

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

ANÁLISE FENOTÍPICA E GENÉTICA DO CARÁTER FLORESCIMENTO EM  
POPULAÇÕES SEGREGANTES DE AVEIA HEXAPLOIDE

Gustavo Mazurkiewicz  
Engenheiro Agrônomo/UNIJUÍ

Dissertação apresentada como um dos requisitos  
à obtenção do Grau de Mestre em Fitotecnia  
Área de concentração Recursos genéticos, biotecnologia e melhoramento vegetal

Porto Alegre (RS), Brasil  
Agosto de 2017

CIP - Catalogação na Publicação

Mazurkiewicz, Gustavo  
ANÁLISE FENOTÍPICA E GENÉTICA DO CARÁTER  
FLORESCIMENTO EM POPULAÇÕES SEGREGANTES DE AVEIA  
HEXAPLOIDE / Gustavo Mazurkiewicz. -- 2017.  
108 f.  
Orientador: Itamar Cristiano Nava.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal do  
Rio Grande do Sul, Faculdade de Agronomia, Programa de  
Pós-Graduação em Fitotecnia, Porto Alegre, BR-RS,  
2017.

1. Aveia. 2. Florescimento. 3. Melhoramento  
genético. I. Nava, Itamar Cristiano, orient. II.  
Título.

GUSTAVO MAZURKIEVICZ  
Engenheiro Agrônomo - UFRGS

## **DISSERTAÇÃO**

Submetida como parte dos requisitos  
para obtenção do Grau de

### **MESTRE EM FITOTECNIA**

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

Aprovado em: 24.08.2017  
Pela Banca Examinadora

Homologado em: 14.05.2019  
Por

ITAMAR CRISTIANO NAVA  
Orientador - PPG Fitotecnia  
UFRGS

CHRISTIAN BREDEMEIER  
Coordenador do Programa de  
Pós-Graduação em Fitotecnia

CARLA ANDREA DELATORRE  
PPG Fitotecnia/UFRGS

MAGALI FERRARI GRANDO  
PPG Agronomia - UPF

RICARDO LIMA DE CASTRO  
EMBRAPA Trigo  
Passo Fundo/RS

CARLOS ALBERTO BISSANI  
Diretor da Faculdade de  
Agronomia

## AGRADECIMENTOS

Agradeço à Universidade Federal do Rio Grande do Sul e ao Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia pela oportunidade de realizar o curso de Mestrado.

Agradeço ao professor Itamar Cristiano Nava pela dedicação em me orientar durante todas as etapas da minha formação. Além disso, seus conselhos foram de muito valor.

Agradeço ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, pelo apoio financeiro na concessão da bolsa de estudo e no desenvolvimento deste trabalho.

Agradeço aos amigos Eduardo André Roesler, Leonardo Cenci, Emílio Ghisleni Arenhardt, Itacir Ubert e Liliana Hentschke Dutra pelo auxílio e amizade.

Agradeço aos funcionários da Estação Experimental Agronômica da UFRGS, pelo acompanhamento e suporte nas atividades de campo.

Agradeço à minha namorada Paola Andressa das Chagas Barella pelo amor e compreensão.

Agradeço à minha família, principalmente aos meus pais José Mazurkiewicz e Sonia Keller pelo amor, ensinamentos, suporte e incentivo.

Agradeço à Deus.

# ANÁLISE FENOTÍPICA E GENÉTICA DO CARÁTER FLORESCIMENTO EM POPULAÇÕES SEGREGANTES DE AVEIA HEXAPLOIDE<sup>1</sup>

Autor: Gustavo Mazurkiewicz  
Orientador: Itamar Cristiano Nava

## RESUMO

O florescimento é uma característica complexa devido à ação de diversas vias metabólicas e à elevada interação genótipo x ambiente. Os mecanismos genéticos envolvidos no controle do caráter florescimento ainda não foram completamente elucidados em aveia branca. Os objetivos deste estudo foram avaliar o florescimento em três populações segregantes de aveia desenvolvidas a partir de cruzamentos artificiais entre genitores contrastantes para o caráter, determinar o número de genes envolvidos no controle do florescimento em três populações segregantes de aveia nas gerações  $F_2$  e  $F_{2:3}$  e estimar a herdabilidade no sentido amplo e no sentido restrito em três populações segregantes de aveia. As populações  $F_2$  derivadas dos cruzamentos 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', 'URS Taura x Leggett' e 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1' foram avaliadas nos anos de 2015. No ano de 2016, famílias  $F_{2:3}$  provenientes de indivíduos  $F_2$  destas populações foram avaliadas. A partir dos resultados obtidos na geração  $F_2$ , hipóteses genéticas controlando o florescimento nestas populações foram testadas. Estas hipóteses também foram testadas quanto ao ajuste de segregação observada nas famílias  $F_{2:3}$ . A herdabilidade no sentido amplo e no sentido restrito pelo método de regressão pai-progênie foi estimada para as três populações. Variação fenotípica para o caráter florescimento foi observada entre as populações e os resultados foram consistentes nos anos de 2015 e 2016. A hipótese de dois, três e quatro genes envolvidos no controle do florescimento foi a que melhor se ajustou aos resultados obtidos para a população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', 'URS Taura x Leggett' e 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1', respectivamente, na geração  $F_2$ . No entanto, estas hipóteses genéticas não apresentaram ajuste perfeito nas famílias  $F_{2:3}$ . Herdabilidade no sentido amplo de 0,75, 0,58 e 0,49 foi estimada para 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', 'URS Taura x Leggett' e 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1', respectivamente. Herdabilidade no sentido restrito de 0,53, 0,50 e 0,45 foi estimada para as três populações, respectivamente. Estudos futuros envolvendo a aplicação de ferramentas modernas de genética molecular serão essenciais para validar os resultados deste estudo e permitirão avançar o conhecimento sobre o controle genético do caráter florescimento em aveia hexaploide.

---

<sup>1</sup>Dissertação de Mestrado em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil. (108f.) Agosto, 2017.

# PHENOTYPIC AND GENETIC ANALYSIS OF THE FLOWERING TIME TRAIT IN SEGREGATING POPULATIONS OF HEXAPLOID OAT<sup>1</sup>

Author: Gustavo Mazurkiewicz  
Advisor: Itamar Cristiano Nava

## ABSTRACT

Flowering time is a complex trait due to the action of several metabolic pathways and to the high genotype x environment interaction. The genetic mechanisms involved in the control of flowering time have not yet been fully elucidated in hexaploid oat. The objectives of this study were to evaluate flowering time in three segregating oat populations developed by artificial crosses between contrasting parents for the trait, to determine the number of genes involved with the flowering time control in three segregating oat populations in the F<sub>2</sub> and F<sub>2:3</sub> generations and to estimate the broad and narrow sense heritability in three segregating oat populations. The F<sub>2</sub> populations derived from the crosses 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', 'URS Taura x Leggett' and 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1' were evaluated in 2015. In 2016, F<sub>2:3</sub> families originated from F<sub>2</sub> individuals of these populations were evaluated. Based on the results obtained in F<sub>2</sub> generation, genetic hypotheses controlling flowering time in these populations were tested. The same hypotheses were also tested for the segregation adjustment observed in F<sub>2:3</sub> families. Heritability in the broad sense and in narrow sense by the parent-progeny regression method was estimated for all three populations. Phenotypic variation for the flowering time trait was observed among populations and the results were consistent in 2015 and 2016. The two, three and four genes hypothesis involved in the control of flowering time was the one that best fit the obtained results for the population 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', 'URS Taura x Leggett' and 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1', respectively, in F<sub>2</sub> generation. However, these genetic hypotheses did not show a perfect adjustment in F<sub>2:3</sub> families. Broad sense heritability of 0.75, 0.58 and 0.49 was estimated for 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', 'URS Taura x Leggett' and 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1', respectively. Narrow sense heritability of 0.53, 0.50 and 0.45 was estimated for the three populations, respectively. Studies in molecular level may confirm those hypotheses genetics. Future studies applying modern tools of molecular genetics will be essential to validate the results of this study and will allow advancing the knowledge about the genetic control of the flowering time trait in hexaploid oat.

---

<sup>1</sup>Master Dissertation in Plant Science, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brazil. (108p.) August, 2017.

## SUMÁRIO

	Página
1 INTRODUÇÃO .....	1
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	4
2.1 Aveia: espécie cultivada.....	4
2.2 Florescimento e adaptação das plantas.....	6
2.3 Bases genéticas do florescimento em <i>Arabidopsis thaliana</i> .....	9
2.3 Bases genéticas do florescimento em cereais .....	16
2.4 O florescimento em aveia hexaploide .....	21
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	25
3.1 Avaliação fenotípica do caráter florescimento em aveia .....	26
3.1.1 Material vegetal .....	26
3.1.2 Condução dos experimentos .....	27
3.1.3 Avaliação fenotípica do caráter florescimento .....	30
3.1.4 Análise qualitativa de distribuição e dispersão de frequências .....	31
3.2 Análise genética do caráter florescimento .....	32
3.3 Herdabilidade do caráter florescimento em aveia .....	33
3.3.1 Estimativa da herdabilidade no sentido amplo.....	34
3.3.2 Estimativa da herdabilidade no sentido restrito .....	35
4 RESULTADOS.....	37
4.1 Dados meteorológicos da estação de crescimento de 2015.....	37
4.2 Avaliação fenotípica do florescimento na geração F <sub>2</sub> .....	39
4.4 Avaliação fenotípica do florescimento na geração F <sub>2:3</sub> .....	44
4.5 Análise genética do caráter florescimento .....	49
4.5.1 Hipóteses genéticas testadas na geração F <sub>2</sub> .....	49
4.5.2 Ajuste das hipóteses genéticas nas famílias da geração F <sub>2:3</sub> .....	58

	Página
4.6 Herdabilidade do caráter florescimento em aveia .....	70
5 DISCUSSÃO .....	76
6 CONCLUSÕES .....	89
7 REFERÊNCIAS.....	90



## RELAÇÃO DE TABELAS

	Página
1. Expressão de genes de vernalização em genótipos de trigo com sensibilidade ao fotoperíodo e vernalização.....	20
2. Genealogia dos genitores empregados no desenvolvimento das populações segregantes avaliadas para o caráter florescimento em aveia.....	27
3. Teste de Qui-quadrado das frequências observadas, esperadas e probabilidade de significância para a hipótese genética de dois locos controlando o caráter florescimento na população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2'.....	50
4. Teste de Qui-quadrado das frequências observadas, frequências esperadas e probabilidade de significância para a hipótese genética de três locos controlando o caráter florescimento na população 'URS Taura x Leggett'.....	53
5. Teste de Qui-quadrado das frequências observadas, frequências esperadas e probabilidade de significância para a hipótese de quatro genes controlando o caráter florescimento na população 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1'.....	57
6. Segregação observada e segregação esperada para a hipótese genética de dois locos controlando o caráter florescimento nas famílias F2:3 da população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2'.....	60
7. Segregação observada e segregação esperada para a hipótese genética de três locos controlando o caráter florescimento nas famílias F2:3 da população 'URS Taura x Leggett'.....	64
8. Segregação observada e segregação esperada para a hipótese genética de quatro locos gênicos controlando o caráter florescimento nas famílias F2:3 da população 'FL-206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1'.....	67
9. Estimativa da herdabilidade no sentido amplo para o caráter florescimento na população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2'.....	70

	Página
10. Estimativa da herdabilidade no sentido amplo para o caráter florescimento na população 'URS Taura x Leggett'.....	72
11. Estimativa da herdabilidade no sentido amplo para o caráter florescimento na população 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1'.....	74

## RELAÇÃO DE FIGURAS

	Página
1. Modelo simplificado das rotas de indução do florescimento em <i>Arabidopsis thaliana</i> . Adaptado de Bergonzi et al. (2013) e Khan et al. (2014).....	16
2. Dados da estação meteorológica de Porto Alegre, INMET, 2015. DEM = data de emergência média; UAF1 = última avaliação do florescimento para a população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2'; UAF2 = última avaliação do florescimento para a população 'URS Taura x Leggett'; UAF3 = última avaliação do florescimento para a população 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1'; *ocorrência de temperatura inferior a 7°C; **ocorrência de temperatura superior a 30°C.....	38
3. Distribuição de frequências da variável observada número de dias da emergência ao florescimento (NDEF) entre os indivíduos da população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2'	40
4. Distribuição de frequências da variável observada número de dias da emergência ao florescimento (NDEF) entre os indivíduos da população 'URS Taura x Leggett'.....	41
5. Distribuição de frequências da variável observada número de dias da emergência ao florescimento (NDEF) entre os indivíduos da população 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-2'.....	42
6. Dados da estação meteorológica de Porto Alegre, INMET, 2016. DEM = data de emergência média; UAF1 = última avaliação do florescimento para a população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2'; UAF2 = última avaliação do florescimento para a população 'URS Taura x Leggett'; UAF3 = última avaliação do florescimento para a população 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1'; *ocorrência de temperatura inferior a 7°C; **ocorrência de temperatura superior a 30°C.....	44
7. Número de dias da emergência ao florescimento (NDEF) dos indivíduos F2 e o NDEF médio de suas respectivas famílias F2:3 da população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', no ano de 2016.....	45

8.	8. Número de dias da emergência ao florescimento (NDEF) dos indivíduos F2 e o NDEF médio de suas respectivas famílias F2:3 da população 'URS Taura x Leggett', no ano de 2016. Setas sólidas representam as duas famílias F2:3 que apresentaram a maior divergência fenotípica em comparação aos indivíduos F2 que deram origem a estas famílias.....	47
9.	Número de dias da emergência ao florescimento (NDEF) dos indivíduos F2 e o NDEF médio de suas respectivas famílias F2:3 da população 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1', no ano de 2016. Seta sólida representa a família F2:3 que apresentou a maior divergência fenotípica em comparação ao indivíduo F2 que deu origem à esta família.....	48
10.	Estimativa da herdabilidade no sentido restrito pelo método pai-progênie para o caráter florescimento na população ' UFRGS 8 x UFRGS 078030-2.....	71
11.	Estimativa da herdabilidade no sentido restrito pelo método pai-progênie para caráter florescimento na população 'URS Taura x Leggett'.....	73
12.	Estimativa da herdabilidade no sentido restrito pelo método pai-progênie para o caráter florescimento na população ' FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1'.....	74

## 1 INTRODUÇÃO

A aveia branca (*Avena sativa* L.) destaca-se entre os cereais pelo seu elevado valor nutricional e funcional. A aveia representa uma importante fonte de proteínas, carboidratos e lipídeos à alimentação humana. Os grãos da aveia também são ricos em fibras solúveis “beta-glicanas”, as quais retardam a absorção de glicose e reduzem o colesterol no soro sanguíneo, diminuindo os riscos de doenças cardiovasculares. Ainda, estas fibras auxiliam o trânsito intestinal, reduzindo o risco de doenças do trato gastrointestinal.

Do ponto de vista agrícola, a aveia branca apresenta grande potencial de produção de grãos, possibilitando a obtenção de renda aos agricultores durante a estação de crescimento “inverno-primavera”, na região Sul do Brasil. No Brasil, o cultivo de aveia branca destina-se basicamente à: i) alimentação humana, onde os grãos são beneficiados pela agroindústria e, posteriormente, consumidos na forma de farelos, fibras, flocos e granolas e; ii) alimentação animal na forma de grãos inteiros, ração, pastejo direto, silagem e feno. É importante destacar que a aveia também desempenha um papel importante no sistema de manejo das lavouras, uma vez que pode ser cultivada em rotação com trigo ou cevada ao longo das estações de inverno-primavera. A rotação de culturas auxilia na redução dos danos causados pelas moléstias que sobrevivem sobre restos culturais. Ainda, a aveia permite o estabelecimento e manutenção do sistema de

plantio direto, representando uma excelente opção para a produção de grãos em sucessão com outras culturas, especialmente soja.

Nas últimas décadas, o melhoramento genético de aveia no Brasil buscou o desenvolvimento de cultivares com elevado potencial produtivo, qualidade industrial de grãos, resistência a moléstias, menor ciclo vegetativo, menor estatura de plantas, menores taxas de acamamento, entre outras características de importância agrônômica. Cultivares de aveia que apresentam ciclo precoce podem ser inseridas nos sistemas de produção agrícola com maior eficiência, uma vez que o seu ciclo pode ser ajustado ao ciclo das culturas de verão com mais facilidade, permitindo duas safras em um mesmo ano. Neste sentido, o ciclo vegetativo completo da aveia, compreendido entre a semeadura e a colheita, deve respeitar a época recomendada de semeadura das culturas de verão, as quais apresentam maior importância econômica. Portanto, o sucesso da aveia como espécie cultivada depende, entre outros fatores, do ajuste do seu ciclo vegetativo, aliado à ocorrência do florescimento no momento adequado dentro da estação de crescimento.

Da mesma forma que ocorre em diferentes espécies vegetais, a ocorrência do florescimento em aveia é influenciada por sinais ambientais como fotoperíodo, vernalização, soma térmica e pela interação destes sinais. Ainda, fatores endógenos da planta como juvenilidade, hormônios e microRNAs devem participar na regulação do caráter florescimento. No entanto, estes fatores ainda não foram isolados e identificados em aveia. Assim, uma maior compreensão sobre as bases genéticas, moleculares e ambientais que controlam o caráter florescimento em aveia é necessária. Estes conhecimentos darão suporte aos programas de melhoramento genético no desenvolvimento de cultivares bem

adaptadas aos diferentes ambientes de cultivo e com elevado potencial de rendimento de grãos. Desta forma, os objetivos deste trabalho foram:

- i) avaliar fenotipicamente o florescimento em três populações segregantes de aveia desenvolvidas a partir de cruzamentos artificiais entre genitores contrastantes para o caráter;
- ii) determinar o número de genes envolvidos no controle do caráter florescimento em três populações segregantes de aveia nas gerações  $F_2$  e  $F_{2:3}$ ;
- iii) estimar a herdabilidade no sentido amplo e no sentido restrito em três populações segregantes de aveia.

## 2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

### 2.1 Aveia: espécie cultivada

A aveia pertence à família Poaceae, subfamília Pooideae, tribo Aveneae e gênero *Avena*. As diferentes espécies do gênero *Avena* formam uma série poliploide, representada por espécies diploides, tetraploides e hexaploides, com número básico de cromossomos igual a 7. Assim, espécies diploides apresentam em suas células somáticas  $2n = 2x = 14$  cromossomos, espécies tetraploides  $2n = 4x = 28$  cromossomos e espécies hexaploides  $2n = 6x = 42$  cromossomos. Entre as espécies hexaploides, *Avena sativa* L. é a principal espécie cultivada em todo o mundo, formada a partir da agregação de três genomas (AA, CC e DD) de espécies diploides ancestrais (Chaffin *et al.*, 2016).

A aveia branca é cultivada predominantemente em regiões de clima temperado, o que explica a maior concentração de produção no Hemisfério Norte, principalmente nos países da União Europeia, América do Norte e antiga União Soviética (de Mori *et al.*, 2012). Contudo, a aveia é uma espécie de ampla adaptação e pode ser cultivada entre 19° e 65° de latitude Norte e 21° e 45° de latitude Sul, como é o caso do Sul do Brasil (Nava *et al.*, 2016).

A data de introdução da aveia no Brasil não é conhecida. Contudo, existem registros de cultivo de meados do século XV (Coffman, 1977). No Brasil, a espécie *Avena byzantina* foi introduzida pelos países da Prata e,



posteriormente, a espécie *Avena sativa* foi introduzida na região Sul do país (Coffman, 1977). Inúmeras tentativas de introdução de cultivares de aveia desenvolvidas em diversas regiões do mundo não tiveram sucesso no Brasil. As principais causas do insucesso podem ser atribuídas à elevada pressão de doenças, como ferrugem da folha causada pelo fungo *Puccinia coronata f. sp avenae* e pela ausência de genes efetivos de resistência às principais doenças que afetam a aveia no Brasil. Diante deste cenário, o melhoramento genético de aveia no Brasil foi iniciado em 1970. Entre os principais objetivos do melhoramento genético de aveia naquela época destacavam-se a seleção de genótipos superiores com elevada produtividade, resistência às principais doenças e ciclo precoce, permitindo a expansão da cultura para diversos ambientes agrícolas do país.

A aveia branca ganhou espaço na agricultura mundial pelas múltiplas possibilidades de uso, como por exemplo: i) produção de grãos para o consumo humano; ii) consumo animal na forma de grãos, pastagens de inverno, feno e silagem e; iii) matéria prima para a produção de cosméticos e insumos destinados à indústria química. Além disso, é uma espécie importante para os sistemas agrícolas, uma vez que pode ser utilizada para a rotação de culturas, promovendo a quebra do ciclo de moléstias e levando à redução de danos causados por patógenos capazes de sobreviver em restos culturais e supressão de plantas invasoras (Nunes *et al.*, 2011). Além de dinamizar o sistema de produção agrícola, a cultura da aveia confere renda aos produtores na estação fria do ano.

No cenário internacional, o Brasil ocupa a 11<sup>a</sup> posição entre os maiores produtores de aveia branca (USDA, 2014), com produção de 690 mil toneladas

no ano de 2016 (CONAB, 2017). A área cultivada com aveia branca no Brasil é de aproximadamente 291.500 ha, com produtividade média de 2367 kg ha<sup>-1</sup>. Os estados do Rio Grande do Sul e Paraná se destacam em área (218 e 58 mil ha, respectivamente) e produção (659,3 e 146 mil toneladas, respectivamente), sendo responsáveis por praticamente toda a produção de aveia do país (CONAB, 2017).

## **2.2 Florescimento e adaptação das plantas**

A ocorrência do florescimento no momento mais adequado em relação às condições climáticas exerce grande influência para o sucesso reprodutivo e adaptativo das plantas. Fatores endógenos participam na expressão do florescimento, como as rotas metabólicas autônomas, relógio circadiano, giberelinas e pequenas moléculas de RNA não-codificantes denominadas microRNAs (Amasino & Michaels, 2010; Blümel *et al.*, 2015). Todavia, na maioria das espécies vegetais, a transição da fase vegetativa para a fase reprodutiva é dependente também de sinais exógenos e/ou ambientais como vernalização, fotoperíodo e soma térmica.

A vernalização é definida como a exposição de plantas jovens a períodos relativamente longos em baixa temperatura. Desta forma, o requerimento à vernalização pode ser compreendido como um mecanismo evolutivo que impede que o florescimento ocorra em condições de baixas temperaturas e garante que as plantas somente irão emitir a inflorescência em condições favoráveis de temperatura (Amasino & Michales, 2010; Kim *et al.*, 2009). O requerimento à vernalização foi um fator chave durante a diversificação da subfamília Pooideae, permitindo que as plantas se adaptassem em zonas temperadas ao redor do

globo terrestre (Preston & Sandve, 2013; Fjelheim *et al.*, 2014). Em estudos conduzidos por Nava *et al.* (2012) com aveia branca, foi demonstrado que linhagens puras submetidas ao tratamento de vernalização anteciparam o florescimento em 15 dias, em comparação às mesmas linhagens que não receberam o tratamento de vernalização. Nestes experimentos, o tratamento de vernalização consistiu na exposição de plântulas com o coleótilo de aproximadamente 2 cm à uma temperatura de 2°C e 14 horas de fotoperíodo em câmara de crescimento, durante três semanas.

Outro fator ambiental envolvido no florescimento é o fotoperíodo e/ou comprimento do dia, expresso pela relação entre o número de horas de luz e o número de horas de escuro dentro de um período de 24 horas. O primeiro estudo que avaliou a resposta de plantas a mudanças no comprimento do dia foi conduzido por Garner & Allard (1920). Os autores identificaram que a variedade de tabaco (*Nicotina tabacum* L. 'Maryland Mammoth',) não florescia no verão igualmente às demais plantas de tabaco. Eles descobriram que esta variedade era estimulada ao florescimento no inverno, onde os dias são mais curtos (Garner & Allard, 1920). Desde então, inúmeros estudos objetivaram entender como ocorre a percepção do fotoperíodo pelas plantas e, conseqüentemente, a sua influência no florescimento.

Ao longo da evolução das plantas, estas desenvolveram mecanismos capazes de perceber alterações no comprimento do dia e responder metabolicamente a estas mudanças. A partir dos mecanismos de percepção e resposta ao comprimento do dia, as plantas podem ser classificadas em três grupos principais: i) plantas que respondem ao comprimento do dia "longo", as quais florescem em geral na primavera e verão; ii) plantas que respondem ao

comprimento do dia “curto”, as quais florescem normalmente no outono e; iii) plantas “neutras” ou “insensíveis” ao comprimento do dia, as quais não apresentam modificações no número de dias ao florescimento tanto em condições de dia longo, como em condições de dia curto (Andres & Coupland, 2012).

O conhecimento das bases genéticas que controlam o florescimento das espécies cultivadas apresenta inúmeras aplicações na agricultura. A partir de estratégias de melhoramento genético, é possível aumentar ou diminuir o ciclo vegetativo das novas cultivares, a fim de promover maior adaptação a condições ambientais específicas. De acordo com Lanning *et al.* (2012), genótipos de trigo sensíveis ao fotoperíodo poderiam ser selecionados com o objetivo de cultivá-los ao Norte dos Estados Unidos, possibilitando às plantas um maior acúmulo de biomassa antes do florescimento e, conseqüentemente, maiores produtividades.

A capacidade de controlar a ocorrência do florescimento em resposta das plantas cultivadas ao fotoperíodo traz outras aplicações práticas à agricultura, além daquelas descritas anteriormente. Um exemplo disso é o aumento no potencial de produção agrícola, uma vez que permite a exploração de diferentes espécies cultivadas com elevado nível de adaptação e sucesso reprodutivo em diferentes ambientes. Estudos recentes conduzidos por Okada *et al.* (2017), desenvolveram plantas transgênicas de arroz superexpressando o gene *Grain number, plant height and heading date 7 (Ghd7)*. A superexpressão do gene *Ghd7* inibiu a ocorrência do florescimento em qualquer condição de fotoperíodo. Os autores então, co-transformaram estas plantas com o gene *Heading date 3a (Hd3a)*, cuja expressão em arroz é induzida pela aplicação do agroquímico Oryzmate® (Meiji Seika Kaisha Ltd.). Isto permitiu que os pesquisadores

definiram o momento do florescimento pela aplicação do Oryzemat®<sup>®</sup>, controlando o florescimento em condições experimentais, independente da condição de fotoperíodo utilizada.

### **2.3 Bases genéticas do florescimento em *Arabidopsis thaliana***

A espécie *Arabidopsis thaliana* é uma planta de dia longo que é considerada modelo para estudos genéticos e moleculares. Isto se dá por esta espécie apresentar características essenciais como facilidade de cultivo, hibridação e/ou cruzamento artificial, ciclo vegetativo curto e menor complexidade do genoma. Estes estudos permitiram identificar um grande número de genes envolvido em rotas metabólicas do florescimento. Muitos destes genes estão conservados em espécies de importância agrônômica e, portanto, considerados ortólogos (Blümel *et al.*, 2015).

Em *Arabidopsis thaliana*, o florescimento é regulado de maneira precisa por uma rede de genes. Proteínas ou moléculas de RNAs derivadas destes genes interagem em diversas rotas metabólicas, as quais são responsáveis por perceber e responder à uma variedade de sinais endógenos e ambientais. Estas rotas incluem: relógio circadiano, giberelinas (GA), fotoperíodo, vernalização, rota autônoma, além da interferência por pequenas ou longas moléculas de RNA não-codificantes (Blümel *et al.*, 2015). A elucidação destas rotas é de grande importância para a compreensão de como as plantas florescem em resposta a diferentes sinais ambientais.

Entre os genes já identificados, destacam-se: *CONSTANS* (CO), *FLOWERING LOCUS T* (FT), *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS 1* (SOC1) e *FLOWERING LOCUS C* (FLC) (Srikanth & Schmid,

2011; Song *et al.*, 2015). Os produtos destes genes geralmente convergem com os produtos gênicos responsáveis pela regulação da identidade do meristema floral, sendo estes: *APETALA1 (AP1)*, *FRUITFUL (FUL)*, *CAULIFLOWER (CAL)*, *LEAFY (LFY)* e *SEPALLATA (SEP)*. A função destes genes é promover a transição dos ápices vegetativos para meristemas florais (Posé *et al.*, 2012).

O fotoperíodo é um dos sinais ambientais mais importantes na determinação do florescimento em *Arabidopsis thaliana*. A luz é percebida pelas plantas em diferentes comprimentos de onda por fotorreceptores especializados como os fitocromos, fototropinas e criptocromos (Lariguet & Dunand, 2005). A percepção do comprimento do dia é realizada por osciladores internos, que são codificados por genes regulados pelo relógio circadiano e por variações ambientais (Tóth *et al.*, 2001). Entre os genes já identificados estão: *CRYPTOCHROME2/FHA (CRY2)*, *GIGANTEA (GI)*, *FT* e *CO* (Bäurle e Dean, 2006; Suárez-López *et al.*, 2001; Mouradov *et al.*, 2012). Estudos visando compreender o florescimento em *A. thaliana* demonstraram que o núcleo do mecanismo de percepção do comprimento do dia é dado pela regulação circadiana da expressão de *CO*, seguida pela indução da expressão de *FT* (Shim & Imaizumi, 2015). A expressão de *CO* está sob controle de genes envolvidos nas rotas do relógio circadiano, causando uma oscilação na expressão de *CO* dentro de um período de 24 horas. A maximização da expressão de *CO* ocorre aproximadamente 20 horas após o amanhecer em condições de dia curto (Suárez-López *et al.*, 2001, Shim & Imaizumi, 2015).

O gene *FT* é um regulador central do florescimento, o qual integra as rotas do fotoperíodo, vernalização, autônoma e giberelinas (Andrés & Coupland, 2012; Bergonzi *et al.*, 2013). O gene *FT* codifica uma proteína que contribui para a

indução floral atuando como um sinal de longa distância entre as folhas e o meristema apical (Lifschitz & Eshed, 2006; Song *et al.*, 2015). Transcritos do gene *FT* não são detectados em dias curtos, porém, um aumento rápido nos níveis de mRNA de *FT* é observado nas folhas à medida que o comprimento do dia aumenta (Rinne *et al.*, 2011). Proteínas FT são translocadas das folhas até os meristemas apicais, onde interagem com um fator de transcrição da família bZIP, codificado pelo gene *FLOWERING LOCUS D (FD)*. Desta forma, FT forma um complexo com FD e inicia o florescimento pela ativação de genes do modelo ABCDE (Smith *et al.*, 2011).

Além da percepção das plantas ao comprimento do dia, a vernalização também é um fator determinante para a ocorrência do florescimento em muitas espécies vegetais. Em *A. thaliana*, a aceleração do florescimento pela exposição a temperaturas baixas é dependente de dois genes principais, *FRIGIDA (FRI)* e *FLOWERING LOCUS C (FLC)* (Michaels & Amasino, 1999). A função do gene *FRI* é regular positivamente a expressão do gene *FLC*, pela metilação da lisina 4 da histona H3 na cromatina em que o gene *FLC* está localizado (Geraldo *et al.*, 2009). O produto codificado a partir da expressão do gene *FLC* é um fator de transcrição que atua reprimindo o florescimento em *A. thaliana*. Antes da vernalização, a proteína FLC inibe a iniciação do florescimento prevenindo que os meristemas apicais se modifiquem em estruturas reprodutivas (Searle *et al.*, 2006). O florescimento somente ocorre quando o gene *FLC* é reprimido, após uma exposição prolongada a baixas temperaturas. Resultados recentes sugerem que a repressão do gene *FLC* pela vernalização ocorre de maneira física, onde a exposição ao frio causa uma mudança na topologia da cromatina, dando início à repressão do gene *FLC* (Helliwell *et al.*, 2015).

Ao contrário das temperaturas de vernalização, temperaturas elevadas promovem o florescimento em um grande número de ecótipos de *A. thaliana*. A resposta de plantas em condições de temperaturas elevadas é definida como rota termossensível do florescimento. Esta rota promove o florescimento pela ativação da transcrição do gene *FT* que é um gene central do florescimento em *A. thaliana* (Fernandez *et al.*, 2016). A exposição de plantas a altas temperaturas torna a região promotora de genes associados ao florescimento mais acessível a fatores de transcrição específicos, aumentando a expressão destes genes (Kumar & Wigge, 2010). O fator de transcrição PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR 4 (PIF4) se liga ao promotor do gene *FT* mais fortemente quando as plantas são expostas à temperatura de 27°C, em comparação às plantas expostas à temperatura de 22°C. Ainda, mutantes nulos *pif4* de *A. thaliana* apresentaram florescimento tardio, em comparação às plantas silvestres, em temperatura de 27°C (Kumar *et al.*, 2012). Além de PIF4, o fator de transcrição SHORT VEGETATIVE PHASE (SVP) está relacionado à rota termossensível do florescimento. Este fator de transcrição atua reprimindo a transcrição dos genes *FT* e *SOC1* (Jang *et al.*, 2009). Mutantes para o gene *svp* mostraram insensibilidade às mudanças de temperatura do ambiente, apresentando o mesmo ciclo quando expostos a temperaturas que variam de 16°C a 23°C (Pose *et al.*, 2013). Ainda, a estabilidade de SVP é reduzida em elevadas temperaturas, sugerindo que a redução dos níveis de SVP contribuem para o florescimento precoce (Lee *et al.*, 2013). O gene *FLOWERING LOCUS M* (*FLM*) é um regulador do florescimento na rota termossensível. Eventos de *splicing* alternativos dependentes de temperatura ocorrem nos transcritos do gene *FLM*, dando origem a duas proteínas diferentes: FLM- $\beta$  e FLM- $\delta$  que podem reprimir



ou ativar o florescimento em *A. thaliana*, respectivamente (Lutz *et al.*, 2015). Estes mesmos autores detectaram que a inserção de um nucleotídeo no primeiro íntron da região promotora de *FLM* foi responsável pela aceleração do florescimento em *A. thaliana* especialmente em temperaturas baixas (15°C).

A rota autônoma do florescimento em *A. thaliana* é responsável por sinais endógenos que atuam reprimindo o gene central da vernalização, *FLC*. Desta forma, a rota autônoma é independente da rota do fotoperíodo. O gene *FLC* é negativamente regulado antes da vernalização pelos genes *FCA* e *FPA* da rota autônoma. Estes genes da rota autônoma, portanto, convergem com a rota da vernalização para a regulação do florescimento. Mutantes recessivos para estes genes apresentam florescimento tardio devido ao elevado nível de expressão de *FLC*. Estes mutantes apresentam resposta à vernalização, indicando que a vernalização reprime *FLC* por outra via que não seja a rota autônoma (Amasino & Michaels, 2010). A regulação negativa de *FLC* pela rota autônoma ocorre em diferentes níveis, desde o processamento de precursores de RNA mensageiro do gene *FLC*, até eventos de remodelagem de cromatina (Liu *et al.*, 2007; Kim *et al.*, 2009).

Em *A. thaliana*, o hormônio giberelina (GA), além de ser responsável por sinalizar o crescimento celular, também é responsável por promover o florescimento (Devière & Achard, 2013). Este hormônio promove o florescimento pelo aumento da atividade transcricional do gene de identidade do meristema floral, *LFY*. Neste sentido, plantas mutantes de *A. thaliana ga1-3*, não apresentaram atividade transcricional de *LFY*, em condição de dia curto. Por outro lado, quando aplicado GA exógena com atividade biológica nos mutantes, atividade transcricional normal do gene *LFY* foi observada.

Outros genes que promovem o florescimento em resposta à sinalização de GA em *A. thaliana* são: *SOC1* e *AGAMOUS LIKE 24 (AGL24)*. A expressão de *SOC1* em condição de dias curtos não foi detectada em genótipos mutantes de *A. thaliana* para o gene *ga1-3*. A aplicação exógena de GA bioativa promove a expressão de *SOC1*, sugerindo que GA participa na regulação de *SOC1*. Ainda, a aplicação exógena de GA resultou no incremento na transcrição de *AGL24*. Esta resposta parece ser dependente de *SOC1*, uma vez que mutantes *soc1* não apresentaram o incremento da transcrição de *AGL24* após aplicação exógena de GA. Estudos conduzidos por Porri *et al.* (2012) demonstraram que em condições de dias longos, GA é requerida nos tecidos vasculares das plantas para aumentar os níveis de *FT* e, conseqüentemente, induzir o florescimento. Portanto, quando não ocorre sinalização de GA nos tecidos vasculares, os níveis de mRNA maduros de *FT* são reduzidos e o florescimento é atrasado.

Outro fator endógeno importante para o florescimento é a juvenilidade, a qual é responsável pela passagem do estágio juvenil para o estágio adulto. Neste sentido, os genes da família *SQUAMOSA PROMOTER BINDING PROTEIN LIKE (SPL)* são regulados por diversos sinais ambientais que influenciam no florescimento, formando uma rota metabólica alternativa responsável por regular o florescimento em função da idade das plantas (Jung *et al.*, 2011). Os mesmos autores verificaram que os genes *miR156* e *miR172* são necessários para a mudança da fase juvenil para a fase adulta em plantas de *A. thaliana*. A superexpressão de *miR156* regula negativamente diversos genes *SPL* e atrasa a transição da fase juvenil para a fase adulta.

Durante os estádios iniciais de desenvolvimento das plantas, os níveis de *miR156* são altos, promovendo o crescimento durante o estágio juvenil. À

medida que a planta alcança a fase adulta, os níveis de *miR156* reduzem, permitindo a expressão de *SPL9* e *SPL10*, os quais promovem características de planta adulta. Neste ponto do desenvolvimento, a expressão de *miR172* é induzida, resultando na regulação negativa de genes que reprimem o florescimento, que em conjunto à ação dos genes *SPL3*, *SPL4* e *SPL5*, tornam a planta capaz de florescer (Jung *et al.*, 2012; Bergonzi *et al.*, 2013).

Todas as vias do florescimento descritas até aqui interagem e formam um complexo de comunicação cruzada, as quais regulam a expressão de genes centrais, como por exemplo *CO* e *FT*. A expressão de *FT* é regulada em condições de dias curtos e longos pela rota do fotoperíodo e giberelinas. Também, a rota da vernalização e a rota autônoma convergem na regulação de *FLC*. A rota da juvenilidade pode atuar em paralelo à rota do fotoperíodo, ambas regulando *FT* (Wang *et al.*, 2009; Mathieu *et al.*, 2009). Ainda, genes *SPL* interagem com giberelinas ativando a transcrição de genes que inibem a expressão de *FT*, bloqueando o florescimento (Jung *et al.*, 2012). A Figura 1 apresenta um modelo adaptado e resumido do florescimento em *A. thaliana*.

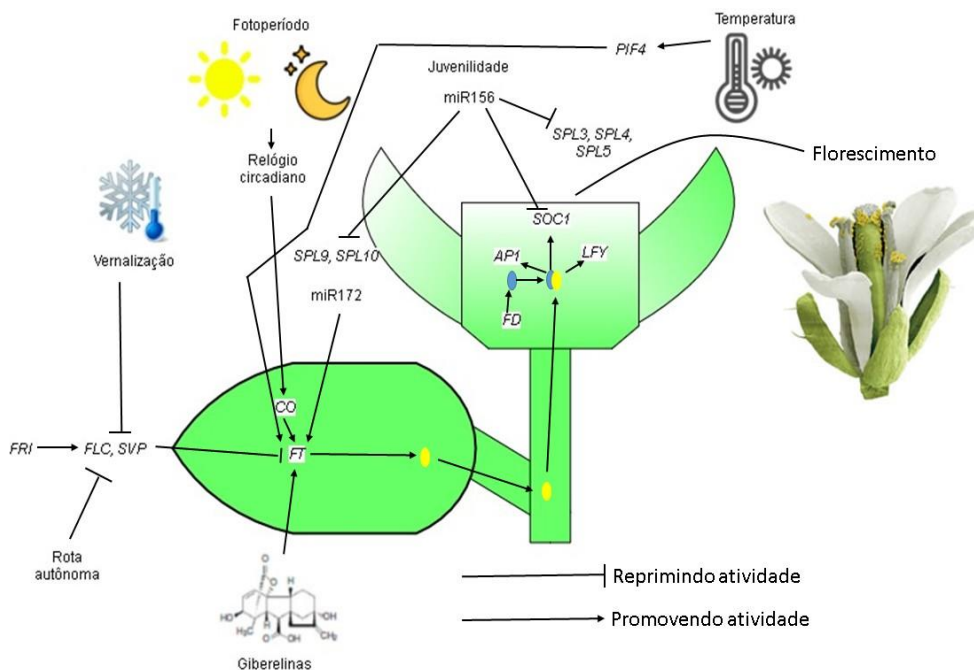


FIGURA 1. Modelo simplificado das rotas de indução do florescimento em *Arabidopsis thaliana*. Adaptado de Bergonzi *et al.* (2013) e Khan *et al.* (2014). *FRI* = FRIGIDA, *FLC* = FLOWERING LOCUS C, *SVP* = SHORT VEGETATIVE PHASE, *SPL* = SQUAMOSA PROTEIN LIKE, *PIF* = PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR, *AP1* = APETALA 1, *FD* = FLOWERING LOCUS D, *SOC1* = SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS 1 e *LFY* = LEAFY; elipses amarelas = proteína FT; elipses azuis = proteína FD.

O entendimento das bases genéticas e moleculares do florescimento é um passo primordial para o desenvolvimento de genótipos superiores adaptados a diversas condições ambientais de cultivo. O conhecimento gerado sobre o florescimento em organismos modelo como *A. thaliana* é de extrema importância, uma vez que fornece suporte aos programas de melhoramento genético permitindo que sejam adotadas estratégias mais eficientes de seleção para o caráter florescimento em culturas de importância agrícola e econômica.

## 2.4 Bases genéticas do florescimento em cereais

A produção de cereais, como trigo (*Triticum aestivum* L.), cevada (*Hordeum vulgare* L.) e arroz (*Oryza sativa* L.), corresponde a um terço da

produção mundial de grãos. O florescimento representa uma característica fundamental para a adaptação destas espécies em diferentes regiões geográficas, tornando-as amplamente cultivadas em todo o mundo. Maiores esforços são dirigidos para compreender o florescimento em organismos vegetais modelo, como *A. thaliana* e *Brachypodium distachyon*, para então, extrapolar o conhecimento para espécies de interesse agrícola.

Em arroz (*Oryza sativa* L.), a rota do fotoperíodo é similar à rota em *A. thaliana*. Os genes *OsGI* e *HEADING DATE 1 (Hd1)* são considerados ortólogos aos genes *GI* e *CO* de *A. thaliana* (Yano *et al.*, 2000; Hayama *et al.*, 2003). *OsGI* é um regulador positivo de *Hd1a*, sendo este responsável por promover o florescimento em condições de dias curtos. Por outro lado, em condições de dias longos, *Hd1a* atua como repressor do florescimento em arroz. Similar ao que ocorre em *A. thaliana*, a expressão de *Hd1a* é crucial para promover o florescimento em resposta às flutuações do comprimento do dia (Brambilla & Fornara, 2013). Esta função dupla de *Hd1a* é comprovada em genótipos de arroz com o alelo *hd1a* não funcional, o qual causa o florescimento tardio em dias curtos e florescimento precoce em dias longos (Yano *et al.*, 2000; Izawa *et al.*, 2002). O gene *Hd1a* codifica um fator de transcrição que se liga à região promotora do gene *Heading date 3a (Hd3a)*, ortólogo ao gene *FT* de *A. thaliana* (Hayama *et al.*, 2003). Além de *Hd1a*, o gene *Early heading date 1 (Ehd1)* atua como um sinal integrador da transição floral em múltiplas rotas que regulam o florescimento em arroz (Shrestha *et al.*, 2014). A repressão de *Ehd1* é promovida pela interação das proteínas Ghd7 e Hd1, formando um complexo que se liga à região promotora do gene *Ehd1* (Nemoto *et al.*, 2016).

O florescimento em arroz também está associado ao aumento da expressão do gene *Hd3a*, o qual apresenta transcrição reduzida em mutantes *hd1a* em dias curtos e transcrição aumentada em condição de dias longos (Shrestha *et al.*, 2014). Os genes *FLOWERING LOCUS T1 (RFT1)* e *FT LIKE 1 (FTL1)* são homólogos e responsáveis por promover o florescimento em arroz quando superexpressos (Izawa *et al.*, 2002; Kojima *et al.*, 2002; Ogiso-Tanaka *et al.*, 2013). *RFT1*, diferentemente de *Hd1a*, é expresso em condições de dias longos (Komira *et al.*, 2008; Komira *et al.*, 2009). A substituição de um aminoácido na proteína (E105K) codificada pelo gene *RFT1* causou atraso no florescimento da cultivar de arroz Nona Bokra (Ogiso-Tanaka *et al.*, 2013).

O modelo molecular de resposta à vernalização em trigo e cevada envolve a ação direta dos genes: *VERNALIZATION1 (Vrn1)*, *VERNALIZATION2 (Vrn2)* e *VERNALIZATION3 (Vrn3)* (Dennis & Peacock, 2009; Diestelfeld *et al.*, 2009; Ream *et al.*, 2012). Em trigo e cevada, uma ampla variação em resposta à vernalização é observada entre diferentes genótipos. Ainda, um grande número de genótipos não apresenta requerimento à vernalização para a ocorrência do florescimento (Yan *et al.*, 2004; Hemming *et al.*, 2008; Ream *et al.*, 2012). Genótipos de trigo e cevada que são responsivos à vernalização mostraram elevados níveis de expressão do gene *Vrn2* após exposição ao tratamento de frio, enquanto mutantes *vrn2* são insensíveis à vernalização (Yan *et al.*, 2004). Este gene atua como um potente repressor da transição floral e, para que o florescimento ocorra, este gene deve ser regulado negativamente (Yan *et al.*, 2004; Distelfeld *et al.*, 2009). Períodos prolongados de baixa temperatura aumentam a expressão de *Vrn1* que, por sua vez, atua regulando negativamente *Vrn2*. Esta regulação ocorre porque *Vrn1* atua como um fator de transcrição, o

qual se liga à região promotora de *Vrn2* causando a sua regulação negativa e, por consequência, a antecipação do florescimento (Cockram *et al.*, 2007; Distefeld *et al.*, 2009; Deng *et al.*, 2015).

Variações alélicas do gene *Vrn1* conferem florescimento precoce, pela maior repressão de *Vrn2* (Loukoianov *et al.*, 2005). Contudo, em mutantes *vrn1* com perda de função foi observado que a indução de *Vrn1* não é necessária para iniciar a repressão de *Vrn2*. Todavia, a expressão do gene *Vrn1* é necessária para manter a repressão estável do gene *Vrn2* após a exposição das plantas a temperaturas baixas (Chen & Dubcovsky, 2012).

Em plantas de trigo hexaplóide mutantes para os três alelos *vrn2* (*vrn-A2*, *vrn-B2* e *vrn-D2*), não submetidas ao tratamento de vernalização, o florescimento ocorreu 118 dias antes em comparação a cultivar controle Goodstreak, que possui alelos funcionais de *Vrn1*, *Vrn-B2* e *Vrn-D2*. Ainda, diferentes combinações dos alelos *Vrn2* exibiram respostas diferentes à vernalização (Kippes *et al.*, 2016). Estes autores sugerem que diferentes combinações alélicas de *Vrn2* podem ser utilizadas para modular a resposta à vernalização em regiões com o inverno pouco intenso.

A exposição de genótipos de trigo a dias longos faz com que *Vrn1* regule positivamente a expressão do gene *Vrn3*, promovendo o florescimento (Distefeld *et al.*, 2009; 2014; Deng *et al.*, 2015). A expressão dos genes de vernalização em genótipos de trigo com hábito de crescimento de inverno e com sensibilidade ao fotoperíodo é apresentada na Tabela 1.

TABELA 1. Expressão dos genes de vernalização em genótipos de trigo que apresentam sensibilidade ao fotoperíodo e vernalização.

Estação	Exposição ao		<i>Vrn2</i>	<i>Vrn3</i>	<i>Vrn1</i>	Florescimento
	frio	Dia longo				
Outono	A	P	P	A	A	A
Inverno	P	A	A	A	A	A
Primavera	A	P	A	P	P	P

A = ausência; P = presença. Fonte: Adaptado de Stepanenko *et al.*, 2012.

Em cevada, o aumento da transcrição de *Vrn1* deve ser causada por mudanças na cromatina do DNA na região cromossômica que contém o gene *Vrn1*, em que o frio promove um estado ativo da cromatina que é mantido mesmo após o aumento da temperatura ambiental (Oliver *et al.*, 2009; Heliwell *et al.*, 2014). Por outro lado, mudanças no estado de cromatina não foram observadas no loco *Vrn2*, sugerindo que *Vrn1* é o primeiro alvo de remodelagem de cromatina durante a exposição ao frio (Oliver *et al.*, 2009). Após a exposição das plantas de cevada ao frio, os níveis de *Vrn2* diminuem pela indução de *Vrn1*. Ainda, foi detectado que se estas mesmas plantas são expostas à condição de dias longos, ocorre a indução da transcrição de *Vrn3* e o florescimento é induzido (Yan *et al.*, 2006; Hemming *et al.*, 2008).

Além da vernalização, o fotoperíodo apresenta elevada importância para o florescimento de trigo e cevada. Variações naturais em resposta ao fotoperíodo são principalmente determinadas por diferenças alélicas do gene *PHOTOPERIOD 1 (PPD1)* (Turner *et al.*, 2005; Beales *et al.*, 2007). Plantas mutantes *ppd1* são induzidas ao florescimento tanto em condições de dias curtos como de dias longos e, portanto, insensíveis ao fotoperíodo (Beales *et al.*, 2007).



Em cevada, uma mutação no gene *ppd1* limita a indução da expressão de *Vrn3* em condição de dias longos, indicando que *PPD1* é um regulador positivo de *Vrn3* (Turner *et al.*, 2005; Kitagawa *et al.*, 2012).

Da mesma forma que ocorre em *A. thaliana*, os mecanismos que promovem o florescimento em cereais de clima temperado são integrados. De acordo com Dubcovsky *et al.* (2006), a necessidade de vernalização em alguns genótipos de trigo pode ser substituída pela interrupção da exposição destes genótipos a dias longos seguido da exposição a dias curtos. Isto ocorre devido à regulação negativa que *Vrn2* sofre em condição de dias curtos (Ream *et al.*, 2012). Assim, *Vrn2* é um gene que converge e integra as informações do fotoperíodo e de exposição ao frio e, portanto, sua expressão é chave para que o florescimento ocorra no momento mais apropriado. Em cevada, em condições de elevada temperatura, o florescimento é controlado pela interação dos genes *PPD1* e *Vrn1*. Nesta espécie, genótipos que possuem o gene *Vrn1* e *PPD1* funcional, apresentaram efeito regulatório negativo sobre *Vrn1*, atrasando o início do florescimento, indicando interação entre a rota metabólica do fotoperíodo e da vernalização (Ejaz & von Korff, 2017).

## **2.5 O florescimento em aveia hexaploide**

Em aveia, os sinais ambientais de fotoperíodo, vernalização e soma térmica exercem um papel fundamental na regulação do florescimento. A maioria dos genótipos de aveia apresenta resposta facultativa à vernalização. Por outro lado, existem genótipos que obrigatoriamente precisam passar pela vernalização para florescer (Preston & Kellogg, 2008). Em genótipos de aveia cultivados na região Sul do Brasil, Locatelli *et al.* (2008) observaram resposta à vernalização.

Os resultados demonstraram que genótipos submetidos ao tratamento de vernalização anteciparam o florescimento em mais de 15 dias, em comparação aos genótipos que não foram submetidos ao tratamento de vernalização. Em genótipos de aveia que necessitam de vernalização para florescer, a indução ao florescimento acontece apenas depois que o requerimento de frio tenha sido satisfeito (Sorrells & Simmons, 1992). Assim, o florescimento em aveia é atrasado quando temperaturas de vernalização não ocorrem, mesmo que o fotoperíodo seja indutivo.

A aveia apresenta resposta ao fotoperíodo e é classificada como uma planta de dia longo, sendo que o florescimento é antecipado à medida que o comprimento do dia aumenta. Todavia, Locatelli *et al.* (2008) caracterizaram o genótipo UFRGS 8 como insensível ao fotoperíodo, uma vez que este apresentou florescimento precoce, independente do comprimento do dia. A resposta de insensibilidade observada no genótipo UFRGS 8 deve estar relacionada à presença do gene de insensibilidade ao fotoperíodo, *Day-insensitive 1 (Di1)*, o qual foi originalmente identificado em genótipos canadenses de aveia (Locatelli *et al.*, 2008). Em três populações brasileiras de aveia 'UFRGS 8 x Pc68/5\*Starter', 'UFRGS 881971 x Pc68/5\*Starter' e 'UFRGS 8 x UFRGS 930605' foi identificado um QTL (*Quantitative Trait Locus*) controlando o número de dias ao florescimento (Locatelli *et al.*, 2006). Este QTL foi associado ao gene *Di1*, que confere insensibilidade ao fotoperíodo (Locatelli *et al.*, 2006). Esta mesma região genômica mostrou homologia ao gene *CO* de *A. thaliana* e ao gene *Hd1* de arroz.

Outro fator que influencia o florescimento em aveia branca é a soma térmica. A soma térmica se insere como um fator importante ao florescimento

em aveia por apresentar interações com as rotas metabólicas de vernalização e de fotoperíodo. No genótipo insensível ao fotoperíodo, UFRGS 8, o florescimento ocorreu 33 dias antes quando semeado no verão em comparação à semeadura no inverno. Isto ocorre devido à elevada temperatura no período que contribui para a aceleração do florescimento (Locatelli *et al.*, 2008).

A elevada variabilidade genética de aveia branca para o caráter florescimento aumenta a adaptação desta espécie aos diferentes ambientes de cultivo. Genótipos com resposta à vernalização podem ser cultivados em regiões mais frias, como no Sul do Brasil, potencializando o rendimento de grãos em razão ao aumento de biomassa pelo ciclo vegetativo prolongado. Além disso, permite o cultivo de genótipos insensíveis à vernalização em regiões tropicais, onde as temperaturas são mais elevadas e a duração do dia não apresenta flutuações significativas.

A grande variabilidade da aveia branca para o caráter florescimento, permite aos programas de melhoramento direcionarem o desenvolvimento de cultivares para ambientes mais específicos. Em estudos realizados por Federizzi *et al.* (1996), os autores investigaram dois sistemas controlando o florescimento em genótipos brasileiros de aveia. Na cultivar UFRGS 8, o gene *Ma2* apresentou efeito de dominância para a precocidade. Já na cultivar UFRGS 7, dois genes apresentaram dominância para a precocidade (*Ma3* e *Ma4*). Em outro estudo, sequências similares aos genes *Vrn1* e *Vrn3* de trigo e cevada foram identificadas, indicando que estes genes podem estar conservados no genoma de aveia (Nava *et al.*, 2012). Estudos recentes identificaram a expressão de genes com similaridade molecular aos genes *Vrn2* e *GhD7* em uma coleção nuclear de Poideae incluindo aveia branca (Woods *et al.*, 2016). Estes mesmos

autores detectaram a regulação negativa de *Vrn2* em aveia branca após a exposição ao frio, sugerindo que o controle do florescimento pela vernalização em aveia branca é similar ao trigo e cevada.

O sucesso da introdução da aveia branca no Brasil se deu, entre outros fatores, pela identificação e seleção de genótipos superiores de ciclo precoce. Este fato possibilitou que a aveia branca fosse introduzida no sistema de rotação de culturas como uma alternativa para estação de crescimento inverno/primavera. A manutenção da aveia branca como espécie cultivada no Brasil depende fortemente dos programas de melhoramento genético que selecionam e identificam genótipos superiores e bem adaptados às diferentes condições de cultivo. Portanto, o conhecimento das bases genéticas, moleculares e número de genes controlando o florescimento em espécies modelo, e posteriormente em aveia branca, permitirá aos programas de melhoramento genético aumentarem a eficiência de seleção para o caráter florescimento, contribuindo para a manutenção do mercado de toda a cadeia produtiva de aveia branca no Brasil.

### 3 MATERIAL E MÉTODOS

Os experimentos descritos neste trabalho foram conduzidos na Estação Experimental Agronômica (EEA), da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). A EEA está localizada no município de Eldorado do Sul, RS (30° 05' 27" Sul e 51° 40' 18" Oeste), com altitude de 46 m. O solo da região é do tipo Argissolo Vermelho Distrófico Típico (EMBRAPA, 1999). O clima é do tipo Cfa (subtropical úmido), de acordo com a classificação de Köppen-Geiger (Köppen & Geiger, 1928).

Os experimentos foram conduzidos nas estações de crescimento de 2015 e 2016, com o objetivo de avaliar o caráter florescimento em diferentes populações segregantes de aveia hexaploide. O florescimento foi avaliado a partir da variável observada “número de dias da emergência ao florescimento” (NDEF), nos dois anos de avaliação. No ano de 2015, três populações segregantes na geração F<sub>2</sub> foram avaliadas. As populações foram derivadas a partir de cruzamentos artificiais entre genitores contrastantes para o caráter florescimento. Os genitores foram desenvolvidos em diferentes programas de melhoramento genético de aveia, os quais estão localizados no Brasil, Canadá e Estados Unidos. No ano de 2016, famílias da geração F<sub>2:3</sub> derivadas de cada uma das populações segregantes descritas no ano anterior foram avaliadas para

o caráter florescimento. Os resultados obtidos a partir da avaliação fenotípica nos dois anos e/ou gerações foram empregados na condução de análises qualitativas de distribuição de frequências, análises genéticas e estimativas de herdabilidade no sentido amplo e no sentido restrito para caráter florescimento, conforme descritas a seguir.

### **3.1 Avaliação fenotípica do caráter florescimento em aveia**

#### **3.1.1 Material vegetal**

Três populações segregantes e contrastantes para o caráter florescimento foram avaliadas no presente estudo. As populações de aveia foram desenvolvidas a partir de cruzamentos simples entre os genitores 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', 'URS Taura x Leggett' e 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1'. Os genitores UFRGS 8, UFRGS 078030-2, URS Taura e UFRGS 078030-1 foram desenvolvidos pelo Programa de Melhoramento Genético de Aveia da UFRGS. O genitor Leggett foi desenvolvido pelo Agriculture and Agri-Food Canada, Cereal Research Centre, Winnipeg, MD, Canadá. O genitor FL0206B-S-B-S1 foi desenvolvido pela University of Florida, Gainesville, FL, USA. A genealogia dos genitores de cada uma das populações segregantes está descrita na Tabela 2.

As hibridizações artificiais foram realizadas no ano de 2013 em condições de campo, de acordo com a técnica de cruzamento "flor aberta", descrita por Bertagnolli & Federizzi (1994). No ano de 2014, sementes da primeira geração filial (F<sub>1</sub>), derivadas de cada hibridização e/ou cruzamento foram semeadas de forma espaçada no campo e sob elevadas condições de adubação nitrogenada, a fim de maximizar a produção de sementes da segunda geração filial (F<sub>2</sub>). As

panículas de cada cruzamento foram colhidas e trilhadas em massa. As sementes F<sub>2</sub> de cada cruzamento representaram as populações segregantes avaliadas para o caráter florescimento, conforme a metodologia descrita abaixo.

TABELA 2. Genealogia dos genitores empregados no desenvolvimento das populações segregantes avaliadas para o caráter florescimento em aveia.

População <sup>†</sup>	Genitor	Genealogia <sup>§</sup>	Ciclo de campo
1	UFRGS 8 x UFRGS 078030-2	OA338//X2682-1  UPF 93203-4/FL98061 F1(IL 90-1847/LA90122-BBB-7-1-1)	Precoce  Super precoce
2	URS Taura x Leggett	UFRGS 970216-2/UFRGS 970461  OT294/Pc94	Precoce  Super tardio
3	FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1	UFRGS 995088-3/LA9535D118-4  UPF 93203-4/FL98061 F1(IL 90-1847/LA90122-BBB-7-1-1)	Tardio  Super precoce

<sup>†</sup>1, 2 e 3 representa o número correspondente de cada população segregante avaliada. Esta sequência será mantida ao longo de todo este trabalho. <sup>§</sup>As genealogias foram obtidas a partir do banco de dados do *Pedigree of Oat Lines* (POOL), disponível em [http://pool.aowc.ca/index\\_e.php](http://pool.aowc.ca/index_e.php).

### 3.1.2 Condução dos experimentos

#### 3.1.2.1 Dados meteorológicos

As informações de temperatura máxima diária, temperatura mínima diária e precipitação pluviométrica, durante o ciclo da cultura foram utilizadas para verificar as variações ambientais ocorridas ao longo do período de condução dos experimentos, nos dois anos de avaliação (2015 e 2016). Os dados foram obtidos a partir do Banco de Dados Meteorológicos para Ensino e Pesquisa (BDMEP), do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), disponíveis em <http://www.inmet.gov.br/projetos/rede/pesquisa>. Os dados meteorológicos utilizados foram registrados pela estação meteorológica de Porto Alegre, RS, a

qual representa a estação mais próxima do local de condução dos experimentos do presente trabalho.

### **3.1.2.2 Experimento conduzido no ano de 2015**

A avaliação fenotípica do caráter florescimento em aveia foi realizada a partir de um experimento conduzido na Estação Experimental Agrônômica da UFRGS, ao longo da estação de crescimento de 2015 (junho a dezembro). O experimento foi instalado no sistema de plantio direto, sendo soja (*Glycine max* L.) a cultura antecessora. A adubação de base consistiu de 300 kg ha<sup>-1</sup> da fórmula 10-30-15 (N-P-K), sendo realizada com base nos resultados e recomendação da análise química do solo.

A semeadura foi realizada manualmente no dia 20/06/2015 e a data de emergência média ocorreu no dia 27/06/2015, para as três populações segregantes de aveia. Antes da semeadura, as sementes F<sub>2</sub> de cada população foram tratadas com o inseticida comercial Gaucho FS (Imidacloprid), na concentração de 60 mL para cada 100 kg de sementes. Um total de 1080, 720 e 900 sementes foram empregadas para compor as populações 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', 'URS Taura x Leggett' e 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1', respectivamente. Os genitores de cada população também foram semeados no campo junto às suas progênes F<sub>2</sub>. As sementes foram distribuídas em linhas de 3,0 m de comprimento, com espaçamento de 10 cm entre sementes dentro da linha e 30 cm entre linhas de semeadura no campo.

A adubação de cobertura foi dividida em duas aplicações, com 150 kg ha<sup>-1</sup> de uréia (fonte de nitrogênio), divididos e aplicados quando as plantas encontravam-se no estágio de desenvolvimento com quatro e seis folhas



completamente expandidas. O controle de doenças fúngicas foi realizado através da aplicação do fungicida comercial Nortox (Tebuconazole 750 mL ha<sup>-1</sup>), sempre que houve necessidade. O controle de plantas invasoras foi realizado de maneira manual.

Ao final do ciclo de desenvolvimento das plantas, a panícula do colmo principal de todas as plantas previamente avaliadas para o florescimento foi colhida. As panículas colhidas foram mantidas separadamente e identificadas quanto à sua população de origem, ordem de semeadura no campo e data de florescimento. As panículas foram então secas em condições de temperatura ambiente e armazenadas em câmara fria com aproximadamente 10°C e 30% de umidade relativa do ar. Estas panículas foram empregadas para compor o experimento conduzido no ano de 2016, conforme descrito a seguir.

### **3.1.2.3 Experimento conduzido no ano de 2016**

A avaliação fenotípica do caráter florescimento em aveia foi realizada a partir de um experimento conduzido na Estação Experimental Agrônômica da UFRGS, durante a estação de crescimento de 2016 (junho a dezembro). O experimento foi instalado no sistema de plantio direto sobre palhada de soja. A adubação de base consistiu na aplicação de 300 kg ha<sup>-1</sup> da fórmula 5-30-15 (N-P-K). Uma amostra de panículas individuais, derivadas do colmo principal de plantas F<sub>2</sub>, as quais foram coletadas no ano anterior e empregadas para representar o conjunto de famílias F<sub>2:3</sub>, para cada população segregante de aveia avaliada em 2016. A amostragem das famílias F<sub>2:3</sub> foi realizada com base nos resultados fenotípicos observados na geração F<sub>2</sub> (2015), para o caráter florescimento. Os resultados fenotípicos obtidos para cada população

segregante em 2015 foram submetidos à análise qualitativa de distribuição de frequências, conforme metodologia apresentada no item 3.1.4. Desta forma, o número de famílias  $F_{2:3}$  amostrado para cada população foi proporcional ao número de indivíduos  $F_2$  dentro de cada classe fenotípica. Um total de 122, 128 e 124 famílias  $F_{2:3}$  foram amostradas para as populações 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', 'URS Taura x Leggett' e 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1', respectivamente. Os genitores de cada população também foram semeados no campo junto às famílias  $F_{2:3}$ .

Após a etapa de amostragem das famílias  $F_{2:3}$ , a panícula de cada família foi separada e trilhada manualmente. A semeadura foi realizada manualmente no dia 14/06/2016 e a data de emergência média ocorreu no dia 27/06/2016. Dez sementes de cada família foram distribuídas em uma linha de 1,0 m de comprimento, com um espaçamento de 10 cm entre sementes dentro da mesma linha e 30 cm entre linhas de famílias diferentes. A adubação de cobertura, o controle de moléstias e o controle de plantas daninhas foram realizados de maneira similar às etapas descritas para o ano de 2015.

### **3.1.3 Avaliação fenotípica do caráter florescimento**

A avaliação fenotípica do caráter florescimento foi realizada a partir da variável observada 'número de dias da emergência ao florescimento' (NDEF). O NDEF foi determinado quando as plantas apresentavam aproximadamente 50% da panícula do colmo principal visível (estádio 55 da escala de Zadok). A metodologia de avaliação do florescimento das famílias  $F_{2:3}$  foi a mesma empregada para a geração  $F_2$ .

O número de plantas avaliado para o caráter florescimento dentro de cada família  $F_{2:3}$  variou amplamente, em função de diferenças na taxa de germinação, crescimento e desenvolvimento das plantas entre as diferentes famílias avaliadas. No ano de 2015, o NDEF foi determinado para 964, 606 e 821 plantas individuais das populações 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', 'URS Taura x Leggett' e 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1', respectivamente. Já no ano de 2016, o NDEF foi determinado para 653 indivíduos (78 famílias  $F_{2:3}$ ), 625 indivíduos (73 famílias  $F_{2:3}$ ) e 695 indivíduos (88 famílias  $F_{2:3}$ ) das populações 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', 'URS Taura x Leggett' e 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1', respectivamente. No entanto, para a análise qualitativa de distribuição de frequências e para a análise genética, apenas as famílias com mais de 50% de germinação foram consideradas.

#### **3.1.4 Análise qualitativa de distribuição e dispersão de frequências**

Os dados fenotípicos coletados para o caráter florescimento nas gerações  $F_2$  (2015) e  $F_{2:3}$  (2016) foram submetidos à análise qualitativa de distribuição e dispersão de frequências. Na geração  $F_2$ , a análise de distribuição de frequências da variável observada NDEF foi conduzida com base em plantas individuais dentro de cada população. Já na geração  $F_{2:3}$ , a dispersão do NDEF foi realizada com base no NDEF do indivíduo  $F_2$  e do NDEF médio de suas respectivas famílias para cada população. A distribuição de frequências seguiu a metodologia descrita por Steel & Torrie, (1980), e posteriormente foi ajustada para melhor visualização das classes. Segundo a metodologia descrita por Steel & Torrie, (1980), tem-se que:

$n$  = tamanho da amostra;

$L_{max}$  = limite máximo observado para a variável NDEF;

$L_{min}$  = limite mínimo observado para a variável NDEF;

$A_t$  = amplitude total =  $L_{max} - L_{min}$ ;

$k$  = número de classes =  $\sqrt{n}$ ;

$h$  = intervalo entre classes =  $A_t/k$ .

### 3.2 Análise genética do caráter florescimento

A partir dos resultados de segregação fenotípica das populações  $F_2$  e em cada família  $F_{2:3}$ , hipóteses genéticas foram formuladas e testadas para determinar o número de genes que controlam o caráter florescimento nas populações segregantes de aveia avaliadas neste estudo. Para a população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2' a hipótese genética de dois genes envolvidos no controle do caráter florescimento foi testada. Para a população 'URS Taura x Leggett' a hipótese de três genes controlando o caráter florescimento foi testada. Já para a população 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1' a hipótese de quatro genes controlando o caráter florescimento foi testada. Nas diferentes hipóteses genéticas testadas, apenas dois alelos para cada gene foram considerados. Os resultados observados foram separados em duas e quatro classes fenotípicas. Com duas classes fenotípicas, os indivíduos avaliados em cada população foram agrupados em precoces e tardios e com quatro classes foram agrupados em precoces, semi-precoces, semi-tardios e tardios.

Para a determinação dos diferentes grupos fenotípicos, os seguintes critérios foram estabelecidos: i) a análise qualitativa de distribuição de frequências dos indivíduos  $F_2$  avaliados dentro de cada população e; ii) a variação fenotípica observada para os genitores que deram origem as diferentes

populações. As frequências observadas dentro de cada grupo fenotípico foram comparadas às frequências esperadas pelo teste de Qui-quadrado ( $\chi^2$ ), conforme:

$$\chi^2 = \sum \{(FO - FE)^2 / FE\}$$

Onde:  $F_O$  = Frequência observada

$F_E$  = Frequência esperada

O valor calculado de Qui-quadrado foi comparado com o valor teórico, obtido a partir do número de graus de liberdade associado à hipótese genética testada e do nível de significância desejado. Neste estudo, o número de graus de liberdade utilizado foi igual a um para a hipótese de dois locos, dois para a hipótese de três locos e igual a três para a hipótese de quatro locos controlando o caráter florescimento. A significância do teste de Qui-quadrado foi testada a 5% de probabilidade de erro. Para a decisão de rejeição ou não rejeição da hipótese genética, os seguintes critérios foram considerados:

$\chi^2$  calculado >  $\chi^2$  teórico, rejeita a hipótese testada;

$\chi^2$  calculado <  $\chi^2$  teórico, não rejeita a hipótese testada.

Para as hipóteses onde as diferenças nas frequências observadas não foram significativas, as hipóteses genéticas testadas em  $F_2$ , foram comparadas à segregação observada para cada família  $F_{2:3}$ , dentro de suas respectivas populações. Essa comparação permite validar as hipóteses genéticas propostas em  $F_2$ .

### 3.3 Herdabilidade do caráter florescimento em aveia

A partir dos dados fenotípicos obtidos para o caráter florescimento, nas populações segregantes de aveia 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2' 'URS Taura x

Leggett' e 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1' nos anos de 2015 e 2016, a herdabilidade no sentido amplo ( $h^2_a$ ) e a herdabilidade no sentido restrito ( $h^2_r$ ) foram estimadas. Por definição, a herdabilidade reflete a proporção da variância fenotípica total observada entre os indivíduos de uma população para uma determinada característica, que pode ser atribuída à variância genética existente entre os indivíduos avaliados. No presente trabalho, a característica avaliada foi o florescimento expressa pelo NDEF em populações segregantes nas gerações  $F_2$  e  $F_{2:3}$ . Para cada população avaliada, a herdabilidade no sentido amplo foi estimada a partir dos resultados observados na geração  $F_2$ . Já a herdabilidade no sentido restrito foi estimada pela regressão pai-progênie a partir dos resultados observados nas gerações  $F_2$  e  $F_{2:3}$ .

### 3.3.1 Estimativa da herdabilidade no sentido amplo

A herdabilidade no sentido amplo ( $h^2_a$ ) representa a razão da variância genética total em relação à variância fenotípica total. Assim, a estimativa da herdabilidade no sentido amplo foi realizada com base nos dados fenotípicos das populações na geração  $F_2$  e seus respectivos genitores. A herdabilidade no sentido amplo foi estimada a partir da equação descrita por Kearsey & Pooni (1996):

$$h^2_a = V_G/V_P$$

Sendo que:  $V_P = V_{F_2}$ ;

$$V_E = (V_{P1} + V_{P2})/2;$$

$$V_G = V_P - V_E;$$

$V_P$  = variância fenotípica;

$V_{F_2}$  = variância fenotípica observada entre os indivíduos avaliados na geração  $F_2$ ;

$V_G$  = variância genotípica dos indivíduos  $F_2$  avaliados;

$V_{P_1}$  = variância do genitor feminino de cada população avaliada;

$V_{P_2}$  = variância do genitor masculino de cada população avaliada;

$V_E$  = variância ambiental obtida pela diferença na variação fenotípica dos genitores os quais são considerados genótipos homocigotos.

### 3.3.2 Estimativa da herdabilidade no sentido restrito

A herdabilidade no sentido restrito ( $h^2_r$ ) representa a razão da variância genética aditiva pela variância fenotípica total. Assim, a estimativa da herdabilidade do caráter florescimento foi obtida pela regressão dos valores de NDEF de cada progênie  $F_2$ , e o valor de NDEF médio dentro de cada família  $F_{2:3}$ . A herdabilidade no sentido restrito foi estimada a partir do coeficiente linear da equação regressão ( $b$ ), conforme descrito por Falconer & Mackay (1996), sendo que:

$$h^2_r = b$$

$$b_{(O, MP)} = \text{COV}_{(O, MP)} / V_{MP}$$

$b_{(O, MP)}$  = coeficiente de regressão linear entre a média dos genitores e suas progênies;

$\text{COV}_{(O, MP)}$  = covariância entre a média dos genitores e progênies;

$V_{MP}$  = variância média observada para os genitores de cada população.

Desta forma:

$$h^2_r = b;$$

$$b_{(F_2, F_{2:3})} = \text{COV}_{(F_2, F_{2:3})} / V_{F_{2:3}};$$

$b_{(F_2, F_{2:3})}$  = coeficiente de regressão linear entre os indivíduos  $F_2$  e a média das famílias  $F_{2:3}$  avaliadas;

$COV_{(F_2, F_{2:3})}$  = covariância entre os valores dos indivíduos  $F_2$  e média de suas famílias  $F_{2:3}$  avaliadas.

A partir da regressão entre os indivíduos  $F_2$  e a média de suas famílias  $F_{2:3}$ , tem-se que:

$$b_{F_2, F_{2:3}} = COV_{F_2, F_{2:3}} / V_{F_2};$$

$b_{F_2, F_{2:3}}$  = coeficiente de regressão linear entre os indivíduos  $F_2$  e a média de suas famílias  $F_{2:3}$ ;

$COV_{F_2, F_{2:3}}$  = covariância entre os valores dos indivíduos  $F_2$  e a média de sua famílias  $F_{2:3}$ ;

$V_{F_2}$  = variância da geração  $F_2$ .

De acordo com Falconer & Mackay (1996) a  $COV_{F_2, F_{2:3}}$  é dada por:

$$COV_{F_2, F_{2:3}} = 1/2 VA + 1/8 VD;$$

VA = variância aditiva;

VD = variância de dominância.

$$V_{F_2} = 1/2 VA + 1/4 VD + VE$$



## 4 RESULTADOS

Os resultados apresentados no presente trabalho incluem: i) avaliação fenotípica do caráter florescimento em três populações segregantes de aveia hexaploide. Esta avaliação foi realizada no ano de 2015 para a geração segregante  $F_2$  e no ano de 2016 para a geração segregante  $F_{2:3}$ ; ii) análise genética do caráter florescimento em aveia hexaploide, a partir dos resultados fenotípicos obtidos para cada uma das populações segregantes avaliadas nas gerações  $F_2$  e  $F_{2:3}$  e iii) estimativa da herdabilidade no sentido amplo e no sentido restrito para o caráter florescimento nas populações segregantes de aveia avaliadas neste estudo.

### 4.1 Dados meteorológicos da estação de crescimento de 2015

As condições de temperatura máxima, temperatura mínima e precipitação ocorridas durante a condução dos experimentos no ano de 2015 estão apresentadas na Figura 2. Os dados foram obtidos da estação meteorológica de Porto Alegre, do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), disponíveis no endereço eletrônico [www.inmet.gov.br](http://www.inmet.gov.br). A Figura 2 também destaca a data de emergência média das plantas (DEM) e a última avaliação do florescimento dentro de cada população (UAF). A data de emergência dos indivíduos da geração  $F_2$  de cada população segregante ocorreu aos sete dias após a semeadura, e a data da última avaliação do florescimento das populações

'UFRGS 8 X UFRGS 078030-2' (UAF1), 'URS Taura x Leggett' (UAF2) e 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-2' (UAF3) ocorreu aos 109, 139 e 109 dias, respectivamente.

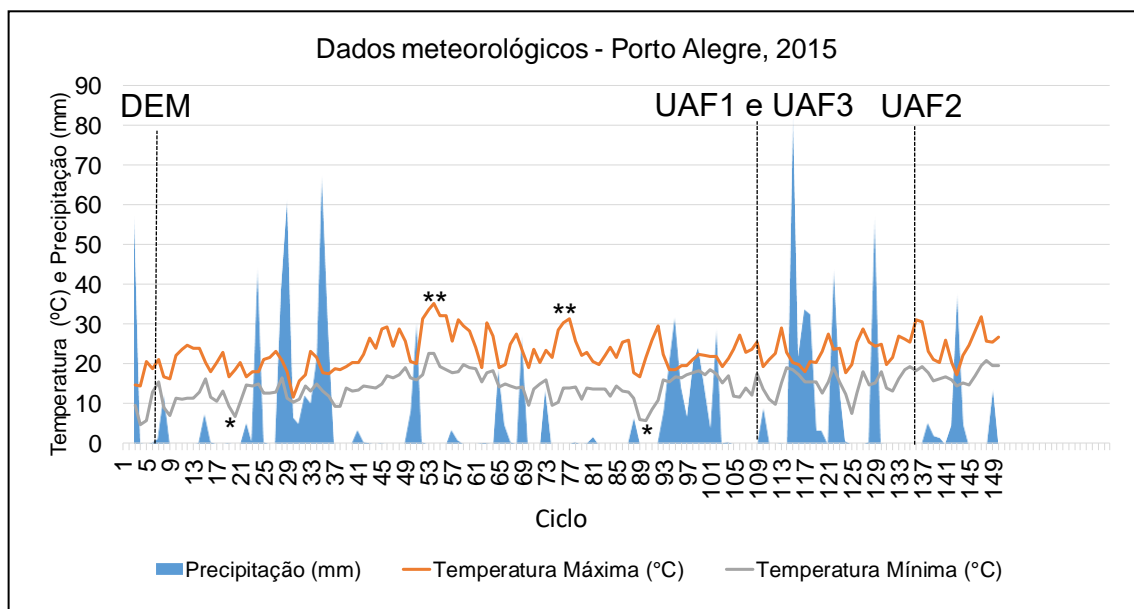


FIGURA 2. Dados da estação meteorológica de Porto Alegre, INMET, 2015. DEM = data de emergência média; UAF1 = última avaliação do florescimento para a população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2'; UAF2 = última avaliação do florescimento para a população 'URS Taura x Leggett'; UAF3 = última avaliação do florescimento para a população 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1'; \*ocorrência de temperatura inferior a 7°C; \*\*ocorrência de temperatura > 30°C.

Os dados meteorológicos demonstraram que ao longo do ciclo vegetativo das plantas, temperaturas inferiores a 7°C foram registradas aos 21 e 90 dias após a data de emergência. Temperaturas inferiores a 7°C são consideradas efetivas à vernalização e, portanto, devem ter influenciado o florescimento em genótipos que apresentam requerimento a este estímulo ambiental. Por outro lado, temperaturas superiores a 30°C foram registradas dos 52 aos 57 dias e aos 78 dias após a sementeira. Estas condições de temperatura devem ter contribuído para acelerar o florescimento na maioria dos indivíduos avaliados. Estes resultados demonstraram que dentro de um intervalo de 69 dias (21 a 90

dias), temperaturas extremas variando de 6 até 35°C foram detectadas. Os dados meteorológicos também demonstraram que a precipitação pluviométrica foi elevada durante a condução do experimento, totalizando 980 mm ao final das avaliações do florescimento, ocorrido aos 139 dias para a população 'URS Taura x Leggett'.

#### **4.2 Avaliação fenotípica do florescimento na geração F<sub>2</sub>**

A avaliação fenotípica do caráter florescimento das populações segregantes na geração F<sub>2</sub> foi realizada durante a estação de crescimento de 2015. Para a população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', um total de 843 indivíduos segregantes foi avaliado quanto ao caráter florescimento. A distribuição de frequências da variável observada NDEF entre os indivíduos F<sub>2</sub> e os genitores desta população foi agrupada em 20 classes e está apresentada na Figura 3. Uma elevada amplitude de variação para o NDEF foi observada entre os indivíduos segregantes desta população. O NDEF variou de 63 a 102 dias entre o indivíduo mais precoce e o indivíduo mais tardio desta população, respectivamente (Figura 3). Desta forma, a amplitude total de variação do florescimento entre os indivíduos da população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2' foi de 39 dias. Entre os indivíduos avaliados da população, o NDEF médio foi de 81 dias.

Para os genitores UFRGS 8 e UFRGS 078030-2, o NDEF foi observado para 59 e 63 plantas, respectivamente. O NDEF médio determinado para os genitores foi similar, sendo que o genitor UFRGS 8 apresentou NDEF médio de 76 dias, enquanto o genitor UFRGS 078030-2 apresentou NDEF médio de 79

dias. Desta forma, a diferença entre o NDEF médio dos genitores foi de três dias, no ano de 2015 (Figura 3).

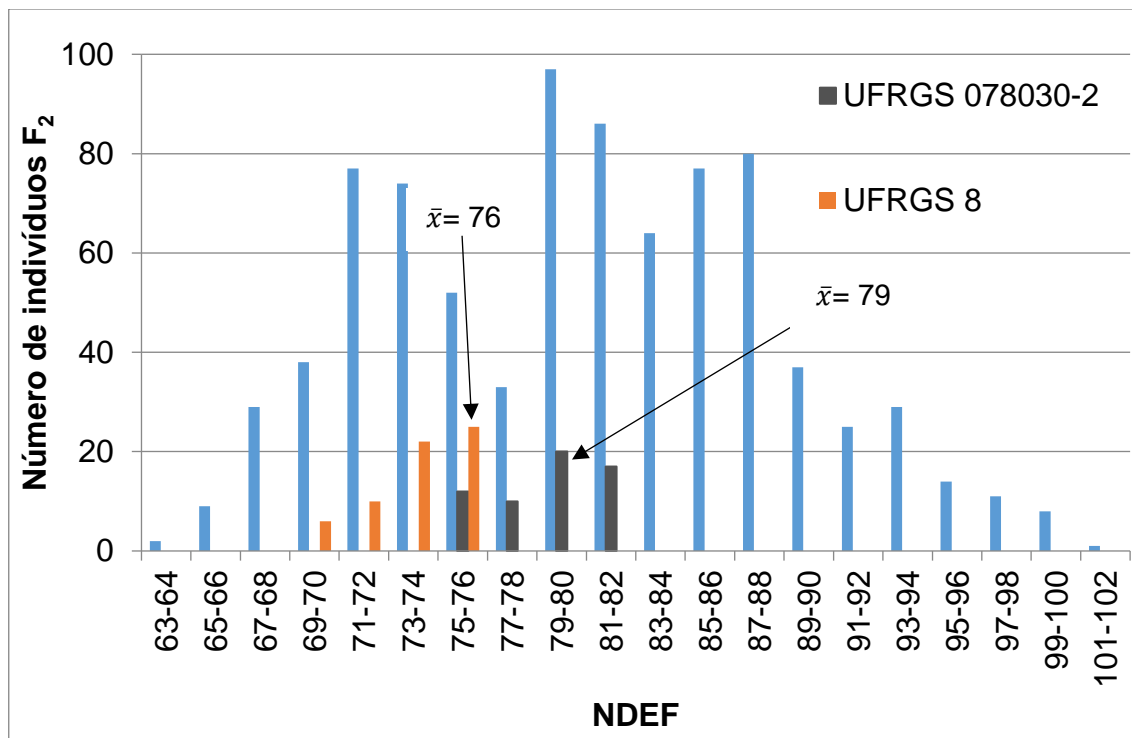


FIGURA 3. Distribuição de frequências da variável observada número de dias da emergência ao florescimento (NDEF) entre os indivíduos da população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2'.

Para a população 'URS Taura x Leggett', um total de 563 indivíduos foi avaliado. A distribuição de frequências do NDEF entre os indivíduos F<sub>2</sub> da população e seus genitores foi agrupada em 27 classes (Figura 4). Uma elevada amplitude de variação para o florescimento foi observada entre os indivíduos. O NDEF variou de 79 a 132 dias, entre o indivíduo segregante mais precoce e o indivíduo segregante mais tardio, respectivamente (Figura 4). Desta forma, a amplitude total de variação do florescimento entre os indivíduos da população 'URS Taura x Leggett' foi de 53 dias. Considerando todos os indivíduos segregantes avaliados, o NDEF médio populacional foi de 100 dias.

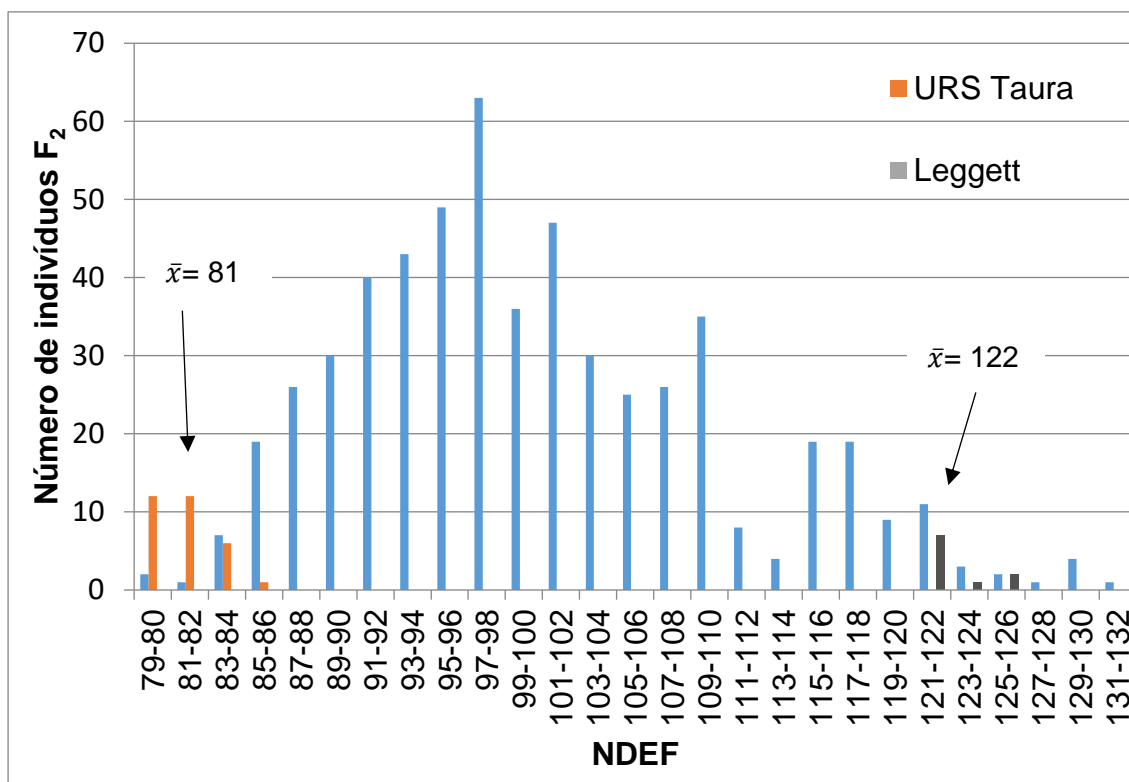


FIGURA 4. Distribuição de frequências da variável observada número de dias da emergência ao florescimento (NDEF) entre os indivíduos da população 'URS Taura x Leggett'.

Para os genitores URS Taura e Leggett o NDEF foi observado para 31 e 11 plantas, respectivamente. O número menor de plantas avaliado para o genitor Leggett, em comparação ao genitor URS Taura, ocorreu em função da pequena disponibilidade de sementes deste genitor no momento da semeadura. Os genitores URS Taura e Leggett apresentaram elevado contraste para o caráter florescimento. O genitor URS Taura considerado precoce, exibiu NDEF médio de 81 dias, enquanto o genitor Leggett considerado tardio apresentou NDEF médio de 122 dias. Desta forma, a diferença no NDEF entre os genitores URS Taura e Leggett foi de 42 dias (Figura 4).

Para a população 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1', um total de 734 indivíduos segregantes foi avaliado para o caráter florescimento. A distribuição de frequências do NDEF entre os indivíduos  $F_2$  desta população foi agrupada em

21 classes e está apresentada na Figura 5. O NDEF variou de 61 a 102 dias, entre o indivíduo mais precoce e o mais tardio, respectivamente. Desta forma, a amplitude de variação observada entre os indivíduos avaliados foi de 41 dias. A média da população para o NDEF foi de 79 dias (Figura 5).

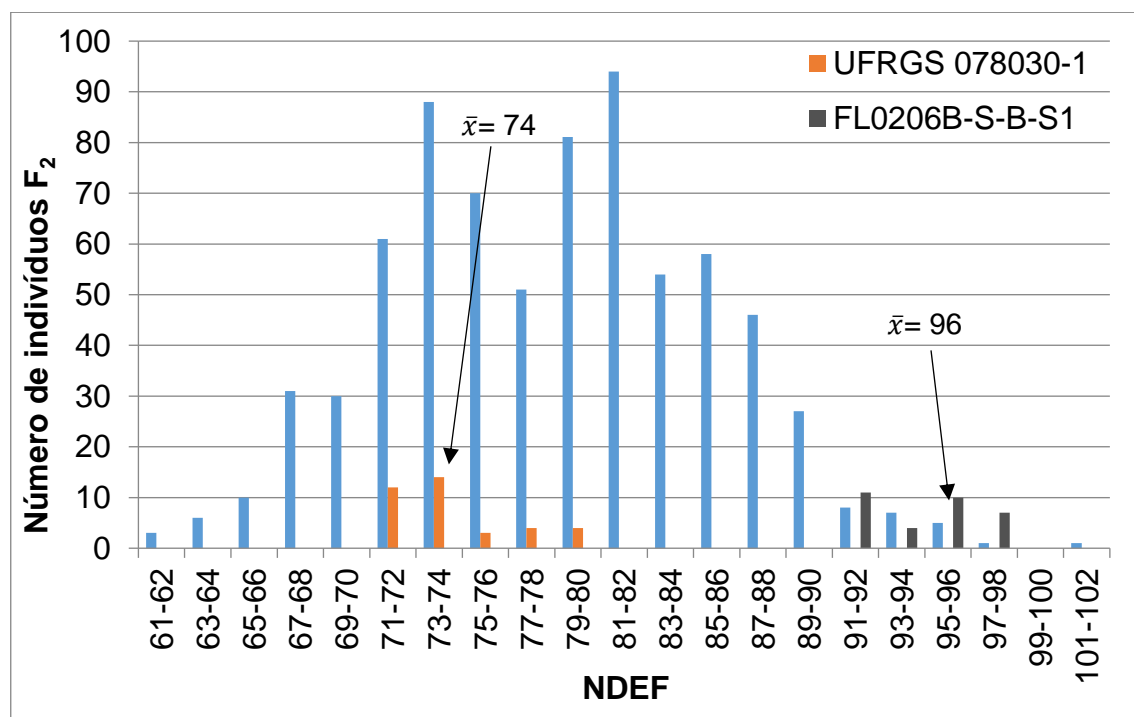


FIGURA 5. Distribuição de frequências da variável observada número de dias da emergência ao florescimento (NDEF) entre os indivíduos da população 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-2'.

Para os genitores FL0206B-S-B-S1 e UFRGS 078030-1, o NDEF foi observado para 32 e 37 plantas, respectivamente. Os genitores foram contrastantes para o caráter florescimento, sendo que o genitor FL0206B-S-B-S1 considerado tardio apresentou NDEF médio de 96 dias, enquanto o genitor UFRGS 078030-1 considerado precoce apresentou NDEF médio de 74 dias. Assim, a diferença entre a média dos genitores para o NDEF foi de 22 dias (Figura 5).

### 4.3 Dados meteorológicos da estação de crescimento de 2016

As condições de temperatura máxima, temperatura mínima e precipitação ocorridas durante a condução dos experimentos no ano de 2016 estão apresentadas na Figura 6. Os dados foram obtidos a partir da estação meteorológica de Porto Alegre, do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), disponíveis no endereço eletrônico [www.inmet.gov.br](http://www.inmet.gov.br). A Figura 6 destaca também a data de emergência média (DEM) das populações e a data da última avaliação do florescimento (UAF). Assim, a DEM das populações ocorreu aos treze dias após a semeadura. Já a data da última avaliação das populações 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2' (UAF1), 'URS Taura x Leggett' (UAF2) e 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1' (UAF3) ocorreu aos 129, 138 e 120 dias, respectivamente.

Temperaturas inferiores a 7°C foram registradas entre os dias 18 e 20, 46 e 48, 57 e 60 e finalmente entre 82 e 87 dias ao longo do ciclo de crescimento e desenvolvimento das plantas. Já temperaturas superiores a 30°C foram registradas entre os dias 87 e 88 ao longo do ciclo de crescimento e desenvolvimento das plantas. A precipitação pluviométrica durante todo o ciclo vegetativo das plantas foi de 360 mm, com precipitação elevada aos 41 dias (Figura 6).

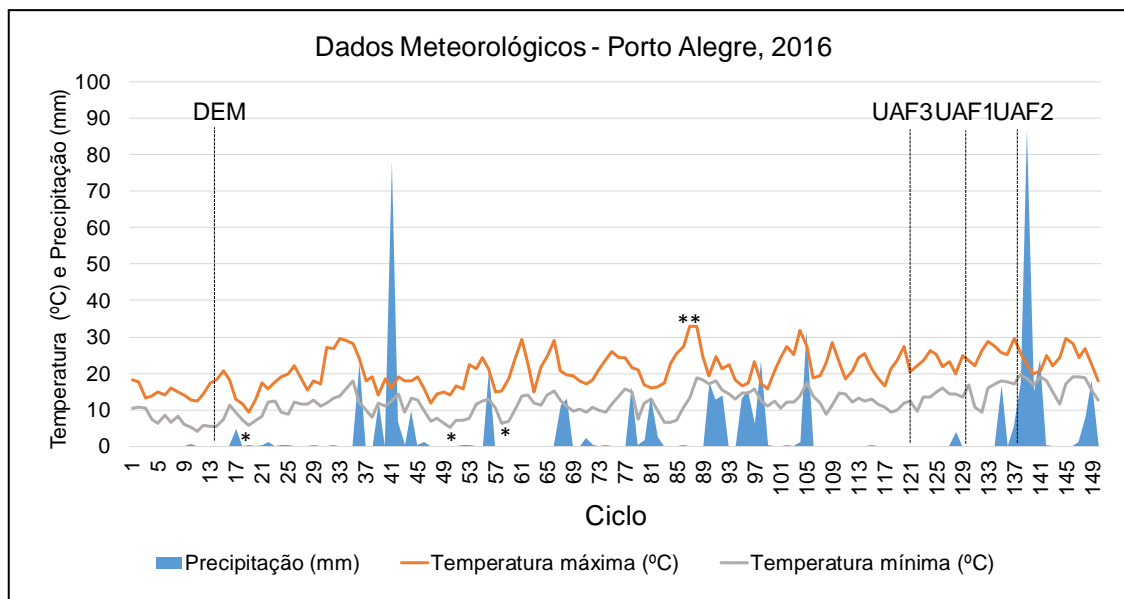


FIGURA 6. Dados da estação meteorológica de Porto Alegre, INMET, 2016. DEM = data de emergência média; UAF1 = última avaliação do florescimento para a população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2'; UAF2 = última avaliação do florescimento para a população 'URS Taura x Leggett'; UAF3 = última avaliação do florescimento para a população 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1'; \*ocorrência de temperatura inferior a 7°C; \*\*ocorrência de temperatura superior a 30°C.

#### 4.4 Avaliação fenotípica do florescimento na geração $F_{2:3}$

A avaliação fenotípica do caráter florescimento das populações segregantes na geração  $F_{2:3}$  foi realizada no ano de 2016. As populações avaliadas foram 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', 'URS Taura x Leggett' e 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-2'. A avaliação fenotípica foi realizada a partir da variável observada número de dias da emergência ao florescimento (NDEF), nos indivíduos segregantes dentro de famílias e seus respectivos genitores. A partir desta avaliação, o NDEF médio de cada família  $F_{2:3}$  foi comparado ao NDEF observado no indivíduo  $F_2$  correspondente à cada família.

Para a população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', um total de 80 famílias  $F_{2:3}$  foram avaliadas. O NDEF médio observado variou amplamente entre as famílias, conforme apresentado na Figura 7. A família mais precoce apresentou



NDEF médio de 69 dias, enquanto a família mais tardia apresentou NDEF médio de 96 dias. Desta forma, a amplitude total de variação do NDEF médio das famílias para o caráter florescimento foi de 27 dias. O NDEF médio observado em algumas famílias apresentou desvio em relação ao NDEF observado nos indivíduos  $F_2$  que originaram estas famílias. Dentre estas, duas famílias apresentaram elevado desvio fenotípico, sendo que em uma delas, o indivíduo  $F_2$  apresentou NDEF de 65 dias e sua família  $F_{2:3}$  exibiu NDEF médio de 80 dias, representando uma divergência de 15 dias. No outro caso, o indivíduo  $F_2$  floresceu com 90 dias e sua respectiva família  $F_{2:3}$  exibiu NDEF médio de 74 dias, representando uma divergência de 16 dias (Figura 7).

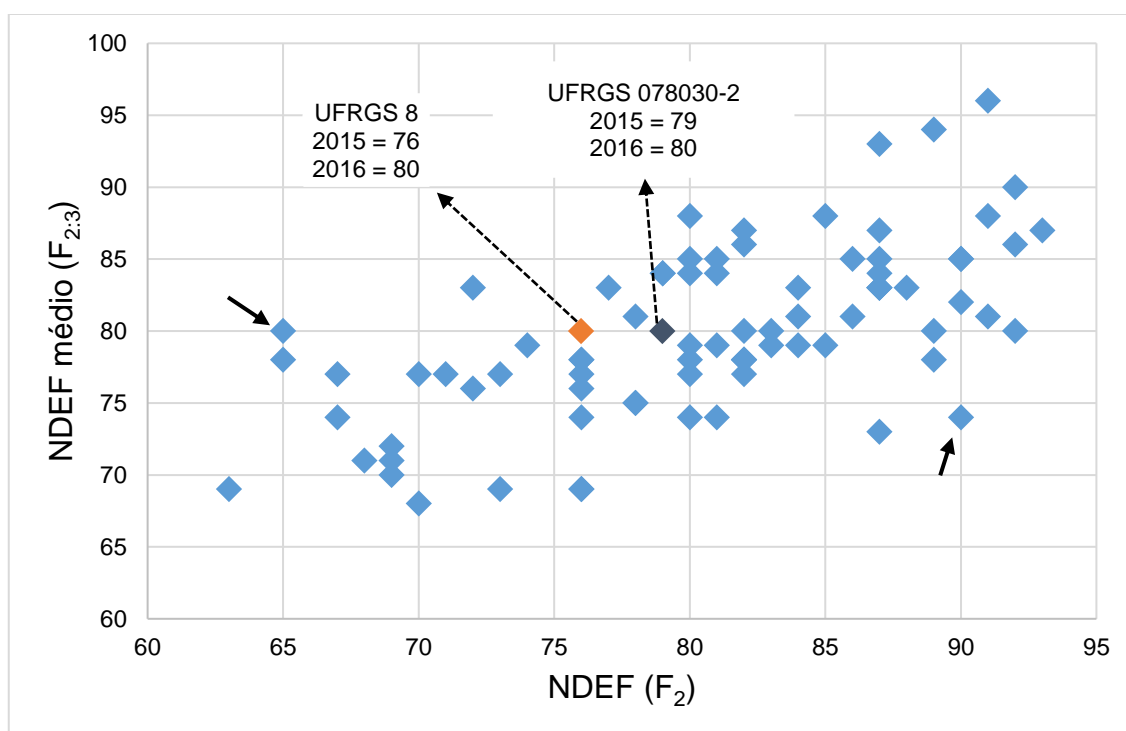


FIGURA 7. Número de dias da emergência ao florescimento (NDEF) dos indivíduos  $F_2$  e o NDEF médio de suas respectivas famílias  $F_{2:3}$  da população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', no ano de 2016.

Considerando todas as famílias avaliadas nesta população, o NDEF médio foi de 80 dias. Os genitores UFRGS 8 e UFRGS 078030-2 apresentaram

ciclo vegetativo similar no ano de 2016, da mesma forma que observado no ano de 2015. O NDEF médio de ambos os genitores foi de 80 dias, estimado a partir da avaliação de 50 e 58 plantas, para os genitores UFRGS 8 e UFRGS 078030-2, respectivamente (Figura 7).

Para a população 'URS Taura x Leggett', um total de 77 famílias  $F_{2:3}$  foi avaliado. O NDEF médio observado variou amplamente entre as famílias avaliadas, conforme apresentado na Figura 8. A família mais precoce apresentou NDEF médio de 76 dias, enquanto a família mais tardia apresentou NDEF médio de 120 dias. Desta forma, a amplitude total de variação observada entre as famílias avaliadas foi de 44 dias. Considerando todas as famílias avaliadas da população 'URS Taura x Leggett', o NDEF médio foi de 92 dias. Nesta população, divergências fenotípicas entre famílias  $F_{2:3}$  e os indivíduos  $F_2$  que deram origem às famílias foram observadas. Desta forma, um indivíduo  $F_2$  precoce apresentou NDEF de 80 dias e sua família  $F_{2:3}$  apresentou NDEF médio de 112 dias, representando uma divergência total de 10 dias. Por outro lado, um indivíduo  $F_2$  tardio exibiu NDEF de 119 dias e sua família  $F_{2:3}$  apresentou NDEF médio de 79 dias, representando uma divergência total de 40 dias (Figura 8).

Os genitores 'URS Taura' e 'Leggett' apresentaram elevado contraste para o caráter florescimento no ano de 2016. O genitor URS Taura apresentou NDEF médio de 76 dias, estimado a partir da avaliação de um total de 56 plantas. O genitor Leggett apresentou NDEF médio de 114 dias, estimado a partir da avaliação de um total de 33 plantas. Estes resultados indicaram que o genitor Leggett apresentou 38 dias a mais de ciclo vegetativo em comparação ao genitor URS Taura (Figura 8). É importante ressaltar que a diferença no NDEF médio

observado para os genitores URS Taura e Leggett foi consistente nos dois anos de avaliação.

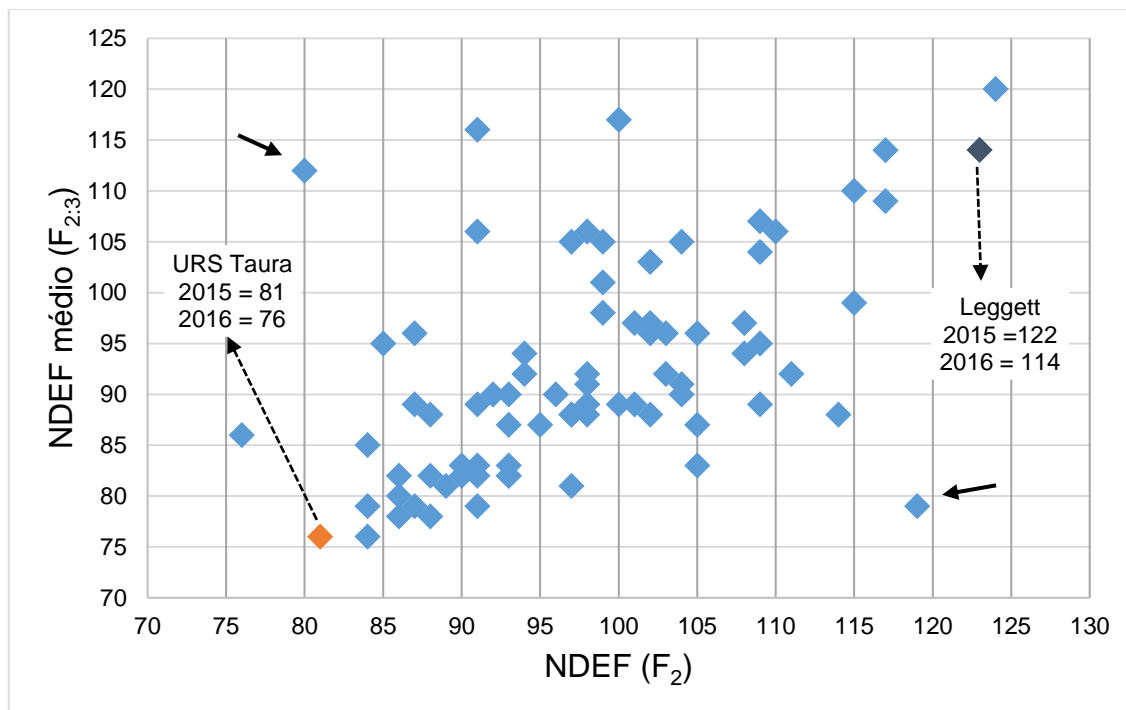


FIGURA 8. Número de dias da emergência ao florescimento (NDEF) dos indivíduos  $F_2$  e o NDEF médio de suas respectivas famílias  $F_{2:3}$  da população 'URS Taura x Leggett', no ano de 2016. Setas sólidas representam as duas famílias  $F_{2:3}$  que apresentaram a maior divergência fenotípica em comparação aos indivíduos  $F_2$  que deram origem a estas famílias.

Para a população 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1', um total de 89 famílias  $F_{2:3}$  foi avaliado. O NDEF médio observado variou amplamente entre as famílias, conforme demonstrado na Figura 9. A família mais precoce apresentou NDEF médio de 65 dias, enquanto duas famílias apresentaram NDEF médio de 94 dias sendo consideradas mais tardias para esta população. Desta forma, a amplitude total de variação fenotípica observada entre as famílias  $F_{2:3}$  para o caráter florescimento foi de 29 dias. O NDEF médio de todas as famílias avaliadas desta população foi de 79 dias. Da mesma forma que descrito para as

populações anteriores, divergência fenotípica foi observada entre famílias  $F_{2:3}$  e os indivíduos  $F_2$  correspondentes desta população. A maior divergência foi observada entre o indivíduo  $F_2$  que exibiu NDEF de 98 dias, enquanto a família  $F_{2:3}$  derivada deste indivíduo apresentou NDEF médio de 80 dias, representando uma divergência total de 18 dias.

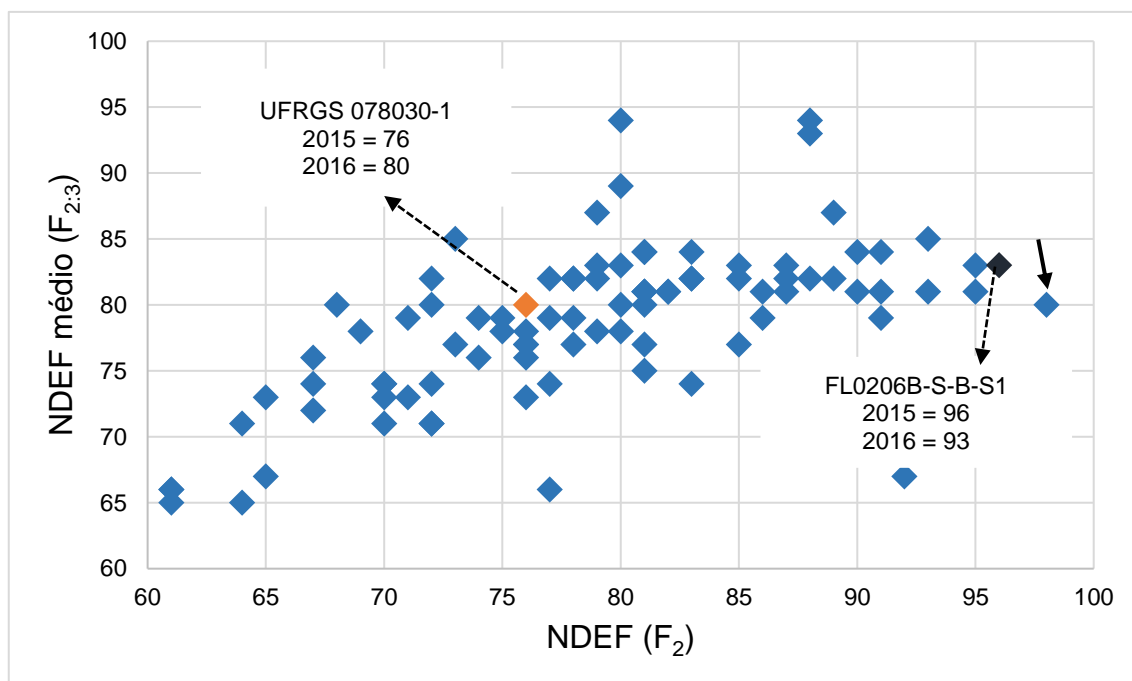


FIGURA 9. Número de dias da emergência ao florescimento (NDEF) dos indivíduos  $F_2$  e o NDEF médio de suas respectivas famílias  $F_{2:3}$  da população 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1', no ano de 2016. Seta sólida representa a famílias  $F_{2:3}$  que apresentou a maior divergência fenotípica em comparação ao indivíduo  $F_2$  que deu origem a esta família.

Os genitores FL0206B-S-B-S1 e UFRGS 078030-1 apresentaram diferença quanto ao NDEF médio no ano de 2016. Para o genitor FL0206B-S-B-S1 o NDEF médio foi de 93 dias estimado a partir da avaliação de 49 plantas, enquanto para o genitor UFRGS 078030-1 o NDEF médio foi igual a 80 dias estimado a partir da avaliação de 63 plantas. A diferença entre o NDEF médio dos genitores nos anos de 2015 e 2016 foi consistente. Desta forma, o genitor

FL0206B-S-B-S1 exibiu NDEF médio de 96 e 93 dias nos anos de 2015 e 2016, respectivamente. O genitor UFRGS 078030-1 exibiu NDEF médio inferior no ano de 2015 em relação ao ano de 2016, sendo estes 76 e 80 dias, respectivamente (Figura 9).

#### **4.5 Análise genética do caráter florescimento**

##### **4.5.1 Hipóteses genéticas testadas na geração F<sub>2</sub>**

Com base nos resultados fenotípicos obtidos para o caráter florescimento no ano de 2015 (geração F<sub>2</sub>), hipóteses genéticas para o controle do caráter florescimento em aveia foram propostas e testadas. Para a população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', a hipótese genética de dois locos controlando o caráter foi a que melhor se ajustou aos resultados obtidos. Para testar esta hipótese, os indivíduos da população foram agrupados de acordo com o NDEF observado em precoces e tardios. Os critérios de classificação dos diferentes grupos fenotípicos foram estabelecidos com base na distribuição de frequências da variável observada NDEF entre os indivíduos avaliados desta população (Figura 3). O grupo precoce foi constituído pelos indivíduos que apresentaram NDEF variando de 63 a 82 dias (classes 1 a 10). Este intervalo de variação corresponde ao indivíduo mais precoce desta população e engloba os limites de variação fenotípica para o caráter florescimento observada no genitor UFRGS 078030-2. O grupo tardio foi constituído pelos indivíduos que apresentaram NDEF variando de 83 a 102 dias (classes 11 a 20). A definição deste grupo considerou apenas os indivíduos que foram mais tardios que ambos os genitores da população (Figura 3).

Dos 843 indivíduos que foram avaliados, 497 (59%) destes foram agrupados como precoces, enquanto 346 (41%) foram agrupados como tardios. A partir do teste de Qui-quadrado foi possível determinar que os desvios entre as frequências observadas e esperadas não foram significativos. O valor calculado para o teste de Qui-quadrado foi igual a 2,51, sendo inferior ao valor teórico de 3,84, considerando 5% de probabilidade de erro e um grau de liberdade. A probabilidade de significância do teste de Qui-quadrado foi igual a 0,11 (Tabela 3). Com base nestes resultados, a hipótese de dois locos controlando o florescimento na população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2' não pode ser rejeitada.

TABELA 3. Teste de Qui-quadrado das frequências observadas, esperadas e probabilidade de significância para a hipótese genética de dois locos controlando o caráter florescimento na população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2'.

Grupo fenotípico	Genótipo esperado	FO	FE	(FO-FE) <sup>2</sup>	$\chi^2$	$p^*$
Precoce	AABBCC, AABBcc, AABbCC, AAbbCC, AAbbCc, AABbcc ou AAbbcc	497	474,19	520,41	1,10	
Tardio	AABBCC, ou AABbCc	346	368,81	520,41	1,41	
Total		843	843		2,51	0,11

FO = frequência observada; FE = frequência esperada; \* = significância do teste de Qui-quadrado a 5% de probabilidade de erro.

De acordo com a hipótese genética testada, os genitores UFRGS 8 e UFRGS 078030-2 apresentam a constituição genotípica AABBcc e AAbbCC, respectivamente. Com base nesta constituição genotípica, o loco A atua como um forte promotor do florescimento promovendo o fenótipo precoce em ambos

os genitores. Todavia, a segregação genética dos alelos para o loco A não deve ocorrer nos indivíduos da população uma vez que ambos os genitores apresentam os mesmos alelos para este loco. As diferenças observadas no florescimento entre os indivíduos derivados do cruzamento 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2' devem-se à segregação e à interação dos alelos presentes nos locos B e C. O gene B promove o florescimento precoce nos indivíduos e é regulado negativamente pelo gene C que exibe ação gênica de sobredominância. Desta forma, a condição heterozigota do loco C na presença de pelo menos um alelo dominante no loco B é necessária para que os indivíduos apresentem o fenótipo tardio. Por outro lado, quando o loco B está na condição alélica em heterozigose, homozigose dominante ou em homozigose recessiva, aliado à condição alélica em homozigose dominante ou em homozigose recessiva para o loco C, o fenótipo precoce foi observado nos indivíduos avaliados. Assim, os indivíduos agrupados como precoces apresentam a constituição genotípica AABBCc, AABbCC, AAbbCC, AAbbCc, AABbcc ou AAbbcc. Já os indivíduos do grupo fenotípico tardio apresentam a constituição genotípica AABBCc ou AABbCc (Tabela 3). A relação estabelecida entre os indivíduos precoces e tardios desta população foi de 10/16:6/16 ou simplesmente 10:6, respectivamente.

Para a população segregante F<sub>2</sub> derivada do cruzamento 'URS Taura x Leggett', a hipótese genética de três locos governando o caráter florescimento foi a que melhor se ajustou aos resultados obtidos. Para o desenvolvimento desta hipótese genética, os indivíduos avaliados foram agrupados de acordo com o NDEF observado em precoces, semi-precoces, semi-tardios e tardios. Os critérios de classificação dos diferentes grupos fenotípicos foram estabelecidos

com base na distribuição de frequências da variável observada NDEF entre os indivíduos avaliados desta população (Figura 4).

O grupo precoce foi constituído pelos indivíduos que apresentaram NDEF variando de 79 a 85 dias (classes 1 a 4). Este intervalo de variação do NDEF corresponde à variação fenotípica do carácter florescimento observada para o genitor URS Taura. O grupo semi-precoce foi constituído por indivíduos que apresentaram NDEF variando de 86 a 100 dias (classes 4 a 11). O grupo semi-tardio foi constituído pelos indivíduos que apresentaram NDEF variando de 101 a 120 dias (classes 12 a 21). A definição do ponto de corte entre os grupos fenotípicos semi-tardio e semi-precoce foi realizada com base no NDEF médio da população, igual a 100 dias. O grupo tardio foi constituído pelos indivíduos que apresentaram NDEF variando de 121 a 132 dias (classes 22 a 27). Esta amplitude de variação correspondeu à variação fenotípica observada para o carácter florescimento no genitor Leggett (Figura 4).

Dos 563 indivíduos  $F_2$  avaliados na população 'URS Taura x Leggett', 29 (5%) foram agrupados como precoces, 287 (52%) como semi-precoces, 222 (39%) como semi-tardios e 25 (4%) como tardios. Com base neste agrupamento, a hipótese genética de três locos segregando de maneira independente para o carácter florescimento foi testada. O valor calculado do teste de Qui-quadrado foi igual a 4,7, sendo inferior ao valor teórico de 7,81, considerando três graus de liberdade e 5% de probabilidade de erro. A probabilidade de significância ( $p$ ) do teste de Qui-quadrado foi igual a 0,19 (Tabela 4). Estes resultados demonstraram que as diferenças observadas para a variável observada NDEF dos indivíduos segregantes avaliados e as frequências esperadas de acordo com a hipótese de três locos não foram significativas. Desta forma, a hipótese



genética proposta de três locos controlando o caráter florescimento na população 'URS Taura x Leggett' não pode ser rejeitada (Tabela 4).

TABELA 4. Teste de Qui-quadrado das frequências observadas, frequências esperadas e probabilidade de significância para a hipótese genética de três locos controlando o caráter florescimento na população 'URS Taura x Leggett'.

Classes fenotípicas	Genótipos esperados	FO	FE	(FO-FE) <sup>2</sup>	$\chi^2$	$p^*$
Precoces	AAbbCC; AAbbCc ou AAbbcc	29	35	36	1,08	
Semi-precoces	AABBCC, AABBCc, AABBcc, AABbCC, AABbCc, AABbcc, AaBBCC, AaBbCC, AaBbcc, AabbCC, AabbCc ou Aabbcc	287	282	25	0,11	
Semi-tardios	AaBBCC, AaBbCc, AaBBcc, aaBbCC, aaBbCc, aaBbcc, aabbCC, aabbCc, aabbcc	222	211	121	0,56	
Tardios	aaBBCC, aaBBCCc ou aaBBcc	25	35	100	2,95	
Total		563	563		4,70	0,19

FO = frequência observada, FE = frequência esperada, \* significância de Qui-quadrado ao nível de 5% de probabilidade de erro.

De acordo com a hipótese testada, o gene A atua como promotor do florescimento com efeito de dominância parcial e presente na condição homocigota dominante (AA) no genitor URS Taura. O gene B atua como repressor do florescimento com efeito de dominância parcial e presente no genitor Leggett na condição alélica em homocigose dominante (BB). Já o gene C atua modulando negativamente a expressão do gene B e apresenta a condição alélica em homocigose dominante (CC) no genitor Leggett e a condição alélica em homocigose recessiva (cc) no genitor URS Taura. Desta forma, a constituição

genotípica do genitor URS Taura deve ser AAbbcc, enquanto a constituição genotípica aaBBCC deve estar presente no genitor Leggett. A partir da ação gênica dos locos A, B e C, os indivíduos precoces devem apresentar os seguintes genótipos: AAbbCC, AAbbCc ou AAbbcc. Os indivíduos semi-precoces apresentam um dos seguintes genótipos: AABBCC, AABBCCc, AABBcc, AABbCC, AABbCc, AABbcc, AaBBCc, AaBbCC, AaBbcc, AabbCC, AabbCc ou Aabbcc. Os indivíduos semi-tardios apresentam um dos seguintes genótipos: AaBBCC, AaBbCc, AaBBcc, aaBbCC, aaBbCc, aaBbcc, aabbCC, aabbCc ou aabbcc. Os indivíduos agrupados como tardios devem apresentar um dos seguintes genótipos: aaBBCC, aaBBCCc ou aaBBcc (Tabela 4). Neste sentido, a relação estabelecida entre indivíduos precoces, semi-precoces, semi-tardios e tardios foi de 4/64:32/64:24/64:4/64 ou simplesmente 4:32:24:4, respectivamente.

Para a população 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1', a hipótese genética de quatro locos controlando o caráter florescimento foi a que melhor se ajustou aos resultados obtidos. Com base no NDEF observado entre os indivíduos F<sub>2</sub> avaliados nesta população no ano de 2015, os mesmos foram agrupados em precoces, semi-precoces, semi-tardios e tardios. Da mesma forma que descrito para a população 'URS Taura x Leggett', os critérios utilizados na formação dos diferentes grupos fenotípicos foram estabelecidos com base na distribuição de frequências da variável observada NDEF (Figura 5). Desta forma, o grupo precoce foi constituído pelos indivíduos que apresentaram NDEF variando de 61 a 70 dias (classes 1 a 5). É importante notar que todos os indivíduos deste grupo exibiram NDEF inferior ao genitor UFRGS 078030-1. O grupo semi-precoce foi constituído pelos indivíduos que apresentaram NDEF

variando de 71 a 80 dias (classes 6 a 10). Os indivíduos do grupo semi-precoce ajustaram-se aos limites inferior e superior da variação fenotípica do caráter florescimento observada para o genitor UFRGS 078030-1. O grupo semi-tardio foi constituído pelos indivíduos que apresentaram NDEF variando de 81 a 90 dias (classes 11 a 15). Os indivíduos deste grupo fenotípico ajustaram-se aos limites superior e inferior da variação fenotípica do florescimento observada para o genitor UFRGS 078030-1 (80 dias) e do genitor FL0206B-S-B-S1 (91 dias). O grupo tardio foi constituído pelos indivíduos que apresentaram NDEF variando de 91 a 102 dias (classes 16 a 21). A amplitude de variação deste grupo corresponde em grande parte à variação fenotípica do florescimento observada para o genitor FL0206B-S-B-S1 (Figura 5).

A partir dos critérios descritos acima, 80 indivíduos (11%) foram agrupados como precoces, 351 indivíduos (48%) como tardios, 279 indivíduos (38%) como semi-tardios e 23 indivíduos (3%) como tardios. O valor calculado do teste de Qui-quadrado foi igual a 5,49, sendo inferior ao valor teórico de 7,81, considerando 3 graus de liberdade e 5% de probabilidade de erro (Tabela 5). Estes resultados demonstraram que as diferenças entre as frequências observadas e esperadas não foram significativas. Assim, a hipótese de quatro locos controlando o caráter florescimento na população 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1' não pode ser rejeitada com base no teste de Qui-quadrado.

Esta hipótese sugere que o gene A atua como promotor do florescimento com ação gênica de dominância incompleta e está presente na condição alélica em homozigose (AA) no genitor UFRGS 078030-1. O gene B é um repressor do florescimento que possui ação gênica de dominância incompleta e está presente na condição alélica em homozigose (BB) no genitor FL0206B-S-B-S1. O gene C

tem a função de modular de maneira positiva a expressão do gene A e está presente na condição alélica em homozigose (CC) no genitor FL0206B-S-B-S1. O gene D é um modulador negativo da expressão do gene C e está presente na condição alélica em homozigose (DD) no genitor FL0206B-S-B-S1. Assim, o genitor precoce UFRGS 078030-1 deve apresentar a constituição genotípica AAbbccDD. O genitor tardio FL0206B-S-B-S1 deve possuir a constituição genotípica aaBBCCdd. Os indivíduos precoces apresentam o genótipo AABbCCDd, AABbCCdd, AABbCcDd, AABbCcdd, AAbbCCDd, AAbbCCdd, AAbbCcDd, AAbbCcdd, AAbbccDd ou AAbbccdd. Os indivíduos semi-precoces apresentam um dos seguintes genótipos: AABbCCDd, AABbCCdd, AABbCcDd, AABbCcdd, AAbbCCDD, AAbbCcDD, AAbbccDD, AAbbccDd, AAbbccdd, AAbbCCDD, AAbbCcDD, AAbbccDD, AaBBCCDd, AaBBCCdd, AaBBCcDd, AaBBCcdd, AaBbCCDD, AaBbCCDd, AaBbCCdd, AaBbCcDd, AaBbCcdd, AaBbccDd, AaBbccdd, AabbCCDD, AabbCCDd, AabbCCdd, AabbCcDD, AabbCcDd, AabbCcdd, AabbccDD, AabbccDd ou Aabbccdd. Os indivíduos classificados como semi-tardios devem apresentar um dos seguintes genótipos: AABbCCDD, AABbCcDD, AABbccDD, AABbccDd, AaBBCCDD, AaBBCcDD, AaBBccDD, AaBBccDd, AaBBccdd, AaBbCcDD, AaBbccDD, aaBBCCDD, aaBBCcDD, aaBBccDD, aaBBccDd, aaBBccdd, aaBbCCDD, aaBbCCDd, aaBbCCdd, aaBbCcDD, aaBbCcDd, aaBbCcdd, aaBbccDD, aaBbccDd, aaBbccdd, aabbCCDD, aabbCCDd, aabbCCdd, aabbCcDD, aabbCcDd, aabbCcdd, aabbccDD, aabbccDd ou aabbccdd.

TABELA 5. Teste de Qui-quadrado das frequências observadas, frequências esperadas e probabilidade de significância para a hipótese de quatro

genes controlando o caráter florescimento na população 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1'.

Grupo fenotípico	Genótipos esperados	FO	FE	(FO-FE) <sup>2</sup>	$\chi^2$	<i>p</i>
Precoce	AABbCCDd, AABbCCdd, AABbCcDd, AABbCcdd, AAbbCCDd, AAbbCCdd, AAbbCcDd, AAbbCcdd, AAbbccDd ou AAbbccdd	80	86,0	36,1	0,42	
Semi-precoce	AABBCCDd, AABBCCdd, AABBCcDd, AABBCcdd, AABBccdd, AABbCCDD, AABbCcDD, AABbccDD, AABbccDd, AABbccdd, AAbbCCDD, AAbbCcDD, AAbbccDD, AaBBCCDd, AaBBCCdd, AaBBCcDd, AaBBCcdd, AaBbCCDD, AaBbCCDd, AaBbCCdd, AaBbCcDd, AaBbCcdd, AaBbccDd, AaBbccdd, AabbCCDD, AabbCCDd, AabbCCdd, AabbCcDD, AabbCcDd, AabbCcdd, AabbccDD, AabbccDd ou Aabbccdd	351	372,7	472,4	1,27	
Semi-tardio	AABBCCDD, AABBCCdD, AABBccDD, AABBccDd, AaBBCCDD, AaBBCCdD, AaBBccDD, AaBBccDd, AaBBccdd, AaBbCcDD, AaBbccDD, aaBBCCDD, aaBBCCdD, aaBBccDD, aaBBccDd, aaBBccdd, aaBbCCDD, aaBbCCDd, aaBbCCdd, aaBbCcDD, aaBbCcDd, aaBbCcdd, aaBbccDD, aaBbccDd, aaBbccdd, aabbCCDD, aabbCCDd, aabbCCdd, aabbCcDD, aabbCcDd, aabbCcdd, aabbccDD, aabbccDd ou aabbccdd	279	249,4	873,4	3,50	
Tardio	aaBBCCDd, aaBBCCdd, aaBBCcDd ou aaBBCcdd	23	25,8	7,9	0,30	
Total		734	734		5,49	0,14

FO = frequência observada, FE = frequência esperada, \* = probabilidade de significância de Qui-quadrado  
\*probabilidade de erro a 5% de significância.

Os indivíduos que pertencem a classe tardia devem apresentar uma das seguintes constituições genóticas: aaBBCCDd, aaBBCCdd, aaBBCcDd ou aaBBCcdd (Tabela 6). Neste sentido, o padrão de herança observado na segregação dos indivíduos precoces, semi-precoces, semi-tardios e tardios desta população ocorreu na relação de 30/256:130/256:87/256:9/256 ou simplesmente 30:130:87:9.

#### **4.5.2 Ajuste das hipóteses genéticas nas famílias da geração F<sub>2:3</sub>**

A partir das hipóteses genéticas testadas para o controle do caráter florescimento nas populações F<sub>2</sub> 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', 'URS Taura x Leggett' e 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1', as mesmas foram testadas quanto ao seu ajuste em relação à segregação fenotípica observada para cada família F<sub>2:3</sub> avaliada, dentro de cada população. Neste sentido, a segregação esperada de cada indivíduo F<sub>2</sub> foi comparada à segregação observada em suas respectivas famílias F<sub>2:3</sub>. Nesta etapa, os desvios fenotípicos entre as frequências esperadas e observadas não puderam ser testados a partir do teste de Qui-quadrado. A razão para isto deve-se a segregações esperadas, as quais não incluem todos os grupos fenotípicos utilizados, formando grupos onde nenhum indivíduo é esperado. Assim, a divisão por zero é indefinida. Desta forma, os grandes desvios entre a segregação observada e esperada nas famílias F<sub>2:3</sub> caracterizam a falta de ajuste da família F<sub>2:3</sub> para a hipótese testada.

Para as famílias F<sub>2:3</sub> derivadas do cruzamento 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', a hipótese genética de dois locos controlando o florescimento proposta em F<sub>2</sub> foi testada quanto ao seu ajuste em relação à segregação observada nas famílias F<sub>2:3</sub> dos grupos fenotípicos precoce e tardio. Este

agrupamento respeitou os mesmos critérios estabelecidos para a definição dos grupos fenotípicos da geração  $F_2$  desta população. No ano de 2016, os indivíduos que exibiram NDEF de 62 a 82 dias foram agrupados como precoces. Este intervalo de variação corresponde ao indivíduo mais precoce desta população e o limite superior de variação do genitor UFRGS 078030-2 (Figura 7). Já os indivíduos que exibiram NDEF entre 83 e 110 dias, foram agrupados como tardios. O intervalo de variação do grupo tardio corresponde aos indivíduos que apresentaram ciclo vegetativo superior a ambos os genitores UFRGS 8 e UFRGS 078030-2 (Figura 7).

De acordo com a hipótese genética de dois locos controlando o caráter florescimento na população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', era esperado que os indivíduos  $F_2$  agrupados como precoces, apresentassem segregação na proporção de 1:0 entre indivíduos precoces e tardios, respectivamente. A partir desta relação, foi observado que as famílias  $F_{2:3}$  denominadas 26, 28, 29, 30, 31, 32, 41, 42 e 47 não apresentaram um ajuste perfeito à hipótese genética proposta, exibindo segregação fenotípica nas proporções de 6:3, 4:2, 5:3, 3:3, 3:4, 2:4, 2:4, 3:5 e 2:3, respectivamente (Tabela 6). Estes valores representam uma distorção da segregação esperada. Já para os indivíduos  $F_2$  pertencentes ao grupo fenotípico tardio, era esperado que eles segregassem nas proporções de 1:1 ou 10:6 entre indivíduos precoces e tardios, respectivamente. Para este grupo fenotípico, foi observado que as famílias  $F_{2:3}$  denominadas 52, 55, 57, 59, 60, 70, 71 e 78 não apresentaram um ajuste perfeito à hipótese genética proposta, tendo estas exibidas segregações nas proporções de 3:3, 5:0, 0:7, 0:5, 0:6, 0:7, 1:7 e 7:1, respectivamente (Tabela 6). É importante salientar que a falta de ajuste observada para algumas famílias  $F_{2:3}$  de acordo com a hipótese testada

não desqualifica a hipótese proposta, o que pode ser justificado pelo número reduzido de indivíduos avaliado por família (Tabela 6).

TABELA 6. Segregação observada e segregação esperada para a hipótese genética de dois locos controlando o caráter florescimento nas famílias  $F_{2:3}$  da população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2'.

Família $F_{2:3}$	Grupo fenotípico em $F_2$	FE nas famílias $F_{2:3}$ (P:T)	FO nas famílias $F_{2:3}$ (P:T)
1	Precoce	1:0	6:0
2	Precoce	1:0	3:2
3	Precoce	1:0	8:0
4	Precoce	1:0	4:1
5	Precoce	1:0	7:1
6	Precoce	1:0	6:0
7	Precoce	1:0	7:0
8	Precoce	1:0	8:0
9	Precoce	1:0	9:0
10	Precoce	1:0	5:0
11	Precoce	1:0	5:0
12	Precoce	1:0	6:0
13	Precoce	1:0	6:1
14	Precoce	1:0	6:0
15	Precoce	1:0	6:1
16	Precoce	1:0	6:0
17	Precoce	1:0	5:0
18	Precoce	1:0	8:0
19	Precoce	1:0	5:0
20	Precoce	1:0	8:0
21	Precoce	1:0	9:0
22	Precoce	1:0	8:0
23	Precoce	1:0	5:1
24	Precoce	1:0	4:1
25	Precoce	1:0	7:0
26	Precoce	Não ajustado	6:3
27	Precoce	1:0	8:0
28	Precoce	Não ajustado	4:2
29	Precoce	Não ajustado	5:3
30	Precoce	Não ajustado	3:3
31	Precoce	Não ajustado	3:4
32	Precoce	Não ajustado	2:4
33	Precoce	1:0	6:0



Continuação TABELA 6. Segregação observada e segregação esperada para a hipótese genética de dois locos gênicos controlando o caráter florescimento nas famílias F<sub>2:3</sub> da população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2'.

Família F <sub>2:3</sub>	Grupo fenotípico em F <sub>2</sub>	FE nas famílias F <sub>2:3</sub> (P:T)	FO nas famílias F <sub>2:3</sub> (P:T)
34	Precoce	1:0	6:1
35	Precoce	1:0	5:0
36	Precoce	1:0	6:1
37	Precoce	1:0	0:5
38	Precoce	1:0	4:1
39	Precoce	1:0	5:1
40	Precoce	1:0	6:1
41	Precoce	Não ajustado	2:4
42	Precoce	Não ajustado	3:5
43	Precoce	1:0	0:5
44	Precoce	1:0	5:1
45	Precoce	1:0	5:1
46	Precoce	1:0	5:0
47	Precoce	Não ajustado	2:3
48	Precoce	1:0	6:1
49	Precoce	1:0	4:1
50	Tardio	1:3	2:6
51	Tardio	14:2	5:2
52	Tardio	Não ajustado	3:3
53	Tardio	14:2	5:1
54	Tardio	14:2	7:0
55	Tardio	Não ajustado	5:0
56	Tardio	1:3	2:3
57	Tardio	Não ajustado	0:7
58	Tardio	14:2	6:1
59	Tardio	Não ajustado	0:5
60	Tardio	Não ajustado	0:6
61	Tardio	14:2	5:1
62	Tardio	14:2	8:0
63	Tardio	14:2	5:0
64	Tardio	14:2	8:0
65	Tardio	14:2	8:0
66	Tardio	14:2	8:0
67	Tardio	14:2	5:0
68	Tardio	14:2	8:0
69	Tardio	14:2	7:0
70	Tardio	Não ajustado	0:7
71	Tardio	Não ajustado	1:7
72	Tardio	14:2	6:0

continuação TABELA 6. Segregação observada e segregação esperada para a hipótese genética de dois locos gênicos controlando o caráter florescimento nas famílias F<sub>2:3</sub> da população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2'.

Família F <sub>2:3</sub>	Grupo fenotípico em F <sub>2</sub>	FE nas famílias F <sub>2:3</sub> (P:T)	FO nas famílias F <sub>2:3</sub> (P:T)
73	Tardio	14:2	7:0
74	Tardio	14:2	6:0
75	Tardio	14:2	5:0
76	Tardio	1:3	2:8
77	Tardio	14:2	5:0
78	Tardio	Não ajustado	7:1

FO = frequência observada, FE = frequência esperada, P = precoce, T = tardio.

Para as famílias F<sub>2:3</sub> derivadas do cruzamento 'URS Taura x Leggett', a hipótese genética de três locos proposta na geração F<sub>2</sub> foi testada quanto ao ajuste de segregação nas famílias F<sub>2:3</sub>. Os indivíduos de cada família F<sub>2:3</sub> foram agrupados em precoces, semi-precoces, semi-tardios e tardios. Este agrupamento manteve os mesmos critérios estabelecidos para a população na geração F<sub>2</sub>. No ano de 2016, os indivíduos F<sub>2:3</sub> considerados precoces dentro de cada família foram aqueles que apresentaram NDEF variando de 74 a 79 dias. Este intervalo corresponde à variação fenotípica do caráter florescimento observada para o genitor URS Taura (Figura 8). Os indivíduos F<sub>2:3</sub> semi-precoces apresentaram NDEF variando de 80 a 92 dias. Já os indivíduos F<sub>2:3</sub> semi-tardios apresentaram o NDEF variando de 93 a 108 dias. O ponto de corte entre os indivíduos do grupo fenotípico semi-precoce e semi-tardio foi definido com base na média da população de famílias F<sub>2:3</sub> que foi de 92 dias (Figura 8). Os indivíduos F<sub>2:3</sub> tardios foram aqueles que apresentaram o NDEF de 108 a 116 dias, sendo correspondentes à variação fenotípica observada para o genitor Leggett (Figura 8).

De acordo com a hipótese de três genes controlando o caráter florescimento nesta população, era esperado que os indivíduos  $F_{2:3}$  do grupo precoce apresentassem segregação na proporção 1:0:0:0 entre indivíduos precoces, semi-precoces, semi-tardios e tardios, respectivamente. As famílias denominadas 79 e 83 não se ajustaram à hipótese proposta originalmente, apresentando distorção de segregação na proporção 0:0:1:6 e 0:1:4:0, respectivamente.

Para as famílias  $F_{2:3}$  provenientes de indivíduos  $F_2$  semi-precoces, a segregação esperada era 0:1:0:0, 1:3:0:0, 4:12:0:0, 0:10:2:4, 1:3:11:1, 1:9:5:1, 1:2:1:0 ou 4:8:4:0 entre indivíduos precoces, semi-precoces, semi-tardios e tardios, respectivamente. Neste grupo, as famílias denominadas 84, 85, 87, 88, 93, 94, 95, 97, 98, 99, 100, 101, 107, 109, 111, 113, 116, 118, 120, 121, 122, 123, 124 e 125 não exibiram um ajuste perfeito de acordo com a hipótese genética proposta. A segregação observada para estas famílias está apresentada na Tabela 7.

Nas famílias oriundas a partir de indivíduos  $F_2$  semi-tardios, a segregação esperada era 0:1:2:1, 4:32:24:4, 0:0:3:1, 0:6:6:4, 0:0:3:1 ou 0:0:1:0. No entanto, as famílias 128, 129, 131, 132, 133, 134, 135, 136, 137, 138, 139, 140, 141, 142, 144, 145, 146, 147, 148, 152 e 153 não apresentaram um ajuste perfeito na segregação conforme a hipótese proposta. A segregação destas famílias está apresentada na Tabela 7. Para as famílias  $F_{2:3}$  que foram originadas a partir de indivíduos  $F_2$  tardios, todas as três famílias avaliadas apresentaram segregação fenotípica de 0:0:0:1, ajustada de acordo com a hipótese genética proposta (Tabela 7).

TABELA 7. Segregação observada e segregação esperada para a hipótese genética de três locos gênicos controlando o caráter florescimento nas famílias F<sub>2:3</sub> da população 'URS Taura x Leggett'.

Família F <sub>2:3</sub>	Grupo fenotípico em F <sub>2</sub>	FE das famílias F <sub>2:3</sub> (P:SP:ST:T)	FO das famílias F <sub>2:3</sub> (P:SP:ST:T)
79	Precoce	Não ajustado	0:0:1:6
80	Precoce	1:0:0:0	5:0:0:0
81	Precoce	1:0:0:0	7:0:2:0
82	Precoce	1:0:0:0	6:1:0:0
83	Precoce	Não ajustado	0:1:4:0
84	Semi-precoces	Não ajustado	6:1:0:0
85	Semi-precoces	Não ajustado	6:1:0:0
86	Semi-precoces	1:3:0:0	1:4:0:0
87	Semi-precoces	Não ajustado	1:3:3:0
88	Semi-precoces	Não ajustado	6:1:0:0
89	Semi-precoces	1:3:0:0	3:5:0:0
90	Semi-precoces	1:3:11:1	0:0:6:1
91	Semi-precoces	1:3:0:0	2:5:0:0
92	Semi-precoces	0:1:0:0	0:4:1:0
93	Semi-precoces	Não ajustado	0:0:5:0
94	Semi-precoces	Não ajustado	0:1:5:0
95	Semi-precoces	Não ajustado	4:3:0:0
96	Semi-precoces	1:3:0:0	1:4:0:0
97	Semi-precoces	Não ajustado	0:2:6:0
98	Semi-precoces	Não ajustado	0:0:0:6
99	Semi-precoces	Não ajustado	0:1:5:0
100	Semi-precoces	Não ajustado	0:2:6:0
101	Semi-precoces	Não ajustado	0:0:4:3
102	Semi-precoces	1:3:0:0	2:5:0:0
103	Semi-precoces	1:2:1:0	1:4:1:0
104	Semi-precoces	1:3:0:0	2:6:0:0
105	Semi-precoces	1:3:11:1	1:2:5:1
106	Semi-precoces	1:3:11:1	0:0:9:1
107	Semi-precoces	Não ajustado	0:1:4:5
108	Semi-precoces	0:1:0:0	0:5:0:0
109	Semi-precoces	Não ajustado	2:2:2:2
110	Semi-precoces	1:3:11:1	0:0:6:0
111	Semi-precoces	Não ajustado	0:3:3:0
112	Semi-precoces	Não ajustado	0:1:5:0
113	Semi-precoces	Não ajustado	0:1:7:0
114	Semi-precoces	1:3:11:1	0:0:9:0
115	Semi-precoces	1:3:11:1	0:0:8:0
116	Semi-precoces	Não ajustado	0:5:4:0
117	Semi-precoces	04:12	1:7:0:0
118	Semi-precoces	Não ajustado	0:0:6:2
119	Semi-precoces	0:1:0:0	0:8:0:0

continuação TABELA 7. Segregação observada e segregação esperada para a hipótese genética de três locos gênicos controlando o caráter florescimento nas famílias F<sub>2:3</sub> da população 'URS Taura x Leggett'.

Família F <sub>2:3</sub>	Grupo fenotípico em F <sub>2</sub>	FE das famílias F <sub>2:3</sub> (P:SP:ST:T)	FO das famílias F <sub>2:3</sub> (P:SP:ST:T)
120	Semi-precoce	Não ajustado	0:0:3:3
121	Semi-precoce	Não ajustado	0:0:6:2
122	Semi-precoce	Não ajustado	0:5:3:0
123	Semi-precoce	Não ajustado	0:0:0:5
124	Semi-precoce	Não ajustado	0:1:2:2
125	Semi-precoce	Não ajustado	0:3:3:3
126	Semi-tardio	0:1:2:1	0:1:4:2
127	Semi-tardio	0:1:2:1	0:1:4:0
128	Semi-tardio	Não ajustado	0:5:1:0
129	Semi-tardio	Não ajustado	0:4:1:1
130	Semi-tardio	0:1:2:1	0:3:3:0
131	Semi-tardio	Não ajustado	1:4:2:0
132	Semi-tardio	Não ajustado	0:5:1:0
133	Semi-tardio	Não ajustado	0:3:2:0
134	Semi-tardio	Não ajustado	0:2:4:0
135	Semi-tardio	Não ajustado	0:2:0:5
136	Semi-tardio	Não ajustado	1:4:3:0
137	Semi-tardio	Não ajustado	0:2:4:0
138	Semi-tardio	Não ajustado	0:6:0:0
139	Semi-tardio	Não ajustado	1:4:1:1
140	Semi-tardio	Não ajustado	0:0:6:0
141	Semi-tardio	Não ajustado	0:3:3:0
142	Semi-tardio	Não ajustado	1:3:2:0
143	Semi-tardio	0:0:3:1	0:0:3:2
144	Semi-tardio	Não ajustado	0:0:2:3
145	Semi-tardio	0:0:1:0	0:2:6:0
146	Semi-tardio	Não ajustado	0:0:2:5
147	Semi-tardio	Não ajustado	0:5:2:0
148	Semi-tardio	Não ajustado	0:4:1:0
149	Semi-tardio	0:0:3:1	0:0:3:3
150	Semi-tardio	0:6:6:4	0:3:3:2
151	Semi-tardio	0:0:3:1	0:0:3:3
152	Semi-tardio	Não ajustado	0:0:0:5
153	Semi-tardio	Não ajustado	4:2:0:0
154	Tardio	0:0:0:1	0:0:0:5
155	Tardio	0:0:0:1	0:0:0:7
156	Tardio	0:0:0:1	0:0:0:5

FO = frequência observada, FE = frequência esperada, P = precoce, SP = semi-precoce, ST = semi-tardio e T = tardio.

Nas famílias  $F_{2:3}$  que foram originadas a partir do cruzamento 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1', a hipótese genética de quatro locos controlando o caráter florescimento proposta em  $F_2$  foi testada quanto ao ajuste de segregação das famílias  $F_{2:3}$  em cada grupo fenotípico. Os indivíduos de cada família  $F_{2:3}$  foram agrupados em precoces, semi-precoces, semi-tardios e tardios. Este agrupamento respeitou os mesmos critérios utilizados na geração  $F_2$  desta população. No ano de 2016, os indivíduos  $F_{2:3}$  do grupo precoce foram aqueles com NDEF variando de 69 a 74 dias. Os indivíduos deste grupo fenotípico exibiram NDEF inferior ao genitor UFRGS 078030-1 (Figura 9). Os indivíduos  $F_{2:3}$  do grupo semi-precoce exibiram NDEF variando de 75 a 81 dias, levando em consideração apenas a variação fenotípica observada para o genitor UFRGS 078030-1 (Figura 9). Os indivíduos  $F_{2:3}$  do grupo semi-tardio exibiram NDEF variando de 82 a 90 dias, os quais apresentaram NDEF entre o limite superior do genitor UFRGS 078030-1 e o limite inferior do genitor FL0206B-S-B-S1 (Figura 9). Já os indivíduos  $F_{2:3}$  do grupo tardio apresentaram NDEF variando de 90 a 97 dias, localizados dentro dos limites de variação do genitor FL0206B-S-B-S1 (Figura 9).

De acordo com a hipótese de quatro genes proposta, era esperado que os indivíduos do grupo fenotípico precoce apresentassem segregação fenotípica na proporção 9:6:1:0, 3:1:0:0, 10:6:0:0, 1:0:0:0, 12:4:0:0 entre indivíduos precoces, semi-precoces, semi-tardios e tardios, respectivamente. Para o grupo fenotípico semi-precoce, a segregação esperada, de acordo com a hipótese era 0:3:1:0, 0:10:6:0, 0:1:0:0, 0:12:4:0, 3:10:3:0, 1:3:0:0, 0:9:4:3, 0:3:0:1, 0:29:26:9, 0:10:3:3, 0:9:6:1, 9:36:16:3, 3:9:3:1, 30:13:87:9, 3:30:31:0, 1:9:6:0, 3:9:4:0, 1:2:1:0, 12:36:16:0, 4:8:4:0, 3:9:4:0, 0:0:1:0 ou 0:1:3:0 para indivíduos  $F_{2:3}$

precoces, semi-precoces, semi-tardios e tardios, respectivamente. Para o grupo fenotípico semi-tardio, a segregação esperada era de 0:0:4:0, 0:1:15:0, 0:1:3:0, 10:36:15:3, 0:5:11:0, 0:0:1:0, 0:0:3:0, 0:0:55:9, 0:0:1:3 ou 0:0:8:8 para indivíduos  $F_{2:3}$  considerados precoces, semi-precoces, semi-tardios e tardios, respectivamente. Para o grupo fenotípico tardio, a segregação esperada era 0:0:1:3, 0:0:0:1 ou 0:0:8:8. As famílias  $F_{2:3}$  que não apresentaram ajuste a hipótese originalmente proposta de quatro genes controlando o caráter florescimento dentro de cada grupo fenotípico estão apresentadas na Tabela 8.

TABELA 8. Segregação observada e segregação esperada para a hipótese genética de quatro locos gênicos controlando o caráter florescimento nas famílias  $F_{2:3}$  da população 'FL-206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1'.

Família $F_{2:3}$	Grupo fenotípico $F_2$	FE das famílias $F_{2:3}$ (P:SP:ST:T)	FO das famílias $F_{2:3}$ (P:SP:ST:T)
157	Precoce	1:0:0:0	7:0:0:0
158	Precoce	1:0:0:0	6:0:0:0
159	Precoce	1:0:0:0	8:0:0:0
160	Precoce	1:0:0:0	8:1:0:0
161	Precoce	3:1:0:0	7:2:0:0
162	Precoce	9:6:1:0	4:2:1:0
163	Precoce	1:0:0:0	8:0:0:0
164	Precoce	12:4:0:0	4:1:1:0
165	Precoce	12:4:0:0	4:2:0:0
166	Precoce	Não ajustado	0:4:1:0
167	Precoce	Não ajustado	2:5:0:0
168	Precoce	Não ajustado	3:3:1:0
169	Precoce	12:4:0:0	7:2:0:0
170	Precoce	3:1:0:0	4:3:0:0
171	Precoce	Não ajustado	5:4:0:0
172	Precoce	Não ajustado	5:0:1:0
173	Semi-precoces	Não ajustado	5:2:0:0
174	Semi-precoces	Não ajustado	6:3:0:0
175	Semi-precoces	0:9:6:1	0:4:3:1
176	Semi-precoces	Não ajustado	4:3:0:0
177	Semi-precoces	0:3:0:1	0:6:0:1
178	Semi-precoces	0:3:0:1	0:6:0:1

continuação TABELA 8. Segregação observada e segregação esperada para a hipótese genética de quatro locos gênicos controlando o caráter florescimento nas famílias F<sub>2:3</sub> da população 'FL-206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1'.

Família F <sub>2:3</sub>	Grupo fenotípico F <sub>2</sub>	FE das famílias F <sub>2:3</sub> (P:SP:ST:T)	FO das famílias F <sub>2:3</sub> (P:SP:ST:T)
179	Semi-precoce	Não ajustado	5:0:0:0
180	Semi-precoce	Não ajustado	0:1:5:0
181	Semi-precoce	Não ajustado	3:3:0:0
182	Semi-precoce	1:3:0:0	1:6:0:0
183	Semi-precoce	3:10:3:0	1:5:1:0
184	Semi-precoce	3:10:3:0	2:4:2:0
185	Semi-precoce	0:0:1:0	0:0:6:0
186	Semi-precoce	Não ajustado	0:3:4:0
187	Semi-precoce	3:9:4:0	2:5:0:0
188	Semi-precoce	3:10:3:0	1:6:1:0
189	Semi-precoce	Não ajustado	4:1:1:0
190	Semi-precoce	1:3:0:0	3:5:0:0
191	Semi-precoce	0:12:4:0	0:5:1:0
192	Semi-precoce	Não ajustado	0:3:3:0
193	Semi-precoce	Não ajustado	8:0:0:0
194	Semi-precoce	Não ajustado	0:3:3:0
195	Semi-precoce	Não ajustado	4:4:0:0
196	Semi-precoce	0:1:0:0	0:6:0:0
197	Semi-precoce	1:3:0:0	1:4:1:0
198	Semi-precoce	0:9:4:3	0:3:2:1
199	Semi-precoce	3:9:3:1	1:4:1:1
200	Semi-precoce	0:12:4:0	0:7:1:1
201	Semi-precoce	Não ajustado	2:2:0:1
202	Semi-precoce	Não ajustado	0:2:3:1
203	Semi-precoce	Não ajustado	0:3:4:0
204	Semi-precoce	0:9:6:1	0:3:2:1
205	Semi-precoce	Não ajustado	0:1:3:4
206	Semi-precoce	Não ajustado	0:0:4:3
207	Semi-precoce	Não ajustado	0:0:5:1
208	Semi-tardio	Não ajustado	0:4:4:0
209	Semi-tardio	Não ajustado	1:3:4:0
210	Semi-tardio	10:36:15:3	1:3:2:1
211	Semi-tardio	Não ajustado	2:3:0:0
212	Semi-tardio	Não ajustado	0:3:3:0
213	Semi-tardio	Não ajustado	1:2:2:1
214	Semi-tardio	Não ajustado	0:5:2:0
215	Semi-tardio	0:1:3:0	0:1:4:0
216	Semi-tardio	Não ajustado	0:4:2:3
217	Semi-tardio	Não ajustado	1:6:0:0
218	Semi-tardio	Não ajustado	4:2:0:0



continuação TABELA 8. Segregação observada e segregação esperada para a hipótese genética de quatro locos gênicos controlando o caráter florescimento nas famílias  $F_{2:3}$  da população 'FL-206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1'.

Família $F_{2:3}$	Grupo fenotípico $F_2$	FE das famílias $F_{2:3}$ (P:SP:ST:T)	FO das famílias $F_{2:3}$ (P:SP:ST:T)
219	Semi-tardio	Não ajustado	0:4:2:0
220	Semi-tardio	0:1:15:0	0:1:6:0
222	Semi-tardio	Não ajustado	0:5:3:0
223	Semi-tardio	Não ajustado	0:4:2:0
224	Semi-tardio	Não ajustado	3:4:1:0
225	Semi-tardio	Não ajustado	0:4:1:0
226	Semi-tardio	Não ajustado	0:3:1:1
227	Semi-tardio	0:0:1:3	0:0:3:5
228	Semi-tardio	Não ajustado	0:3:2:0
229	Semi-tardio	Não ajustado	1:3:5:1
230	Semi-tardio	0:1:3:0	0:1:4:0
231	Semi-tardio	0:0:1:3	0:1:1:3
232	Semi-tardio	0:1:3:0	1:1:3:0
233	Semi-tardio	0:1:3:0	0:2:4:2
234	Semi-tardio	Não ajustado	0:3:3:0
235	Semi-tardio	Não ajustado	0:3:4:0
236	Semi-tardio	Não ajustado	0:3:2:1
237	Tardio	Não ajustado	0:3:3:0
238	Tardio	Não ajustado	0:4:1:0
239	Tardio	Não ajustado	2:1:4:0
240	Tardio	Não ajustado	1:0:0:0
241	Tardio	Não ajustado	0:1:5:0
242	Tardio	Não ajustado	0:5:0:1;
243	Tardio	Não ajustado	0:2:5:0
244	Tardio	Não ajustado	0:3:3:0
245	Tardio	Não ajustado	0:5:1:0

FO = frequência observada, FE = frequência esperada, P = precoce, SP = semi-precoce, ST = semi-tardio e T = tardio.

Grande parte das famílias  $F_{2:3}$  derivadas de indivíduos  $F_2$  das populações 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', 'URS Taura x Leggett' e 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1' não apresentaram ajuste perfeito com as hipóteses genéticas que foram propostas a partir dos dados fenotípicos obtidos na geração  $F_2$ . Contudo, estas hipóteses não devem ser desconsideradas, uma vez que o número de indivíduos avaliados por família  $F_{2:3}$  foi reduzido.

#### 4.6 Herdabilidade do caráter florescimento em aveia

Os resultados obtidos para a variável observada número de dias da emergência ao florescimento (NDEF) foram empregados para estimar a herdabilidade no sentido amplo e no sentido restrito do caráter florescimento em aveia. A herdabilidade foi estimada para as populações segregantes 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', 'URS Taura x Leggett' e 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1'. Neste estudo, a herdabilidade no sentido amplo foi estimada a partir dos dados fenotípicos obtidos na geração  $F_2$ , enquanto a herdabilidade no sentido restrito foi estimada pelo método de regressão pai-progênie, empregando os resultados obtidos na avaliação das gerações  $F_2$  e  $F_{2:3}$ .

A estimativa da herdabilidade no sentido amplo para a população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2' está apresentada na Tabela 9. O coeficiente de herdabilidade estimado para o caráter florescimento nesta população foi de 0,75. Assim, 75% da variação fenotípica observada para o caráter pode ser atribuída à variação genotípica entre os indivíduos. Ainda, 25% da variação observada pode ser atribuída a fatores não-genéticos e/ou ambientais.

TABELA 9. Estimativa da herdabilidade no sentido amplo para o caráter florescimento para a população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2'.

'UFRGS 8 x UFRGS x 078030-2'		
Componente	Variâncias	Herdabilidade ( $h^2_a$ )
Genitor 1	11,08	
Genitor 2	19,26	
Ambiental	15,17	
Fenotípico	59,70	
Genotípico	44,54	
		0,75

Para a população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2' a herdabilidade no sentido restrito pelo método pai-progênie foi estimada a partir do coeficiente de regressão linear ( $b$ ) da equação de regressão entre o NDEF observado nos indivíduos  $F_2$  e o NDEF médio de suas respectivas famílias  $F_{2:3}$ . Desta forma, o coeficiente de herdabilidade no sentido restrito estimado foi de 0,53 (Figura 10). Portanto, 53% da variação fenotípica observada para o caráter florescimento nesta população pode ser atribuída à variância genética aditiva existente entre os indivíduos. Por outro lado, 47% da variação fenotípica observada para o caráter florescimento pode ser explicada por fatores não-genéticos e/ou ambientais.

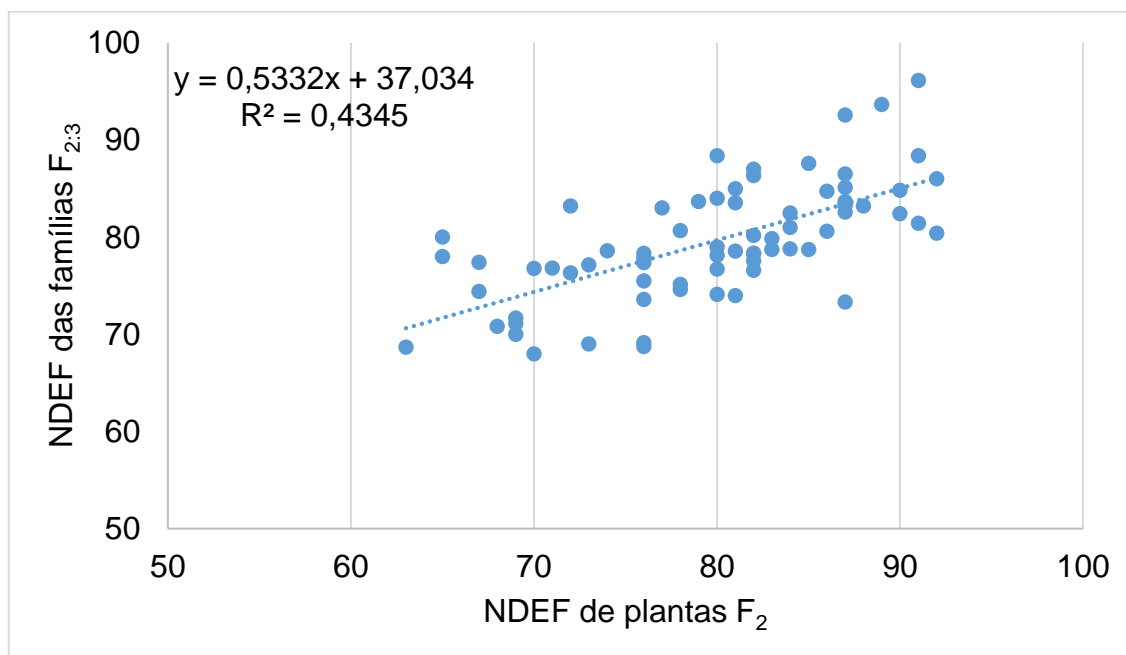


FIGURA 10. Estimativa da herdabilidade no sentido restrito pelo método pai-progênie para o caráter florescimento na população ' UFRGS 8 x UFRGS 078030-2'.

A estimativa da herdabilidade no sentido amplo para o caráter florescimento na população 'URS Taura x Leggett' está apresentada na Tabela

10. O coeficiente de herdabilidade no sentido amplo estimado a partir da variável observada NDEF foi igual a 0,58. Este resultado indicou que 58% da variação fenotípica observada para o caráter florescimento nesta população pode ser atribuída à variância genotípica da população. Por outro lado, 42% da variação observada deve estar associada a fatores não genéticos e/ou ambientais (Tabela 10).

TABELA 10. Estimativa da herdabilidade no sentido amplo para o caráter florescimento na população 'URS Taura x Leggett'.

'URS Taura x Leggett'		
Componente	Variâncias	Herdabilidade ( $h^2_a$ )
Genitor 1	43,76	
Genitor 2	45,70	
Ambiental	44,73	
Fenotípico	106,00	
Genotípico	61,27	
		0,58

Para a população 'URS Taura x Leggett', a herdabilidade no sentido restrito estimada pelo método pai-progênie a partir do coeficiente de regressão linear ( $b$ ) da equação de regressão entre o NDEF observado para os indivíduos  $F_2$  e o NDEF médio observado em suas respectivas famílias  $F_{2:3}$  foi de 0,50 (Figura 11). A estimativa da herdabilidade no sentido restrito da população 'URS Taura x Leggett' demonstrou que 50% da variação fenotípica total observada para o caráter florescimento pode ser atribuída à variância genética aditiva presente entre os indivíduos da população. Por outro lado, 50% da variação fenotípica do caráter pode ser atribuída a fatores não-genéticos e/ou ambientais (Figura 11).

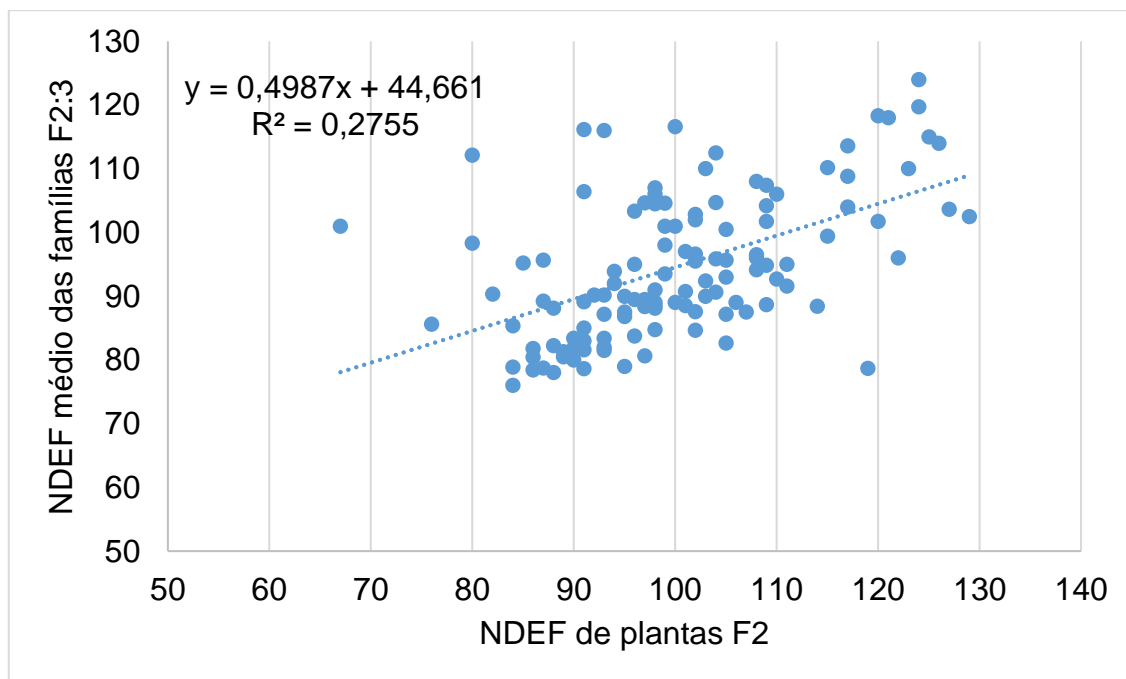


FIGURA 11. Estimativa da herdabilidade no sentido restrito pelo método pai-progênie para caráter florescimento na população 'URS Taura x Leggett'.

A estimativa do coeficiente de herdabilidade no sentido amplo para o caráter florescimento na população 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1' está apresentada na Tabela 11. Nesta população, o coeficiente de herdabilidade no sentido amplo estimado foi igual a 0,49. Este resultado demonstrou que 49% da variação fenotípica observada entre os indivíduos da população para o caráter florescimento pode ser atribuída à variância genética da população. Por outro lado, 51% da variação fenotípica observada para estes indivíduos pode ser atribuído a fatores não-genéticos e/ou ambientais (Tabela 11).

TABELA 11. Estimativa da herdabilidade no sentido amplo para o caráter florescimento para a população 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1'.

'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1'		
Componente	Variâncias	Herdabilidade ( $h^2_a$ )
Genitor 1	15,26	
Genitor 2	31,31	
Ambiental	23,29	
Fenotípico	45,45	
Genotípico	22,17	$h^2_a$
		0,49

Na população 'FL0206B-S-B-S1' x UFRGS 078030-1', a partir do coeficiente de regressão linear ( $b$ ) obtido através da equação de regressão entre o NDEF observado nos indivíduos  $F_2$  e o NDEF médio observado em suas respectivas famílias  $F_{2:3}$ , a herdabilidade no sentido restrito para o caráter florescimento também foi estimada (Figura 12).

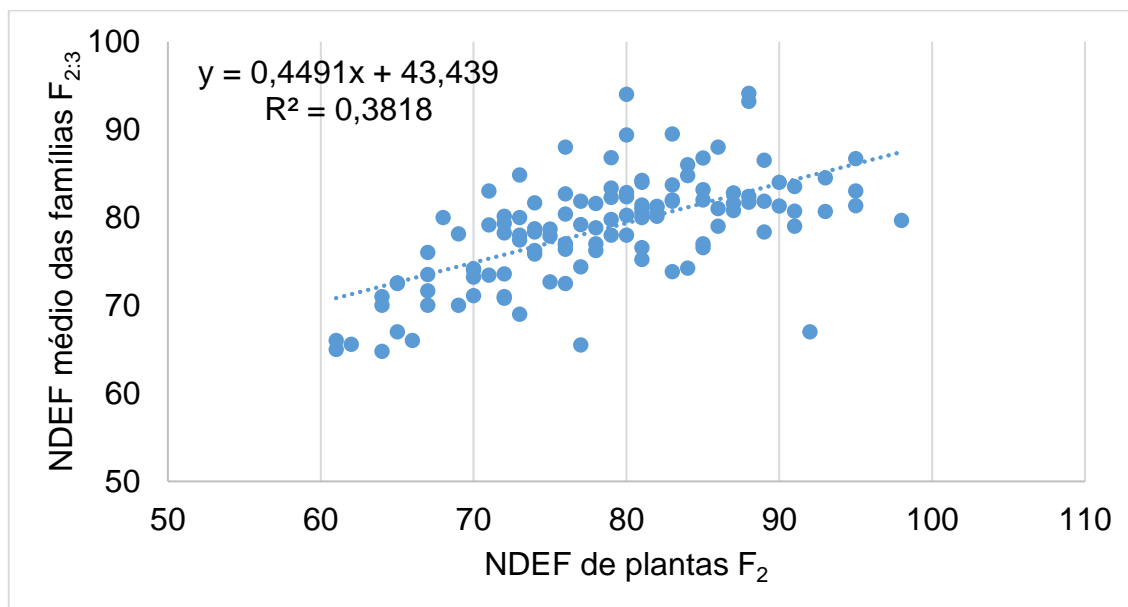


FIGURA 12. Estimativa da herdabilidade no sentido restrito pelo método pai-progênie para o caráter florescimento na população 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1'.

O coeficiente de herdabilidade no sentido restrito estimado para o caráter florescimento desta população foi de 0,45. Este resultado indicou que 45% da variação fenotípica observada para o caráter florescimento entre os indivíduos desta população pode ser atribuída à variância genética aditiva da população. Por outro lado, 55% da variação fenotípica observada pode ser atribuída a variações não-genéticas e/ou ambientais.

As populações 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', 'URS Taura x Leggett' e 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1' apresentaram resultados consistentes quanto a herdabilidade estimada no sentido amplo e a herdabilidade estimada no sentido restrito por regressão pai-progênie. Neste sentido, os coeficientes de herdabilidade no sentido amplo estimados foram superiores aos coeficientes de herdabilidade no sentido restrito para as três populações.

## 5 DISCUSSÃO

As populações 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', 'URS Taura x Leggett' e 'FL0206B-S-B-S1 x 'UFRGS 078030-1' apresentaram desempenho distinto quanto ao caráter florescimento avaliado a partir do número de dias da emergência ao florescimento (NDEF) durante a estação de crescimento de 2015 e 2016. No ano de 2015, temperaturas efetivas de vernalização foram registradas nas fases iniciais do crescimento e desenvolvimento das plantas. Ainda, índices considerados elevados de precipitação pluviométrica e altas temperaturas foram registradas (Figura 2). Na estação de crescimento do ano de 2016, diferenças acentuadas em comparação ao ano de 2015 foram observadas quanto a precipitação pluviométrica e temperaturas máxima e mínima. Neste ano, os índices de precipitação pluviométrica foram inferiores em relação ao ano anterior e as temperaturas efetivas de vernalização (inferior a 7°C) ocorreram com maior frequência e em diferentes momentos ao longo da fase vegetativa das plantas (Figura 6).

Os resultados obtidos para a população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', demonstrou uma elevada similaridade fenotípica para o caráter florescimento entre os genitores nos anos 2015 e 2016. No entanto, a avaliação dos indivíduos F<sub>2</sub> em 2015 e F<sub>2:3</sub> em 2016 demonstrou a existência de uma ampla variação fenotípica para o caráter florescimento. Desta forma, é provável que os genitores



UFRGS 8 e UFRGS 078030-2 apresentem alelos diferentes e complementares envolvidos no controle do caráter florescimento que, quando combinados, geram elevada variabilidade genética para o caráter conforme foi observado neste estudo.

Os genitores UFRGS 8 e UFRGS 078030-2, apesar de terem sido desenvolvidos pelo Programa de Melhoramento Genético de aveia da UFRGS, não compartilham de um mesmo parental na sua genealogia e, portanto, é esperado que estes apresentem constituições genóticas diferentes (Tabela 2). De acordo com Locatelli *et al.* (2006), o genitor UFRGS 8 foi caracterizado pela sua insensibilidade ao fotoperíodo, apresentando o fenótipo precoce independente de variações no comprimento do dia. Em uma população de mapeamento molecular a partir do cruzamento que envolveu o genitor UFRGS 8, Locatelli *et al.* (2006) identificaram um QTL associado à insensibilidade ao fotoperíodo. Este QTL apresentou homologia à região genômica que confere insensibilidade ao fotoperíodo em aveia onde está localizado o gene *Di1*, identificado por Sampson & Burrows (1972) e associado ao marcador RAPD identificado por Wight *et al.* (1994). A mesma região que contém o QTL e o gene *Di1* mostrou homologia aos genes *Hd1* em arroz e *CO* em *A.thaliana* (Locatelli *et al.*, 2006). O genitor UFRGS 078030-2 apresentou desempenho estável para o caráter florescimento nos dois anos de avaliação, evidenciando que as variações ambientais observadas nas estações de crescimento de 2015 e 2016 não foram efetivas para alterar o padrão de florescimento deste genitor.

A população F<sub>2</sub> oriunda do cruzamento 'URS Taura x Leggett' foi a que apresentou maior amplitude de variação para a variável NDEF entre as três populações avaliadas neste estudo (Figura 4). Nesta população, o NDEF foi

similar nas famílias  $F_{2:3}$  avaliadas no ano de 2016. Este desempenho deve refletir a estrutura genética da população, a qual não foi alterada entre a geração  $F_2$  e  $F_{2:3}$  uma vez que não houve nenhum tipo de seleção ou efeito de deriva genética. Desta forma, as frequências alélicas e genóticas da população não devem ter sido alteradas.

A ampla variação fenotípica observada para a população 'URS Taura x Leggett' pode ser explicada pelas diferenças genóticas presentes nos genitores associadas ao caráter florescimento. O genitor 'URS Taura' foi desenvolvido pelo Programa de Melhoramento Genético de Aveia da UFRGS, a partir do cruzamento de linhagens parentais brasileiras bem adaptadas às condições ambientais do Sul do Brasil. Portanto, alelos de insensibilidade à vernalização e ao fotoperíodo são desejados no desenvolvimento de uma cultivar, uma vez que possibilita o cultivo de uma mesma variedade em diferentes ambientes. Assim, a cultivar 'URS Taura' deve carregar alelos associados à precocidade, fazendo com que este genótipo não apresente requerimento de vernalização e insensível ao fotoperíodo. Em cereais como trigo e cevada, o gene *PPD1* é considerado um regulador central das rotas de florescimento uma vez que regula positivamente a expressão do gene *FT* em condições de fotoperíodo longo. Desta forma, contribui para grande parte da variação natural do florescimento entre diferentes genótipos de trigo e cevada ao redor do mundo (Turner *et al.*, 2005). Genótipos mutantes *ppd1* apresentam florescimento precoce tanto em condições de dias longos como em dias curtos, portanto, são insensíveis ao fotoperíodo (Beales *et al.*, 2007).

De acordo com o NDEF médio observado para o genitor Leggett nos anos de 2015 e 2016, é possível que a soma térmica tenha exercido uma grande

influência na expressão do caráter florescimento neste genótipo, uma vez que o seu ciclo vegetativo foi inferior no ano de 2016, quando as temperaturas máximas foram superiores em comparação ao ano de 2015 (Figura 8). Em aveia branca, QTL associado ao florescimento em resposta à soma térmica não foram reportados na literatura científica até o presente momento. Em *A. thaliana*, os genes *PIF4* e *SVP* foram caracterizados por induzirem o florescimento através da via metabólica termossensível (Kumar & Wigge *et al.*, 2010). Nesta espécie, a exposição de plantas a temperaturas superiores a 27°C promove modificações químicas na região promotora de genes centrais do florescimento, como o gene *FT*. Estas modificações tornam à região promotora dos genes centrais acessível a fatores de transcrição específicos, aumentando a expressão destes genes e, conseqüentemente, promovendo a transição para o desenvolvimento de estruturas reprodutivas (Fernandez *et al.*, 2016).

O genitor 'Leggett' foi desenvolvido pelo Agriculture and Agri-Food Canada, Cereal Reserach Center e é adaptado às condições climáticas do Sul do Canadá. Nesta região, o período entre a semeadura e a colheita da aveia branca é muito curto (abril/maio - julho/agosto). Nestes ambientes o fotoperíodo é indutivo desde as fases iniciais do desenvolvimento das plantas. Desta forma, os genótipos mais adaptados são aqueles que possuem alelos que induzem ao florescimento em condições de fotoperíodo longo. Com base neste ponto de vista, o genitor Leggett deve carregar alelos que conferem sensibilidade ao fotoperíodo para a indução ao florescimento. Em experimentos conduzidos no Canadá, este genitor apresentou NDEF médio de 57 dias (Fetch *et al.*, 2007), enquanto nas condições em que os experimentos foram conduzidos no presente estudo, o NDEF médio foi de 122 dias (2015) e 114 dias (2016).

A população segregante  $F_2$  derivada do cruzamento 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1', exibiu grande variação fenotípica para o NDEF no ano de 2015 (Figura 5). As famílias  $F_{2:3}$  desta população exibiram elevado contraste fenotípico, contudo, inferior à variação do NDEF observada em relação às outras populações. Os genitores FL0206B-S-B-S1 e UFRGS 078030-1 apresentaram diferenças marcantes quanto ao caráter florescimento nos dois anos de avaliação (Figura 9). O NDEF médio observado nestes genitores foi similar nos dois anos de avaliação, indicando que ambos não foram fortemente influenciados pelas variações de temperatura ocorridas nos dois anos de avaliação. Diferenças no desempenho destes genitores podem ser atribuídas a variações alélicas de genes em resposta ao florescimento e adaptação de cada genitor. O genitor FL0206B-S-B-S1 foi desenvolvido pela University of Florida a partir do cruzamento entre 'UFRGS 995088-3 x LA9535D118-4' (Tabela 2). Este genitor apresenta elevada adaptação às condições ambientais do Estado da Flórida, onde o fotoperíodo é indutivo ao florescimento já no início da implantação da cultura, diferentemente do fotoperíodo nas condições de cultivo do Sul do Brasil. Assim, o genitor FL0206B-S-B-S1 deve possuir alelos que conferem sensibilidade ao fotoperíodo de maneira similar à cultivar Leggett, explicando o fenótipo tardio quando cultivadas na região Sul do Brasil.

O genitor UFRGS 078030-1 é uma linhagem que foi desenvolvida pelo Programa de Melhoramento Genético de Aveia da UFRGS e se destaca pelo seu ciclo super precoce nas condições do Sul do Brasil. O ciclo vegetativo da linhagem UFRGS 078030-1 demonstra claramente o seu hábito de crescimento de primavera onde alelos funcionais do gene *Vrn2*, considerado um repressor central do florescimento em gramíneas (Ream *et al.*, 2012), não deve estar

presente no seu genoma. Isto indica que a linhagem UFRGS 078030-1 não apresenta requerimento à vernalização. Estes dados sugerem que o genitor UFRGS 078030-1 pode ser utilizado como fonte de precocidade em programas de melhoramento de aveia branca, uma vez que contribui com alelos favoráveis para este caráter. O genitor FL0206B-S-B-S1 também pode ser recomendado para uso em programas de melhoramento que buscam precocidade uma vez que possui alelos de precocidade diferentes daqueles do genitor UFRGS 078030-1. As diferenças genótípicas podem explicar a ocorrência de indivíduos transgressivos observados nesta população, sugerindo que a combinação de alelos de ambos genitores contribui positivamente para o desenvolvimento de genótipos mais precoces.

O sucesso da aveia cultivada depende, entre outros fatores, do ajuste do seu ciclo vegetativo e ocorrência do florescimento no momento mais adequado dentro da estação de crescimento. Portanto, a compreensão de fatores genéticos envolvidos na variação do caráter florescimento é essencial para o desenvolvimento de genótipos mais adaptados. Neste sentido, as diferenças fenotípicas nas populações derivadas dos cruzamentos 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', URS Taura x Leggett' e 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1' representam uma importante fonte de germoplasma para o desenvolvimento de estudos genéticos do caráter florescimento e, conseqüentemente, para o entendimento da herança genética deste caráter. Neste estudo, o padrão de segregação observado na geração F<sub>2</sub> entre os indivíduos da população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2' demonstrou que dois locos gênicos segregaram para o caráter florescimento. A partir da distribuição de frequências da variável NDEF foi possível observar que aproximadamente 62,5% (10/16) dos indivíduos F<sub>2</sub>

avaliados nesta população segregaram para o grupo fenotípico precoce, o qual abriga ambos os genitores, enquanto aproximadamente 37,5% (6/16) dos indivíduos apresentaram o fenótipo tardio, portanto, com ciclo superior a ambos os genitores. Estes resultados sugerem que o genitor UFRGS 078030-2 deve carregar em seu genoma um alelo modificador da expressão do florescimento que atua inibindo a expressão de um alelo promotor do florescimento presente em UFRGS 8. Este padrão de regulação da expressão gênica é similar ao de ecótipos de *A. thaliana* que apresentam a expressão do gene *miR156* durante os estádios iniciais de desenvolvimento, inibindo o florescimento precoce (Bergonzi *et al.*, 2013). Portanto, a combinação alélica gerada pelo cruzamento 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2' é capaz de produzir indivíduos com o fenótipo tardio. De acordo com a hipótese formulada para o florescimento nesta população, os genitores compartilham de alelos iguais no loco A, o que explica os mesmos terem sido classificados em um mesmo grupo fenotípico. Alelos dos locos B e C apresentam interações epistáticas, sendo que o loco C apresenta ação gênica de sobredominância e deve atuar como modificador do florescimento, inibindo a ação do loco gênico B.

Quando o ajuste da hipótese genética de dois locos foi verificado nas famílias  $F_{2:3}$  da população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', os resultados demonstraram distorção de segregação para algumas famílias em relação à hipótese genética proposta (Tabela 6). É importante ressaltar que o número de indivíduos avaliados dentro de cada família  $F_{2:3}$  foi relativamente pequeno, o que aliado às diferenças ambientais ocorridas entre os anos de avaliação podem explicar as diferenças de segregação e, conseqüentemente, dificultar o ajuste perfeito. Desta forma, a hipótese formulada para esta população não deve ser

rejeitada, uma vez que a avaliação de poucos indivíduos por família  $F_{2:3}$  não permite ajustar o padrão de segregação com elevada precisão. De acordo com Rocha *et al.*, 2008, a utilização de 30 a 50 indivíduos dentro de cada família permite caracterizar os principais padrões de segregação resultantes da interação de dois ou três genes. Todavia, para características poligênicas, as quais exibem grupos fenotípicos mais raros e com maior influência do ambiente na sua expressão, o número de indivíduos necessários para representar fielmente a segregação esperada é maior.

Na população 'URS Taura x Leggett', a hipótese genética de três locos envolvidos no controle do caráter florescimento foi a que melhor se ajustou aos resultados obtidos na geração  $F_2$  (Tabela 4). Diferente da população anterior, esta população foi originada do cruzamento entre genitores contrastantes para o caráter florescimento. A existência de variações herdáveis e contraste fenotípico entre os genitores representam critérios essenciais para a formulação e teste de hipóteses genéticas (Lynch & Walsh, 1998). Considerando a hipótese proposta nesta população, o genitor Leggett possui alelos do loco C com ação gênica de dominância parcial e atuam modulando negativamente a expressão dos alelos do loco B. Os alelos do loco B atuam como repressores do florescimento. O genitor URS Taura contribui com alelos do loco gênico A que são promotores do florescimento. Portanto, as diferentes combinações genotípicas possíveis entre estes genitores gerou indivíduos pertencentes a grupos intermediários aos genitores. Apesar desta hipótese genética não se ajustar perfeitamente em algumas famílias  $F_{2:3}$  desta população, a mesma não pode ser desconsiderada, uma vez que o número de indivíduos avaliados por

família nesta população também foi reduzido e, portanto, é provável que a segregação observada nas famílias seja subestimada.

Para a população 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1' a hipótese genética que melhor se ajustou aos resultados obtidos foi a de quatro locos segregando entre os indivíduos F<sub>2</sub>. Em comparação às populações descritas anteriormente, o padrão de segregação observado para os indivíduos da população 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1' foi considerado o mais complexo em função da expressão fenotípica observada nos genitores. Assim, as diferentes combinações alélicas geraram indivíduos com ciclo vegetativo inferior ao genitor precoce UFRGS 078030-1 e indivíduos intermediários a ambos os genitores. Assim, os alelos dos locos gênicos A e B promovem e reprimem o florescimento, com ação gênica de dominância parcial, respectivamente. Para explicar o genótipo dos genitores e a segregação dos indivíduos para os grupos fenotípicos "precoce" e "semi-tardio", é provável que genes moduladores da expressão estejam presentes. Neste sentido, a hipótese testada sugere que o loco C atue de maneira epistática em relação ao loco A, modulando positivamente a expressão do gene A e, conseqüentemente, promovendo o florescimento precoce. Ainda, os alelos dos locos C e D devem atuar de maneira epistática, uma vez que a expressão do gene C é regulada negativamente pelo loco D. Assim, de acordo com esta hipótese genética, o genótipo dos genitores FL0206B-S-B-S1 e UFRGS 078030-1 deve ser aaBBCCdd e AAbbccDD, respectivamente.

O genitor FL0206B-S-B-S1 contribui com o loco C, regulando positivamente o loco A e promovendo o florescimento, o que explicaria a ocorrência do grupo fenotípico "precoce". O genitor UFRGS 078030-1 contribui



com o loco D, modulando negativamente o loco C. É possível que esta modulação ocorra através de regulação em nível pós-transcricional do loco C pelo envolvimento de um microRNA transcrito pelo loco D. Estudos recentes demonstraram que microRNAs participam nas rotas de regulação do florescimento em *A. thaliana*, entre eles, os genes *miR156* e *miR172* destacam-se como reguladores da expressão de genes centrais do florescimento (Jung *et al.*, 2012 e Bergozi *et al.*, 2013). Estes microRNAs são fortemente influenciados pela temperatura e, portanto, integram a via metabólica termossensível do florescimento (Blümel *et al.*, 2015). De maneira similar às populações anteriores, a hipótese proposta nesta população não se ajustou perfeitamente à segregação observada para algumas famílias F<sub>2:3</sub> (Tabela 8).

O entendimento do padrão de herança de características de interesse agrônômico serve como base para a condução de programas de melhoramento genético vegetal. Aliado a isto, a determinação da porção da variação fenotípica que pode ser atribuída à variação genotípica é essencial para a escolha de estratégias mais eficientes para a seleção de genótipos superiores (Falconer & Mackay, 1996). Os coeficientes de herdabilidade estimados variaram entre as populações, portanto, diferentes estratégias devem ser assumidas para a seleção do caráter florescimento nas populações do estudo. Na estimativa da herdabilidade no sentido amplo, a população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2' apresentou o maior coeficiente de herdabilidade, em relação às demais populações. Esta diferença pode ser atribuída à constituição genética dos genitores que favorece a adaptação de ambos para as condições de cultivo do Sul do Brasil. Para as populações 'URS Taura x Leggett' e 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1', coeficientes de herdabilidade no sentido amplo inferiores à

população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2' foram estimados. Já os coeficientes de herdabilidade no sentido restrito moderado e parcialmente moderado foram estimados nas populações 'URS Taura x Leggett' e 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1', respectivamente. Estes coeficientes de herdabilidade devem ser explicados pelas variações genótípicas dos genitores e, principalmente, pela presença de um genitor não adaptado à região Sul do Brasil nas populações 'URS Taura x Leggett' e 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1'.

A estimativa da herdabilidade no sentido amplo assume maior importância em plantas de propagação vegetativa, uma vez que o genótipo é herdado integralmente pelos descendentes através da propagação assexuada via mitose. Portanto, a estimativa da herdabilidade no sentido restrito é mais útil em aveia e nas demais espécies de reprodução sexual, uma vez que ela mensura a importância relativa da proporção genética aditiva da variância genética que será efetivamente transmitida à geração seguinte. Uma função importante da herdabilidade no sentido restrito é a predição da resposta à seleção, expressando a confiança do valor fenotípico como estimador do valor genético (*Breeding value*) (Falconer & Mackay, 1996). Além disso, muitas decisões práticas são tomadas em função da magnitude do coeficiente de herdabilidade estimado. Neste sentido, além de decidir se a seleção em gerações iniciais de autofecundação será eficiente, a herdabilidade tem papel fundamental na predição do ganho com seleção antes mesmo de sua realização, servindo como subsídio para a formulação de estratégias mais eficazes de seleção (Fehr, 1987).

Na estimativa da herdabilidade no sentido restrito pelo método de regressão pai-progênie, os coeficientes de herdabilidade variaram entre as populações avaliadas. As variações observadas para a herdabilidade no sentido

restrito foram consistentes com as variações observadas para a herdabilidade no sentido amplo entre as três populações avaliadas. Desta forma, o maior coeficiente de herdabilidade no sentido restrito foi estimado para população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2', seguido da população 'URS Taura x Leggett' e 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1'. Contudo, para as três populações o coeficiente de herdabilidade no sentido restrito estimado pode ser considerado de moderada magnitude. Coeficientes de herdabilidade no sentido restrito também foram estimados pelo método pai-progênie para o caráter florescimento em aveia por Amaral *et al.* (1996). Neste estudo, populações de aveia branca desenvolvidas pelo cruzamento entre genitores do Programa de Melhoramento Genético de Aveia da UFRGS foram empregadas. Os valores de herdabilidade no sentido restrito estimados foram inferiores aos estimados no presente estudo. Os coeficientes de herdabilidade no sentido restrito de média magnitude estimados para as três populações, sugerem que a seleção para o caráter florescimento em gerações iniciais não deve ser eficiente. Desta forma, é recomendado que a seleção para o florescimento com base no fenótipo seja realizada em gerações avançadas de autofecundação.

As populações avaliadas exibiram desempenho diferente para o caráter florescimento e com ampla variação fenotípica para o caráter. Os genitores UFRGS 8, UFRGS 078030-2, FL0206B-S-B-S1 e UFRGS 078030-1 apresentaram desempenho constante nos dois anos de avaliação. Por outro lado, os genitores URS Taura e Leggett demonstraram variação para o caráter florescimento em relação aos dois anos de avaliação, possivelmente em decorrência de maiores temperaturas registradas no ano de 2016. As populações segregantes avaliadas apresentaram diferentes padrões de

segregação, evidenciando que existem variações alélicas entre os genitores e que as diferentes combinações genotípicas possíveis entre estes indivíduos são responsáveis pela variação observada para o caráter florescimento. As hipóteses genéticas que melhor se ajustaram às populações 'UFRGS 8 x UFRGS 087030-2', 'URS Taura x Leggett' e 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1' foram de 2, 3 e 4 locos controlando o caráter florescimento, respectivamente. Os coeficientes de herdabilidade no sentido amplo e no sentido restrito foram consistentes com as populações, sendo que populações com genitores menos adaptados exibiram menores coeficientes de herdabilidade tanto no sentido amplo como no sentido restrito.

## 6 CONCLUSÕES

As populações exibiram desempenhos diferentes quanto ao caráter florescimento avaliado nas gerações  $F_2$  (ano 2015) e  $F_{2:3}$  (ano 2016). Os genitores UFRGS 8 e UFRGS 078030-2 apresentaram desempenho muito similar em relação ao caráter florescimento. Nas populações 'URS Taura x Leggett' e 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1' os genitores foram contrastantes.

A hipótese genética que melhor se ajustou aos resultados obtidos para o caráter florescimento na população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2' foi a de dois locos gênicos. Para a população 'URS Taura x Leggett', a hipótese genética que melhor se ajustou foi a de três locos gênicos segregando para o caráter florescimento. Para a população 'FL0206B-S-B-S1 x UFRGS 078030-1', a hipótese genética que melhor se ajustou aos resultados foi a de quatro locos gênicos segregando para o controle do caráter florescimento.

A população 'UFRGS 8 x UFRGS 078030-2' exibiu elevada magnitude na estimativa do coeficiente de herdabilidade no sentido amplo. As demais populações exibiram coeficiente de herdabilidade no sentido amplo de média magnitude. Para a estimativa da herdabilidade no sentido restrito por regressão pai-progênie, as três populações apresentaram média magnitude do coeficiente.

## 7 REFERÊNCIAS

- AMARAL, A.L. Estimativa da herdabilidade para os caracteres adaptativos ciclo e estatura de planta em aveia. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 26, p.33-37, 1996
- AMASINO, R.M.; MICHAELS, D.S. The timing of flowering. **Plant Physiology**, Glasgow, v. 154, p. 516-520, 2010.
- ANDRÉS, F.; COUPLAND G. The genetic basis of flowering responses to seasonal cues. **Nature Review Genetics**, Rhineland, v. 13, p.627-639, 2012.
- BÄURLE, I.; DEAN, C. The timing of developmental transition in plants. **Cell**, Cambridge, v. 12, p. 655-665, 2006.
- BEALES, J. et al. A pseudo-response regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-D1* mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 115, n. 5, p. 721-733, 2007.
- BERGONZI, S. et al. Mechanisms of age-dependent reponse to winter temperature in perennial flowering of *Arabis alpina*. **Science**, Washington, v. 340, p. 1094-1097, 2013.
- BERTAGNOLLI P.F.; FEDERIZZI L.C. Cruzamentos artificiais em aveia. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Distrito Federal, v. 29, n. 4, p. 601-606, 1994.
- BLÜMEL, M. et al. Flowering time regulation in crops — what did we learn from *Arabidopsis*? **Current Opinion in Biotechnology**, Massachusetts, v. 32, p. 121-129, 2015.
- BRAMBILLA, V.; FORNARA, F. Molecular control of flowering in response to day length in rice. **Journal Of Integrative Plant Biology**, China .v. 55, p.410-418, 2013.
- CHAFFIN, A. S. et al. A Consensus map in cultivated hexaploid oat reveals conserved grass synteny with substantial subgenome rearrangement. **Plant Genome**, Madison, v.9, n.2, p.1-21, 2016.
- CHEN, A.; DUBCOVSKY, J. Wheat TILLING mutants show that the vernalization gene *VRN1* down-regulates the flowering repressor *VRN2* in leaves but is not essential for flowering. **PLoS Genetics**, Cambridge, v 8, p. 1-13, 2012.

COCKRAM, J. et al. Control of flowering time in temperate cereals: genes, domestication, and sustainable productivity. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 58, n. 6, p. 1231-1244, 2007.

COFFMAN, F. A. **Oat history, identification and classification**. Washington: United States Department Agriculture, 1977 (Technical Bulletin nº 1516).

CONAB - COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. **Séries históricas: Séries Históricas de Área Plantada, Produtividade e Produção, Relativas às Safras 1976/77 a 2015/16 de Grãos, 2001 a 2016 de Café, 2005/06 a 2016/17 de Canade-Açúcar**. [2017]. Disponível em: Acesso em: 15 fev. 2017.

DAVIÈRE, J.M.; ACHARD, P. Gibberellin signaling in plants. **Development**, Cambridge, v. 140, p. 1147-1151, 2013.

DE MORI, C.; FONTANELI, R. S.; SANTOS, H. P. dos. Aspectos econômicos e conjunturais da cultura da aveia. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2012. 26 p. (Embrapa Trigo. Documentos Online, 136). Disponível em: <[http://www.cnpt.embrapa.br/biblio/do/p\\_do136.htm](http://www.cnpt.embrapa.br/biblio/do/p_do136.htm)>.

DENNIS, E.S.; PEACOCK W.J. Vernalization in cereals. **Journal of Biology**, London, v. 6, n. 8, p. 57-61, 2009.

DENG, W. et al. *FLOWERING LOCUS C (FLC)* regulates development pathways through the life cycle of Arabidopsis. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, New York, v. 118, p. 6680-6684, 2011.

DIESTELFELD, A. et al. Genetic and molecular characterization of the *VRN2* loci in tetraploid wheat. **Plant Physiology**, Glasgow, v. 149, n. 1, p. 245-257, 2009.

DUBCOVSKY, J. et al. Effect of photoperiod on the regulation of wheat vernalization genes *VRN1* and *VRN2*. **Plant Molecular Biology**, Dordrecht, v. 60, p. 469-480, 2006.

EJAZ, M.; von KORF, M. The genetic control of reproductive development under high ambiente temperature. **Plant Physiology**, Glasgow, v. 173, n. 1, p. 294-306, 2017.

EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. Brasília, DF: Embrapa Produção da Informação; Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 1999. 412 p.

FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F.C. **Introduction to quantitative genetics**. 4 ed. Essex: Longman, 1996. 464p.

FEDERIZZI, L.C.; BERTAGNOLLI, P.F.; DE CARVALHO, F.I.F. Genetics of flowering time in oat (*Avena sativa* L.). **Journal of Genetics and Breeding**, Cornell, v. 50, p. 147-154, 1996.

Fehr WR. **Principles of cultivars development**. New York, Mac millan, 1987. 536p.

FERNÁNDEZ, V. et al. Photoperiodic and thermosensory pathways Interact through *CONSTANS* to promote flowering at high temperature under short days. **The Plant Journal**, Oxford, v. 86, p. 426-440, 2016.

FETCH, M.W.J. et al. Leggett oat. **Canadian Journal of Plant Science**, Otawwa, v. 83, n. 3, p. 509-512, 2007.

FJELHEIM, S.; BODEN, S.; TREVASKIS, B. The role of seasonal flowering reponses in adaptation of grasses to temperates climate. **Frontiers in Plant Science**, Melbourne, v.5, n.431, p. 1-15, 2014.

GARNER, W.W.; ALLARD, H.A. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. **Monthly Weather Review**, Washington, v. 48, n. 7, p. 415-415, 1920.

GERALDO, N. et al. FRIGIDA Delays Flowering in Arabidopsis via a Cotranscriptional Mechanism Involving Direct Interaction with the Nuclear Cap-Binding Complex. **Plant Physiology**, Glasgow, v. 155, n. 3, p. 1611-1618, 2009.

HAYAMA, R. et al. Adaptation of photoperiodic control pathways produces short-day flowering in rice. **Nature**. London, v. 422, n. 17 p. 719-722, 2003.

HELLIWELL, C.A. et al. How is *FLC* repression initiated by cold? **Trends in Plant Science**, Cambridge, v. 20, n. 9, p. 76-82, 2015.

HEMMING, M.N. et al. Low-temperature and day-lenght cues are integrated to regulate *FLOWERING LOCUS T* in barley. **Plant Physiology**, Glasgow, v. 147, p. 355-366, 2008.

IZAWA, T. et al. Phytochromes mediates the external light signal to repress *FT* orthologues in photoperiodic flowering of rice. **Genes and Development**, New York, v. 16, p.2006-2020, 2002.

JANG, S. et al. Genetic and spatial interactions between *FT*, *TSF*, *SVP* during the early stages of floral induction in *Arabidopsis*. **The Plant Journal**, Oxford, v. 60, p. 614-625, 2009.

JUNG, J.H. et al. *miR172* signals are incorporated into the *miR156* signaling pathway at the *SPL3/4/5* genes in Arabidopsis developmental transition. **Plant Molecular Biology**, Dordrecht, v. 76, p.35-45, 2011.

JUNG, J.H. et al. *SPL* modules integrates photoperiod and gibberellic acid signals to control flowering time in *Arabidopsis*. **The Plant Journal**, Oxford, v. 69, p. 577-588, 2012.

KEARSEY, M. J.; POONI, H. S. **Genetical analysis of quantitative traits**. London: Chapman and Hall, 1996. 381p.



KIM, D.H. et al. Vernalization: winter and the timing of flowering in plants. **Annual Review of Cell and Development**, Palo Alto, v. 25, p. 277–299, 2009.

KIPPES, N. et al. Development and characterization of a spring hexaploid wheat line with no functional *VRN2* genes. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 129, n. 7, p. 1417-1428, 2016.

KITAGAWA, S. et al. Effect of *PPD-1* on the expression. of flowering-time genes in vegetative and reproductive growth stages of weath. **Genes & Genetic System**, Tóquio, p. 87, v.161-168, 2012.

KHAN, M.R.; AI, X.Y.; ZHANG, J.Z. Genetic regulation of flowering time in anual and perennal plants. **Wiley Interdisciplinary Reviews**, Manhattan, v. 3, n. 5, p. 347-359, 2014.

KOJIMA, S. et al. *Hd3a*, a rice ortholog of the arabidopsis *FT* gene, promotes transition to flowering downstream of *Hd1* under short-day condition. **Plant and Cell Physiology**, Oxford, v. 43, p. 1096-1105, 2002.

KOMIYRA, R. et al. A gene network for long-day flowering activates *RFT1* encoding a mobile flowering signals in rice. **Development**, Cambridge, v. 136, p.3443-3450, 2009.

KOMIYRA, R. et al. *Hd3a* and *RFT1* are essential for flowering in rice. **Development**, Cambridge, v. 135, p. 767-774, 2008.

KÖPPEN, W; GEIGGER, R. Klimate der Erde. In: **Verlag Justus Perthes**, Wall-map 150cmx200cm, 1928.

KUMAR, S.V. et al. Transcription factor PIF4 controls the thermosensory activation of flowering. **Nature**, London, v. 484, p. 242-245, 2012.

KUMAR, S.V.; Wigge, P.A. H2A.Z-containing nucleosomes mediate the mediate the thermosensory reponse in *Arabidopsis*. **Cell**, Cambridge, v. 140, p. 136-147, 2010.

LANNING, S.P. et al. Evaluation of near-Isogenic lines for three height-reducing genes in hard red spring wheat. **Crop Science**, Madison, v. 52, n. 3, p. 1145-1152, 2012.

LARIGUET, P; DUNAND, C. Plant photorecepors: phylogenetic overview. **Journal of Molecular Evolution**, New York, v. 51, n. 4, p. 559-569, 2005.

LEE, J.H. et al. Regulation of temperature-responsive flowering by MADS-box transcription factor repressor. **Science**, Washington, v. 342, p. 628-632, 2013.

LIFSCHITZ, E.; ESHED, Y. Universal florigenic signals triggered by *FT* homologues regulate growth and flowering cycles in perennial day-neutral tomato. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 57, p.3405-3414, 2006.

LIU, F. et al. The Arabidopsis RNA-binding protein FCA requires a lysine-specific demethylase 1 homolog to downregulate *FLC*. **Molecular cell**, Cambridge, v. 28, p. 398-407, 2007.

LOCATELLI, A.B. et al. Flowering time in oat: genotype characterization for photoperiod and vernalization response. **Field Crops Research**, Oxford, v. 106, n. 30, p. 242-247, 2008.

LOCATELLI, A.B. et al. Loci affecting flowering time in oat under short-day conditions. **Genome**, Ottawa, v. 49, n. 12, p. 1528-1538, 2006.

LOUKOIANOV, A. et al. Regulation of *VRN-1* vernalization genes in normal and transgenic polyploid wheat. **Plant Physiology**, Glasgow, v. 138, n. 4, p. 2364-2373, 2005.

LUTZ, U. et al. Modulation of ambiente temperature-dependent flowering in *Arabidopsis thaliana* by natural variation of *FLOWERING LOCUS M*. **PLoS Genetics**, San Francisco, v. 11, n. 10, p. 1-26, 2015.

LYNCH, M.; WALSH, B. **Genetics and analysis of quantitative traits**. Sunderland, Sinauer Associates, Inc.Ed., 1998, 978p.

MATHIEU, J. et al. Repression of flowering by the *miR172* target SMZ. **PLoS Biology**, v. 7, p. 1-15, 2009.

MOURADOV, A. et al. Control of flowering time interacting pathways as a basis for diversity. **Plant cell**, Rockville, v. 14, p.111-130, 2012.

MURAI, K. Homeotic genes and the ABCDE model of floral organ formation in wheat. **Plants**, Switzerland, v. 2, p. 379-395, 2013.

NAVA, I.C; PACHECO, M.T; FEDERIZZI, L.C. URS Altiva – a new oat cultivar with high agronomic performance. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, v. 16, n. 3, p. 254-260, 2016.

NAVA, I.C. et al. Tagging and mapping candidate loci for vernalization and flower initiation in hexaploid oat. **Molecular Breeding**, v. 30, n 3, p. 1295–1312, 2012.

NEMOTO, Y. et al. Hd1, a CONSTANS ortholog in rice, functions as an Ehd1 repressor through interaction with monocot-specific CCT-domain protein Ghd7. **The Plant Journal**, Oxford, v. 83, n. 3, p. 221-231, 2016.

NISHIDA, H. et al. *Phytochrome C* is a key factor controlling long-day flowering in barley. **Plant Physiology**, Glasgow, v. 163, p. 804-814, 2013.

NUNES, A.S. et al. Adubos verdes e adubação mineral nitrogenada em cobertura na cultura do trigo em plantio direto. **Bragantia**, Campinas, v. 70, p. 432-438, 2011.

NUNES, A.S. et al. Adubos verdes e adubação mineral nitrogenada em cobertura na cultura do trigo em plantio direto. **Bragantia**, Campinas, v. 70, p. 432-438, 2011.

OGISO-TANAKA, E. et al. Natural variation of the *RICE FLOWERING LOCUS T 1* contributes to flowering time divergence in rice. **PLoS One**, San Francisco, v. 8, p. 1-22, 2013.

OKADA, R. et al. Synthetic control of flowering in rice independent of the cultivation environment. **Nature Plants**, London, v. 3, n. 17039, p. 1-7, 2017.

OLIVER, S.N. et al. Vernalization-induced flowering in cereals is associated with changes in histone methylation at the *VERNALIZATION1* gene. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, New York, v. 106, p. 8386-8391, 2009.

PRESTON, J.C; SANDVE, S.R. Adaptation to seasonality and the winter freeze. **Frontiers in Plant Science**, Melbourne, v.4, n. 167, p 1-18, 2013.

PRESTON, J. C.; KELLOGG, E, A. Discrete developmental roles for temperate cereal grass *VERNALIZATION1/FRUITFULL-like* genes in flowering competency and the transition to flowering. **Plant Physiology**, Glasgow, v. 146, n. 1, p. 265-276, 2008.

PORRI, A. et al. Spatially distinct regulatory roles for gibberelins in the promotion of flowering of *Arabidopsis* under long photoperiods. **Development**, Cambridge, v. 139, p. 2198–2209, 2012.

POSÉ, D.; YANT, L.; SCHMID, M. The end of innocence: flowering network explodes in complexity. **Current Opinion in Plant Biology**, Oxford, v. 15, n. 1, p. 45-50, 2012.

POSÉ, D. et al. Temperature-dependent regulation of flowering by antagonistic FLM variants. **Nature**, London, v. 503, p. 414-417, 2013.

REAM, T.S. et al. The molecular basis of vernalization in different plant groups. **Cold spring Harpor Symposia on Quantitative biology**, Nova York, v. 77, p.105-115, 2012.

RINNE, P.L.H. et al. Chilling on dormant buds hyperinduces *FLOWERING LOCUS T* and recruits GA-inducible 1,3-β-glucanases to reopen signal conduits and release dormancy in *Populus*. **The Plant Cell**, v. 1, p. 130-146, 2011.

ROCHA, R.B. et al. Avaliação genética de características oligogênicas em programas de melhoramento de plantas. **Saber Científico**, Porto Velho, v. 1, n. 1, p. 267-277, 2008.

SAMPSON, D.R.; BORROWS, V.D. Influence of photoperiod, short-day vernalization and cold vernalization on days to heading in *Avena* species and cultivars. **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, v. 52, n. 4, p. 471-482, 1972.

SEARLE, L. et al. The transcription factor FLC confers a flowering response to vernalization by repressing meristem competence and systemic signaling in *Arabidopsis*. **Genes & Development**, Woodbury, v. 20, n. 7, p. 898-912, 2006.

SHIM, J.S; IMAIZUMI, T. Circadian clock and photoperiodic response in *Arabidopsis*: from seasonal flowering to redox homeostasis. **Biochemistry**, New York, v. 54, p. 157-170, 2015.

SHITSUKAWA, N. et al. The einkorn wheat (*Triticum monococcum*) mutant, maintained vegetative phase, is caused by a deletion in the *VRN1* gene. **Genes & Genetic System**, Tóquio, v. 82, p.167-170, 2007.

SONG, Y.H. Photoperiodic flowering: time measurement mechanisms in leaves. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 66, p. 441-464, 2015.

SORRELLS, M.E.; SIMONS, S.R. Influence of the environment on the development and adaptation of oat. In: MARSHAL, H.G; SORRELLS. **Oat Science and technology**, The American Society of Agronomy, Wisconsin, 1992. p. 115-163.

SRIKANTH, A.; SCHIMID, M. Regulation of flowering time: all roads lead to Rome. **Cellular and Molecular life Sciences**, New York, v. 68, n. 12, p. 2013-2037, 2011.

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

STEPANENKO, I.L. et al. A model of the gene network for flowering time regulation in winter wheat and barley. **Russian journal of genetics**, Moscow, v. 2, p. 319-324, 2012.

SUÁREZ-LÓPEZ, P. et al. CONSTANS mediates between the circadian clock and the control of flowering in *Arabidopsis*. **Nature**, London, v. 410, p. 1116-1120, 2001.

TÓTH, R. et al. Circadian clock – regulated expression. of phytochrome and cryptochrome genes in *Arabidopsis*. **Plant Physiology**, Oxford, v. 4, n. 127, p. 1607-1616, 2001.

TURNER, A. et al. The pseudo-response regulator *PPD-H1* provides adaptation to photoperiod in barley. **Science**, v. 310, p.1031-1034, 2005.

USDA - UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE. Programs and Services, Agricultural Statistics, Production, Supply and Distribution **Online 148 Database (PSD Online), circulars, grains**. 2014. Disponível em . Acesso em: 15 fev. 2017.

WANG, J.W. et al. miR156-Regulated *SPL* transcription factors define an endogenous flowering pathway in *Arabidopsis thaliana*. **Cell**, Cambridge, v. 138, p. 738-349, 2009.

WIGHT, C.O. et al. The identification of random amplified polymorphic DNA marker for day-length insensitivity in oat. **Genome**, Ottawa, v. 37, n. 6, p. 910-914, 1994.

WOODS, D.P. et al. PHYTOCHROME C is an essential light receptor for photoperiodic flowering in the temperate grass *Brachypodium distachyon*. **Genetics**, Rhineland, v. 198, p. 397-408, 2014.

WOODS, D.P. et al. Evolution of *VRN2/Ghd7-like* genes in vernalization-mediated repression of grass flowering. **Plant Physiology**, Glasgow, v. 170, n. 4, p. 2125-2135, 2016.

YAN, L. et al., Position cloning of the wheat vernalization gene *VRN1*. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, New York, v. 100, p. 6263-6268, 2003.

YAN, L. et al. The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of *FT*. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, New York, v. 103, p. 19561-19586, 2006

YAN, L. et al. The wheat *VRN2* gene is a flowering repressor down-regulated by vernalization. **Science**, Washington, v. 303, p. 1640-1644, 2004.

YANO, M. et al. *Hd1*, a major photoperiod sensitivity quantitative trait locus in rice, is closely related to the *Arabidopsis* flowering time gene *CONSTANS*. **The plant cell**, Rockville, v. 12, p. 2473-2484, 2012.