.

FEDERIZZI, L. C. et al. **Melhoramento do trigo.** In: BORÉM, A. (Ed.). Melhoramento de espécies cultivadas. Viçosa, MG: UFV, p. 535-571, 1999.

- FENG, H. et al. **The target gene of tae-miR164, a novel NAC transcription factor from the NAM subfamily, negatively regulates resistance of wheat to stripe rust.** *Molecular Plant Pathology*, 2013.
- FISCHER, R. A., QUAIL, K. J. **The effect of major dwarfing genes on yield potential in spring wheats.** *Euphytica* vol.46, p.51-56, 1990.
- FLINTHAM, J. E., GALE, M. D. **The Tom Thumb dwarfing gene, Rht3, in wheat. I. Reduced pre harvest sprouting damage to bread-making quality.** *Theory Apply Genetic* vol.62, p.121-126, 1982.
- FLINTHAM, J. E., BORNER, A., WORLAND, A. J. et al. **Optimizing wheat grain yield: effects of Rht (gibberellin sensitive) dwarfing genes.** *J. Agric. Sci.*, vol. 128, p. 11-25, 1997.
- GARCIA. C. A. **Tendência do Mercado de Trigo para 2003: V Encontro Técnico Novas Tecnologias em trigo, 2003.** Cascavel. Cooperativa Central Agropecuária de Desenvolvimento Tecnológico e Econômico (COODETEC), 2003.
- GAZZONI, L, D. **Os minerais têm atividades específicas na vida das plantas, e a falta de um prejudica o todo.** AGRO DBO, 2017.
- GENG, Y. et al. **Mir164-targeted TaPSK5 encodes a phytosulfokine precursor that regulates root growth and yield traits in common whet (*Triticum aestivum* L.).** *Plant Molecular Biology*. vol 104, p. 615-628, 2020.
- GENT, M. P. N., KIYOMOTO, R. K. **Physiological and Agronomic Consequences of Rht Genes in Wheat; Journal of Crop Production.** vol.1, p. 27-46, 1997.
- GENTINETTA, E. et al. **A major gene for delayed senescence in maize. Pattern of photosynthates accumulation and inheritance.** *Plant Breeding*. p. 193-203, 1986.
- GUPTA, P. K., KUMAR, J. R; MIR, R. et al. **Markerassisted selection as a component of conventional plant breeding.** *Plant Breeding Reviews*. John Wiley & Sons, Hoboken, NJ. p. 145-217, 2010.
- GUTKOSKI, L. C.; KLEIN, B.; PAGNUSSATT, F. A.; et al. **Características tecnológicas de genótipos de trigo (*Triticum aestivum* L.) cultivados no cerrado.** *Ciência e Agrotecnologia*, vol.31, p.786-792, 2007.
- GRIFFITHS, S., SIMMONDS, J., LEVERINGTON, M., et al. **Meta-QTL analysis of the genetic control of crop height in elite European winter wheat germplasm.** *Mol. Breed.* 29, p. 159-171, 2012.
- HANSON, H., BORLAUG, N. E., e ANDERSON, R. G. **“Wheat in the Third World.”** Westview Press. Boulder, CO., 1982.
- JAMES, T. T. **The association of the semi-dwarf genes Rht-B1 and Rht-D1 with Fusarium head blight resistance.** Diploma thesis; University of Natural Resources and Life

Sciences Vienna Department of Agrobiotechnology Tulln IFA Tulln; Institute for Biotechnology in Plant Production; Vienna, 2011.

JENSEN, J. W., MAGID, J., HANSEN-MOLLER, J. et al. **Genetic variation in degradability of wheat straw and potential for improvement through plant breeding.** *Biomass Bioenergy* 35, p. 1114-1120, 2011.

JOBSON, E.M., JOHNSTON, R.E., OIESTAD, A.J. et al. **The impact of the wheat Rht-B1b semi-dwarfing allele on photosynthesis and seed development under field conditions.** *Front. Plant Sci.*, vol. 10, 2019.

WALULU, R.S. et al. **Inheritance of the stay green trait in sorghum.** *Crop Science*. p. 970-972, 1994.

KONZAK, C. F. **Mutations and mutation breeding.** In E. G. Heyne (Ed.), "Wheat and Wheat Improvement". American Society of Agronomy, Inc., Madison, WI, p. 428-433, 1987.

LIU, H., M. BAYER, A. DRUKA, J. et al. **An evaluation of genotyping by sequencing (GBS) to map the Breviaristatum-e (ari-e) locus in cultivated barley.** *BMC Genomics* 15:104. 2014.

LIU, D., ZHANG, L., HAO, M. et al. **Wheat breeding in the hometown of Chinese Spring.** *Crop Science Society of China and Institute of Crop Science, CAAS*. p 82-90. 2018.

LAWLOR, D. W.; UPRETY, D. C. **Effects of water stress on photosynthesis of crops and the biochemical mechanism.** In: Abrol YP, Mohanty P, Govinjee, eds. *Photosynthesis: photoreactions to plant productivity*. New Dehli: Oxford and IBH Publishing Co. PVT. Ltd v.1, p. 419-449, 1993.

LOSKUTOVA, N. P. **The Influence of Rht 1-5, Rht 8-9 and Rht 13 Genes on Morphological Characters and Yield Productivity of Wheat.** University Extension Press, University Saskatchewan, Saskatoon, p. 283-284, 1998.

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*. Tóquio: Springer, 2015.

MA, S. et al. **WheatOmics: a platform combining multiple omics data to accelerate functional genomics studies in wheat.** *Mol Plant* p. 1965-1968, 2021.

MACHADO, E. C., SASAKI, R. M. **Trocas gasosas e condutância estomática em duas espécies de trigo em diferentes teores de água no solo.** *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, vol.34, p. 1571-1579, 1999.

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

MIRALLES, D. J., SLAFER, G. A. **Grain weight reductions in wheat associated with semi dwarfism: an analysis of grain weight at different positions within the spike of near-isogenic lines.** *Journal Agronomy Crop Science* vol.177, p. 9-16, 1996.

- MILACH, S. C. K., FEDERIZZI, L. C. **Dwarfing Genes In Plant Improvement.** *Advances in Agronomy*, vol.73, 2001.
- 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*, vol. 131, p. 2021-2035, 2018.
- MORRIS, G. P. et al. **Dissecting genome-wide association signals for loss-of-function phenotypes in sorghum flavonoid pigmentation traits.** *G3: Genes, Genomes, Genetics*, 2013.
- MORRISON, K. J., VOGUEL, O. A. **“Gaines, a Semidwarf Winter Wheat for the Pacific North - west.”** Washington State University, Washington, 1962.
- NIZAM UDDIN, M.; MARSHALL, D. R. **Effects of dwarfing genes on yield and yield components under irrigated and rainfed conditions in wheat (*Triticum aestivum* L.).** *Euphytica* vol.42, p. 127-134, 1989.
- OGIHARA, Y., ISONO, K., KOJIMA, T. et al. **Chinese spring wheat (*Triticum aestivum* L.) chloroplast genome: Complete sequence and contig clones.** *Plant Mol Biol Rep* 18, p. 243-253, 2000.
- PAUX, E., SOURDILLE, P., SALSE, J. et al. **A physical map of the 1-gigabase bread wheat chromosome 3B.** *Science* 322, p. 101-104, 2008.
- 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*, vol. 79, p. 70-82, 2006.
- POLAND, J.A., BROWN, M.E. **Development of high-density genetic maps for barley and wheat using a novel two-enzyme genotyping-by-sequencing approach.** Sorrells, and J.-L. Jannink. 2012
- POMERANZ, Y. **Wheat: chemistry and technology.** 3. ed. Saint Paul: A.A.C.C., 1988.
- QUEJI, D, F, M. et al. **Propriedades Reológicas da Massa de Farinha de Trigo Adicionada de Alfa-Amilase.** UEPG Ci. Exatas Terra, Ci. Agr. Eng., Ponta Grossa, p. 21-29., 2006.
- QUERO, G. et al. **Genome-wide association study using historical breeding populations discovers genomic regions involved in high-quality rice.** *The plant genome*, 2018.
- R CORE TEAM (2019). **R: A language and environment for statistical computing.** R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- REBETZKE, G. J. et al. **Breeding long coleoptile, reduced height wheats.** *Euphytica*, vol. 106, p. 159-168, 1999.

- REBETZKE, G. J., ELLIS, M. H., BONNETT, D. G. et al. **The Rht13 dwarfing gene reduces peduncle length and plant height to increase grain number and yield of wheat.** F. Crop Res., vol. 124, p. 323-331, 2011.
- REBETZKE, G. J., ELLIS, M. H., BONNETT, D. G. et al. **Height reduction and agronomic performance for selected gibberellin-responsive dwarfing genes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.).** F. Crop. Res., vol. 126, p. 8-96, 2012.
- REITZ, L. P. **“Short Wheats Stand Tall.”** Yearbook of Agriculture, Washington, DC., 1968.
- REYNOLDS, M. P., ORTIZ-MONASTERIO, J. I., MCNAB A. **Application of physiology in wheat breeding.** Mexico, D.F.: CIMMYT, 2001.
- REZENDE, K, H. **Atividade enzimática da glutadiona transferase em folhas de trigo de duas cultivares na fase do emborrachamento.** Semana Integrada do Ensino, Pesquisa e Extensão. SIEPE, 2018.
- RIBEIRO, M.C.C.; MARQUES, M.B.; FILHO, J.A. **Efeito da salinidade na germinação de sementes de quatro cultivares de girassol.** Revista Brasileira de Sementes, vol. 23, p. 281-284, 2001.
- RICHARDS, R. A. **The effect of dwarfing genes in spring wheat in dry environments.** Agronomic characteristics. Australian Journal Agriculture Researche vol.43, p.517-527, 1992a.
- ROSSI, R. M., NEVES, M. F. (Coord.). **Estratégias para o trigo no Brasil.** São Paulo: Atlas, 2004.
- 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. cap. 2, p. 35-55, 2015.
- SHIA, X., LING, H. **Current advances in genome sequencing of common wheat and its ancestrais species.** Crop Science Society of China and Institute of Crop Science, CAAS. p.15-21, 2018.
- SIAL, M.A., ARAIN, M. A., JAVED M. A., JAMALI, K.D. **Genetic Impact Of Dwarfing Genes (Rht1 And Rht 2) For Improving Grain Yield In Wheat.** Asian Journal Of Plant Sciences, vol.1, p. 254-256, 2002.
- SILVA, J. A. G., CARVALHO, F. I. F., OLIVEIRA, A.C. et al. **Correlação de acamamento com rendimento de grãos e outros caracteres de interesse agrônômico em plantas de trigo.** Ciência Rural, Santa Maria, vol.36, p. 756-764, 2006.
- SOUSA, C. N. A. **Cultivares de trigo indicadas para cultivo no Brasil e instituições criadoras.** Passo Fundo: Embrapa Trigo, p. 138, 2004.
- 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.

- SOUSA, M. A., LIMA, M. D. B. **Influência da supressão da irrigação em estádios de desenvolvimento do feijoeiro cv. Carioca comum.** Bioscience Journal, vol.26, p. 550-557, 2010.
- SOUZA, M.A. **Controle genético e resposta ao estresse de calor de cultivares de trigo.** Tese (Doutorado em genética e melhoramento de plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras. p. 152, 1999.
- SUKHIKH, S. et al. **Diversity and Phenotypical Effect of Allelic Variants of Rht Dwarfing Genes in Wheat.** Russian Journal of Genetics, vol. 57, p. 127-138, 2021.
- SRINIVASACHARY et al. **Susceptibility to Fusarium head blight is associated with the Rht-D1b semi-dwarfing allele in wheat.** Theoretical and Applied Genetics, vol. 116, p. 1145-1153, 2008.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Pant Physiology**, 5.ed. Sunderland: Sinauer Associates Inc. Publishers, p. 782, 2010.
- TANG, N., YING, J., BEI-RU, H. E. 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, vol.8, p.1028-1038, 2009.
- TAKEITI, C. Y. **Trigo.** Brasília: Agência Embrapa de Informação Tecnológica, 2015.
- TORRES, S.B.; VIEIRA, E.L.; MARCOS FILHO, J.M. **Efeitos da salinidade na germinação e no desenvolvimento de plântulas de pepino.** Revista Brasileira de Sementes, Londrina, vol. 22, p. 39-44, 2000.
- TURUSPEKOV, Y., BAIBULATOVA, A., YERMEKBAYEV, K. et al. **GWAS for plant growth stages and yield components in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) harvested in three regions of Kazakhstan.** BMC Plant Biol. vol.17, p.190, 2017.
- YANG, L., LIU, B. H., ZHAI, H. Q. et al. **Dwarf Male-Sterile Wheat: A Revolutionary Breeding Approach to Wheat.** Q.Y. Shu (ed.), Induced Plant Mutations in the Genomics Era. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome p.370-372, 2009.
- YAO, J. B., MA, H. X., REN, L. J., et al. **Genetic analysis of plant height and its components in diallel crosses of bread wheat (*Triticum aestivum* L.).** Australian Journal of Crop vol.5, p. 1408-1418, 2011.
- YU, J. et al. **A unified mixed-model method for association mapping that accounts for multiple levels of relatedness.** Nat Genet, vol.38, p. 203-208, 2005.
- ZADOKS, J. C., CHANG, T. T., KONZAK, C. F. **A decimal code for the growth stages of cereals.** Weed reserch, vol.14, p. 515-421, 1974.
- ZHANG, J. et al. **Genome-wide scan for seed composition provides insights into soybean quality improvement and the impacts of domestication and breeding.** Molecular plant, 2018.