

5

Ecofisiologia de trigo: bases para elevado rendimento de grãos

Osmar Rodrigues
Mauro César Celaro Teixeira
Edson Roberto Costenaro
Douglas Sana

Introdução

O elevado potencial de rendimento do trigo, tão perseguido pelos fitomelhoradores, tem na sua matriz de formação a necessidade primária de entendimento dos processos de crescimento e desenvolvimento da planta. Para atingir esse objetivo, inicialmente faz-se necessário a caracterização conceitual desses dois processos. Assim, segundo Salisbury e Ross (1992), o crescimento significa aumento de tamanho, o que pode ser medido em volume ou em massa. Esse aumento de tamanho, pode ser expresso, por exemplo como: área foliar, comprimento e diâmetro do colmo. A massa, por sua vez pode ser medida em gramas.

O crescimento e a diferenciação (especialização celular) das células em tecido, órgãos e organismos é chamado de desenvolvimento. Outro termo usado para esse processo é morfogênese (do grego *morpho* que significa forma e *genesis* que significa origem). Pelo desenvolvimento (morfogênese), uma planta se forma a partir da célula ovo fertilizada. Um dos exemplos mais característicos de morfogênese em plantas

é a conversão da fase vegetativa para a fase reprodutiva (SALISBURY; ROSS, 1992).

Assim, durante o desenvolvimento, a planta de trigo apresenta, nas diferentes fases, diferentes períodos de crescimento delimitado por estádios de desenvolvimento característicos. O conhecimento dos principais processos fisiológicos e fatores externos e internos da própria planta, que podem afetar cada um desses períodos, até o final do seu ciclo, é de fundamental importância para que se possa manejá-lo no sentido de maximizar a utilização dos recursos do ambiente (água, luz, temperaturas, radiação e nutrientes) para a produção de grãos.

Desenvolvimento do trigo

O ciclo de desenvolvimento da cultura do trigo, embora seja um processo contínuo de sucessivas mudanças, pode ser dividido em três fases: vegetativa, reprodutiva e enchimento de grãos. A duração de cada subperíodo em cada fase é determinada pela interação genótipo x ambiente e delimitada pelos estádios de desenvolvimento. Assim, a adaptabilidade do trigo decorre da sua habilidade de percepção das mudanças

no ambiente (sinais do ambiente), acelerando ou retardando o seu desenvolvimento conforme a época do ano. Os principais sinais de ambiente são a temperatura e o fotoperíodo.

O desenvolvimento da planta de trigo (ontogênese) pode ser caracterizado mediante a morfologia externa da planta ou pelo grau de evolução do ápice de crescimento. As mudanças externas na morfologia da planta podem ser caracterizadas por meio dos estádios de desenvolvimento, e com esse propósito várias escalas têm sido desenvolvidas e usadas (LARGE, 1954; HAUN, 1973; ZADOCKS et al., 1974; NERSON et al., 1980; TOTTMAN; BROAD, 1987). Contudo, a marcação de um período dentro de uma fase de desenvolvimento, utilizando como “delimitador” características morfológicas genéricas, dificulta a previsão do desenvolvimento e, conseqüentemente, a adequação de estratégias de manejo, tão necessárias para maximizar a expressão produtiva desse período.

Estádios descritos genericamente como pré-afilhamento e aphilhamento, são exemplos de tais condições. Assim, dificuldades no uso desses critérios têm sido encontradas para a identificação precisa dos estádios de desenvolvimento (RODRIGUES, 2000), pois o início e o fim de determinadas fases/períodos de desenvolvimento não possuem limites precisos, ou seja, para um mesmo estágio de desenvolvimento ocorrem variações morfológicas.

Por outro lado, a observação direta do ápice de crescimento ou do desenvolvimento da espiga na planta de trigo, permite uma precisa identificação dos estádios de desenvolvimento (maiores detalhes em RODRIGUES et al., 2011a). Tal identificação é condição fundamental para o atendimento, no tempo, das demandas requeridas pa-

ra expressão quantitativa dos órgãos que estão sendo produzidos nesse período, delimitado pelos estádios de desenvolvimento.

O critério mais adequado para caracterização do desenvolvimento da planta de trigo no tempo é baseado no grau de evolução do ápice de crescimento (meristema apical), principalmente para os estádios iniciais do desenvolvimento do trigo (iniciação floral e espiguetas terminal). Isso é especialmente verdadeiro no uso de herbicidas hormonais, por exemplo, onde a aplicação deve ser feita após o estágio de “duplo anel = iniciação floral” para evitar má formação das espigas (RODRIGUES et al., 2006). Isso ocorre, porque existem períodos de desenvolvimento claramente definidos entre dois estádios, durante os quais os órgãos (folhas, aphilhos, espiguetas e grãos) são determinados. Isso pode também ajudar a explicar ou prever o efeito de estresses na produção de grãos e seus componentes, ocorridos durante o desenvolvimento do trigo. Nesse contexto, pode-se também destacar a aplicação de nitrogênio que, pela sua importância na composição do rendimento de grãos do trigo e pelo seu impacto no ambiente, deve estar disponível em quantidade e no momento em que a planta mais necessita. Atualmente, é grande o interesse na possibilidade de que a fertilização nitrogenada em trigo possa ser empregada de forma mais eficiente, com a aplicação baseada no desenvolvimento da planta e não numa escala de tempo em dias (RODRIGUES et al., 2001 e 2011a). Nesse sentido, a utilização de uma escala arbitrária utilizando delimitadores (marcadores) de fases, baseados no desenvolvimento do ápice de crescimento, pode ajudar na melhor compreensão dos efeitos dos fatores de ambiente e genéticos no desenvolvimento e composição da produção de trigo

(Figura 1). Os marcadores mais aceitos para caracterização das fases de desenvolvimento em trigo são: emergência das plântulas, iniciação floral, iniciação da espiguetas terminal e antese.

Contudo os estádios iniciais (iniciação floral, iniciação da espiguetas terminal) não podem ser identificados por uma simples observação da planta. Há necessidade de uma dissecação para visualização do ápice de crescimento por meio de instrumentação óptica. Nessa situação uma planta é escolhida ao acaso e suas folhas são removidas com auxílio de uma agulha histológica e o ápice é observado. Em condições de campo, quando o ápice não pode ser observado, avaliações baseando-se na morfologia externa, algumas vezes podem ser utilizadas. Nesse sentido, o início

do alongamento do colmo frequentemente coincide com o estágio de espiguetas terminal (RODRIGUES et al., 2011a) e pode ser identificado pela percepção do “primeiro nó” na planta.

No diagrama apresentado na Figura 1, observa-se que o desenvolvimento inicia com a retomada da atividade metabólica da semente (germinação) após a rehidratação. Esse processo, segundo Mundstock (1999), para as sementes de trigo, necessita uma temperatura mínima de 3 °C a 5,5 °C, com um ótimo entre 20 °C e 25 °C. Contudo, estudos realizados na Embrapa Trigo em 1993 e 1994, utilizando as cultivares BR 23 e BR 35 estimaram temperatura basal (temperatura abaixo da qual não ocorre desenvolvimento) de 2,1 °C para esse subperíodo (semeadura-emergência), em condições

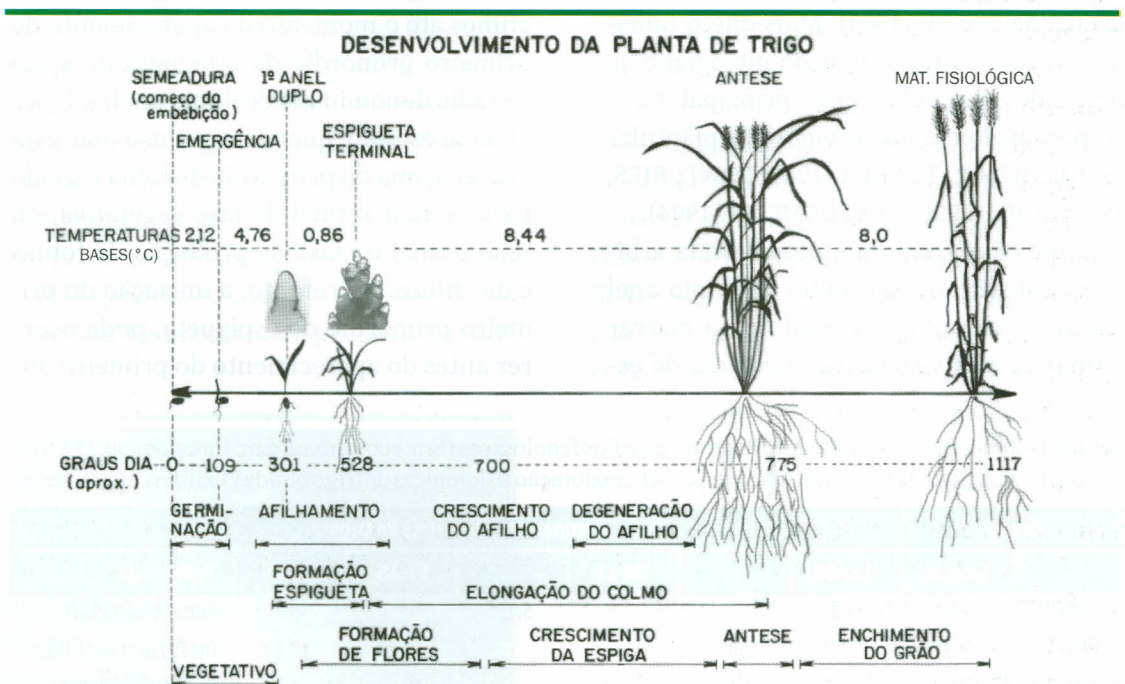


Figura 1. Diagrama de representação das fases de desenvolvimento da planta de trigo (*Triticum aestivum* L. cvs BR 23 e BR 35). Destaque para as temperaturas basais e somas térmicas nas respectivas fases de desenvolvimento.

de campo (RODRIGUES et al., 1994) (Tabela 1). Tais temperaturas basais foram também estimadas para as demais fases do desenvolvimento do trigo e são apresentadas na Tabela 1, juntamente com temperaturas basais estimadas por outros autores.

Além da temperatura, o processo de germinação e de emergência necessita de disponibilidade de água no solo, a qual se situa entre 35% a 40% do peso seco da semente. A luz e as condições nutricionais (fertilidade), por outro lado, não possuem papel importante no controle desse processo, já que as reservas necessárias para o crescimento inicial estão armazenadas no endosperma e suprem esse processo até o aparecimento da primeira folha verde. O tamanho das sementes parece ser uma condição importante para a germinação. Quanto maior a semente maior será a reserva e mais rápido o estabelecimento das plântulas (EVANS et al., 1983). Mais que o tamanho das sementes, o teor de nitrogênio, já tem sido apontado como principal fator responsável pelo maior vigor das plântulas (SCHLEHUBER; TUCKER, 1967; LOWE; RIES, 1972; MUNDSTOCK; BREDEMEIER, 1994).

Após a germinação, nessa escala arbitrária, observa-se o estágio de duplo anel (iniciação floral) que é usado para marcar o final da fase vegetativa, o estágio de es-

piqueta terminal marca o momento em que todas as espiguetas já foram iniciadas e começa o alongamento do colmo, o estágio de espigamento marcado pela extrusão completa das espigas e, finalmente, os estádios de antese e maturação. Em associação a esses marcadores, a Figura 1 mostra também, paralelamente, as somas térmicas (RODRIGUES et al., 2011a) para cada período delimitado entre dois estádios e os respectivos componentes de rendimento.

O desenvolvimento do ápice de crescimento do trigo ou meristema apical (região onde existe uma ativa divisão celular a qual inicia ou produz os “primórdios” dos vários órgãos da planta) o qual permanece pequeno em forma de uma cúpula, com cerca de 0,5 mm a 1,0 mm de comprimento, está localizado abaixo da superfície do solo após a emergência da plântula. Durante esse período, o ápice de crescimento gera folhas e afilhos até o momento do aparecimento do primeiro primórdio de espiguetas no ápice (estádio denominado de duplo anel) (Figura 2). Esse estágio, quando a gema axilar esta visível acima do primórdio de folha é usado para marcar o final da fase vegetativa, ou seja, o final da fase de produção de folhas e de afilhos. Entretanto, a iniciação do primeiro primórdio de espiguetas, pode ocorrer antes do aparecimento do primeiro du-

Tabela 1 - Temperaturas basais em diferentes estádios fenológicos (Sm: semeadura; Em: Emergência; DA: duplo anel; ET: espiguetas terminal; AN: antese; MF: maturação fisiológica) de trigo obtida por diferentes autores.

Grupo	Temperatura base (°C) de trigo							Referência
	Sm-Em	Em-DA	DA-ET	ET-AN	AN-MF			
Prim 2	2,6	3,3			5,1**		8,9	Angus et al. (1981).
Prim 3	2,8		2,0*			6,4	10,1	Del Pozzo et al. (1987).
Prim 2	4,0		4,1*			10,6	8,2	Slafer e Savin (1991).
Prim 2	2,1	4,8		0,8		8,4	8,0	Rodrigues et al. (1994).

Os números após os grupos de trigo (Prim = primavera) representam o número de genótipos usados em cada experimento.

*Representa os intervalos entre Em-ET - ** Representa os intervalos entre DA-AN.

Fonte: Adaptada de Slafer e Savin (1991).

plo anel (DELEACOLLE et al., 1989; KIRBY, 1990). Esse estágio ocorre muito cedo no ciclo da cultura, quando a planta apresenta em média 2 a 4 folhas visíveis. Contudo, tem sido observado em algumas cultivares (por exemplo BRS Tarumã) que nesse estágio a planta pode apresentar até 10 afilhos.

O estágio de duplo anel, dessa forma, caracteriza o final da fase vegetativa e o início da fase reprodutiva (RODRIGUES, 2000). Portanto, o período reprodutivo ao contrário do que muitos imaginam não inicia com a extrusão das anteras na espiga de trigo. Essa confusão decorre do fato de que a manifestação exterior do processo reprodutivo é retardada no tempo.

Durante o período caracterizado como “afilhamento”, o componente primário determinante da produção de grãos em trigo é o número de afilhos/planta. A perda desse potencial limita a capacidade dos drenos e reduz a produção de grãos. A taxa de emergência de folhas também é importante para a produção, por meio do seu efeito na iniciação de afilhos, os quais, se formados precocemente (primários), têm mais chance de produzir espigas (RODRIGUES, 2000).

Tanto a cultivar, pelas suas características genéticas, quanto o ambiente, influenciam no processo de produção de afi-

lhos. A temperatura do ar, sendo baixa, permite a emissão de um grande número de afilhos. A disponibilidade de água, nutrientes minerais e boas condições físicas de solo também favorecem o crescimento da planta, o que reflete em uma maior produção de afilhos. Entretanto, o espaçamento entre plantas é o fator de maior efeito na emissão de maior número de afilhos (MUNDSTOCK, 1999).

A partir do estágio de duplo anel, o primórdio diferencia as demais espiguetas na espiga (Figura 3), progredindo até desenvolver a última espiguetas, caracterizando o estágio de espiguetas terminal (Figura 4). Nesse estágio onde todas as espiguetas já estão iniciadas ocorre a definição do número potencial de espiguetas/espiga e o colmo inicia, claramente, sua alongação. Nesse momento, as condições de ambiente não influem sobre o número de espiguetas, mas podem afetar a quantidade de flores que se diferenciam em cada espiguetas.

Com o alongamento do colmo principal, a planta adquire porte ereto, a espiga (primórdio) eleva-se, acima da superfície do solo no nó de aphilhamento. A partir desse estágio, ocorre desenvolvimento dos órgãos florais masculinos e femininos, com a posterior meiose dos grãos de pólen. É nesse período que ocorre a diferenciação das flores.

Os componentes de rendimento que são definidos no alongamento do colmo são: número de flores, número de espigas/m² e consequentemente o potencial de rendimento de grãos (RODRIGUES, 2000).

Pouco antes de ocorrer a emergência da espiga, a inflorescência já atingiu grande tamanho e está envolta na bainha da folha bandeira. Este “entumescimento” é caracterizado pela terminologia de “emborrachamento”, coincidindo, nesta etapa, com o aparecimento externo da última

Foto: Edson Roberto Costenaro

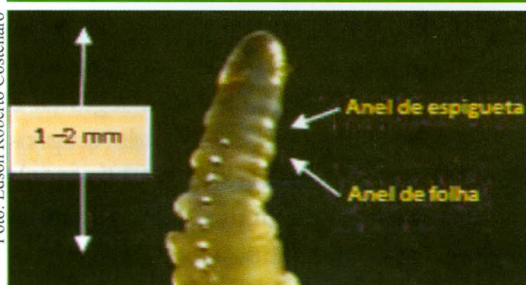


Figura 2. Ponto de crescimento do trigo, localizada abaixo da superfície do solo (estádio de desenvolvimento caracterizado como duplo anel).

Fonte: Rodrigues et al. (2011a).

Foto: Edson Roberto Costenaro

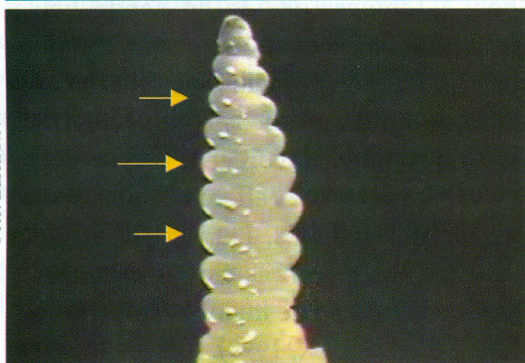


Figura 3. Estádio de desenvolvimento da espiga de trigo, onde estão sendo diferenciadas as espiguetas (as setas indicam os primórdios de espiguetas).

Foto: Edson Roberto Costenaro

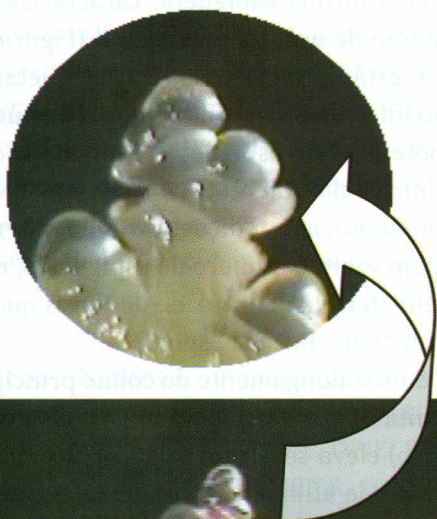


Foto: Edson Roberto Costenaro



Figura 4. Estádio de desenvolvimento da espiga de trigo, mostrando a diferenciação das espiguetas. A seta indica, com maior detalhe a diferenciação da última espigueta (estádio de espigueta terminal).

Fonte: Rodrigues et al. (2011a).

folha na planta, chamada de folha bandeira. Após esse período ocorre a extrusão da espiga, caracterizada entre os estádios de “bainha da folha bandeira engrossada” e o de “completa antese”. Cerca de sete dias após, estabelece-se o número total de espigas e ocorre a autofecundação. Posteriormente à autofecundação, ocorre a extrusão das anteras nas espiguetas, caracterizando o processo de floração (RODRIGUES, 2000). Nesse momento, de fundamental importância, inicia-se a multiplicação das células do tegumento, as quais determinarão o tamanho potencial dos grãos. O florescimento inicia no colmo principal e após nos afilhos, na mesma ordem de aparecimento. O componente do rendimento definido nesse período é o número de grãos por espiga e consequentemente o número de grãos/m² (RODRIGUES, 2000).

A fecundação é o momento mais sensível às temperaturas baixas (geadas), o que pode provocar aborto de flores, morte de pólen e necrose no último entrenó (pedúnculo), levando à morte da espiga.

Após a fecundação, inicia a fase de desenvolvimento pós-antese ou enchimento de grãos nas espiguetas centrais e progride até as basais e distais da inflorescência. A etapa de enchimento de grãos pode ser dividida em duas subetapas. A primeira é a divisão celular, em que se formam todas as células dos grãos. Essa etapa dura aproximadamente uma semana e é muito sensível às deficiências (estresses). A segunda é o enchimento das células, que dura aproximadamente 25 dias (RODRIGUES, 2000), até alcançarem o máximo acúmulo de massa seca (maturação fisiológica). Durante essa fase o embrião é formado e o meristema apical inicia o primeiro primórdio foliar.

Rodrigues et al. (1994), utilizando as cultivares BR 23 e BR 35, estimaram o perí-

odo de crescimento de grãos (antese à maturação fisiológica), sendo que este período variou entre 27 e 43 dias, o que poderia ser atribuído parcialmente às diferenças de temperaturas durante o período.

O tamanho final de grãos depende da quantidade de grãos que a espiga possui. O rendimento por espiga diminui à medida que se reduz a quantidade de grãos, o que indica limitação na capacidade dos grãos restantes para crescer mais rapidamente, ou por um período maior. É possível que isso se deva principalmente a interações hormonais nos estádios iniciais de formação dos grãos, do que a limitação no fornecimento de carboidratos (RODRIGUES et al., 2007). Contudo, a hipótese da competição por assimilados para explicar a relação negativa entre o peso de grãos e o seu número é a mais aceita (SLAFER; MIRALLES, 1993).

A taxa de desenvolvimento nessa fase de enchimento dos grãos em trigo é insensível ao fotoperíodo e vernalização, respondendo somente à temperatura *per se* (tempo térmico). Considerando que o enchimento dos grãos é mais limitado pelo tamanho dos “drenos” (SLAFER; SAVIN, 1994), então o aumento da temperatura acelera o desenvolvimento reduzindo o peso final dos grãos, mais do que o conteúdo total de proteínas (uma vez que o nitrogênio é limitado principalmente pela fonte). Assim, altas temperaturas durante o enchimento dos grãos pode reduzir a produção de grãos, aumentando o conteúdo de proteínas. Dessa forma, temperaturas moderadamente altas influenciam na qualidade da farinha, na extensibilidade, na força e no volume de massa, ao alterarem as taxas de acumulação das várias frações protéicas durante o enchimento do grão (STONE; NICOLAS, 1996).

No estágio de antese, a incidência de altas temperaturas resulta em menor ren-

dimento de grãos, não pela redução no número de grãos por unidade de área, mas sim pela variação no peso dos grãos (WARDLAW; MONCUR, 1995). Por outro lado, uma queda acentuada de temperatura nessa fase também afeta a qualidade da farinha para panificação, em consequência do decréscimo na qualidade e na quantidade do glúten (STONE et al., 1997). Porém esses efeitos negativos só se manifestam se a queda na temperatura ocorrer quando o grão ainda está imaturo, ou seja, quando a acumulação de massa seca do grão for inferior a 60% do total (POPINEAU et al., 1994; STONE et al., 1997). Uma explicação mais compreensiva sobre as bases ecofisiológicas que sustentam a “qualidade primária” do trigo, podem ser encontradas em Rodrigues e Teixeira (2010).

Fatores que afetam a duração das fases de desenvolvimento

Os principais componentes do ambiente que afetam o desenvolvimento do trigo são: a temperatura baixa (vernalização), a temperatura *per se* (para dirigir o crescimento associado com o desenvolvimento) e o fotoperíodo. Contudo, existem indicações de que outros fatores como: taxa de desenvolvimento intrínseca dos genótipos; nutrição, densidade de plantas, disponibilidade hídrica e de radiação, podem interferir nesse processo, embora com efeitos relativamente pequenos (SLAFER; RAWSON, 1994).

Temperatura

Em cada fase de desenvolvimento produzem-se folhas, espiguetas, flores e grãos, cujo número depende da duração da fase e da taxa de aparecimento do órgão (taxa de desenvolvimento). A temperatura afeta o desenvolvimento do trigo de duas maneiras

distintas. Primeiro, por meio da aceleração da taxa de desenvolvimento, encurtando a duração da fase. Esse efeito é provavelmente causado pela ativação dos sistemas enzimáticos pelo aumento da temperatura. Nessa situação, a taxa de desenvolvimento é diretamente proporcional a temperatura na faixa entre 2 °C e 26 °C. Esta relação linear (entre temperatura média e taxa de desenvolvimento) permite quantificar a duração de determinadas fases em unidades de tempo térmico (RODRIGUES et al., 2001), independentemente da temperatura de crescimento (faixa de temperatura entre a basal e ótima). O tempo termal também pode ser usado na análise do efeito de outros fatores de ambiente (fotoperíodo) na duração de diferentes fases do desenvolvimento, quando a temperatura não pode ser mantida constante, como no caso de experimentos em campo. Segundo, o desenvolvimento também pode ser afetado pela exposição da planta a um período de temperaturas do ar relativamente baixas (vernalização), a qual acelera o desenvolvimento. A temperatura na qual o efeito da vernalização é mais efetivo varia entre 0 °C e 18 °C, havendo um efeito ótimo entre 0 °C e 7 °C e um efeito decrescente entre 7 °C e 18 °C (KIRBY, 1974). O estímulo vernalizante pode ser percebido pelas sementes reidratadas, imediatamente após a semeadura. Em geral, 50 dias com efeito vernalizante são suficientes para induzir a floração, mesmo nas cultivares mais sensíveis. Um número menor de dias vernalizantes produz uma redução na velocidade de desenvolvimento, essa redução é diretamente proporcional à sensibilidade do genótipo.

Fotoperíodo

Com relação ao requerimento em horas-luz necessárias para induzir o início

da fase reprodutiva (fotoperíodo), em trigo, essa necessidade é quantitativa de dias longos. Assim, se as necessidades térmicas tiverem sido atendidas, quanto mais rapidamente forem satisfeitas as necessidades fotoperiódicas menor será a duração do período vegetativo. Em trigo, o fotoperíodo ótimo é de 20 horas; fotoperíodos menores atrasam o desenvolvimento. Esse atraso depende da sensibilidade do genótipo, havendo genótipos que respondem ao fotoperíodo e à vernalização; outros são indiferentes ou poucos exigentes e se comportam como superprecoces. As cultivares desse grupo representam a grande maioria dos trigos em cultivo no sul do Brasil, e a sua semeadura não deveria ser muito antecipada, pois podem diferenciar espigas em período com grande probabilidade de geadas. Por outro lado, os trigos de inverno, exigentes em frio, devem ser semeados em períodos de baixas temperaturas para satisfazer essa exigência, caso contrário, alongam o período vegetativo podendo, em casos extremos, não ocorrer o espigamento. Atendida essa exigência, respondem ao comprimento do dia e, se este for adequado, ocorre o alongamento e posteriormente espigam.

Com relação ao estímulo fotoperiódico, deve-se salientar, que este é percebido pelas folhas e um sinal é transmitido ao ápice de crescimento. Portanto, as plantas de trigo não respondem ao fotoperíodo antes da sua emergência. Assim, após a emergência o trigo tem a capacidade de perceber a “estação de crescimento” para posicionar sua antese quando o risco de dano pelo frio for pequeno. Dessa forma seu desenvolvimento é acelerado ou retardado, a partir da percepção dos sinais de ambiente (fotoperíodo e vernalização) se adaptando as diferentes regiões.

No Sul do Brasil, Pascale e Mota (1966), usando curvas de índice heliotérmico de

Geslin, calculada para o subperíodo emergência-espigamento, classificaram os trigos em dois grupos: semiprecozes e semitardios. Posteriormente, Mota e Goedert (1969) reclassificaram os trigos sulbrasileiros em quatro grupos: superprecozes (trigos muito precoces, indiferentes a foto e termoperíodos); precoces (trigos precoces, indiferentes ao fotoperíodo, pequena sensibilidade à vernalização); intermediários (trigos de ciclo médio, sensíveis ao fotoperíodo e insensíveis à vernalização), e tardios (trigos de ciclo longo, sensíveis ao fotoperíodo e insensíveis à vernalização). Na década de 1990, Cunha et al. (1997) empregando-se da mesma metodologia baseada no índice heliotérmico, classificaram os trigos sul-brasileiros, que a época possuíam grande expressão de cultivo.

Mais recentemente, Slafer e Whitechurch (2001) classificaram os trigos em três tipos, quanto a sua adaptação as diferentes regiões que estão em crescimento: tipos primaveris (forte sensibilidade ao fotoperíodo); tipos inverniais (forte sensibilidade à vernalização) e tipos mediterrâneos (forte sensibilidade ao fotoperíodo e ligeira sensibilidade à vernalização). Assim, os tipos primaveris adaptados a regiões muito frias, se forem semeados no inverno poderiam não produzir uma biomassa aceitável ou até mesmo não sobreviverem. Nessas condições, esse tipo é normalmente semeado na primavera e ao perceber essa estação, reduzem ou aceleram sua taxa de desenvolvimento nas semeaduras precoces e tardias, respectivamente. Dessa forma posicionam sua antese na condição de menor risco ao frio. Por outro lado, os tipos inverniais adaptados a regiões temperadas com inverno muito rigoroso, são semeados no outono com grande estação de crescimento e percebem a melhor estação para

posicionar sua antese, obrigado pela sensibilidade à vernalização, satisfeita pela estação de inverno. Assim, são expostos a baixa temperatura antes do início da sua fase reprodutiva, e não iniciam sua fase reprodutiva até que o inverno tenha sido finalizado. Finalmente os trigos do tipo mediterrâneos, adaptados as regiões temperadas com inverno moderado, tais como Austrália, Argentina, Brasil e área mediterrâneas, podem ser semeados no inverno. Esses trigos têm forte sensibilidade ao fotoperíodo e ligeira sensibilidade à vernalização, o que garante que o cultivo florescerá rapidamente após o estabelecimento de um período com baixo ou nenhum risco de frio. Nas regiões tropicais, altas temperaturas e pouca umidade são as condições predominantes, o que condiciona sua adaptação às condições de umidade disponível na estação para posicionar sua antese. Assim, os trigos não necessitam de vernalização e são normalmente insensíveis ao fotoperíodo.

Importância do período espiguet terminal - antese (ET-AN)

Dentre as fases de desenvolvimento do trigo acima citadas, um período que merece destaque, é o compreendido entre os estádios espiguet terminal e antese. Nesse período, o número de grãos/m² está sendo estabelecido e, portanto, é de extrema importância na construção do potencial de rendimento de grãos da cultura do trigo. Estudos na década de 1990 na Embrapa Trigo, utilizando uma série cronológica de cultivares de trigo, que obtiveram aumentos significativos no rendimento de grãos na sua evolução, revelaram a importância da duração do período de alongamento do colmo (estádios de espiguet terminal - antese) na determinação do rendimento de

grãos das cultivares lançadas entre 1940 a 1992 (Figura 5) no Sul do Brasil (RODRIGUES et al., 2007). Tais resultados explicam porque o número de grãos/m² foi o componente de rendimento mais associado com a evolução do rendimento de grãos, nesse estudo. Finalmente, esse período (espiguetas terminal - antese) tem sido apontado como o mais importante para determinação do número de grãos e rendimento (FISCHER, 1985; KIRBY, 1988; SLAFER et al., 1994; MIRALLES; SLAFER, 1999). Entretanto, apesar do reconhecimento da importância desse período, pouca discussão tem sido apresentada a respeito do grau em que a duração diferencial desse período, pode contribuir como estratégia para o aumento do potencial de rendimento de grãos de trigo. Contudo, esse contexto ganhou mais recentemente muita atenção, principalmente quando vários trabalhos têm sido publicados mostrando claramente que a modificação da duração desse período particular do ciclo do trigo, pode ser crítica para o aumento no número de grãos e para a produção (MIRALLES et al., 2000; SLAFER et al., 2001; SLAFER,

2003; GONZALEZ et al., 2003b, 2005a, 2005b; WHITECHURCH et al., 2007).

Estes estudos têm permitido compreender que tão importantes quanto os critérios específicos de seleção, tão desejados pelos fitomelhoristas, é o conhecimento e a definição de períodos no ciclo de desenvolvimento da planta de trigo, críticos para o rendimento de grãos. O conhecimento das causas de variações desse período crítico, bem como os processos de crescimento que os produzem, são importantes ferramentas de manejo para a máxima expressão do potencial de rendimento de grãos dessa cultura.

Ainda em estudo na Embrapa Trigo, observou-se que a evolução do rendimento de grãos nas condições do sul do Brasil, esteve associada significativamente com o número de grãos e não com o peso do grão (figuras 6 e 7). Assim, a capacidade fotossintética do trigo em fornecer assimilado para o crescimento dos grãos parece ser suficiente (SAVIN; SLAFER, 1991; SLAFER; SAVIN, 1994; MIRALLES; SLAFER, 1995; RICHARDS, 1996), corroborando com a importância fundamental do número de grãos para evolução do rendimento de grãos. Esse componente, determinado no período espiguetas terminal - antese, tem sido descrito como de particular importância para produção de grãos (FISCHER, 1975, 1985), uma vez que nesse período é determinado o número de flores férteis e conseqüentemente, o estabelecimento do número potencial de grãos por área. Resultados apontando a importância desse período, apoiam-se também na contribuição do peso da espiga na antese (Figura 8), onde a maior partição de matéria seca à espiga, favorece o estabelecimento de um maior número de grãos (SIDDIQUE et al., 1989; SLAFER; ANDRADE, 1993).

Por outro lado, Slafer et al. (1999), apontam que a característica de partição

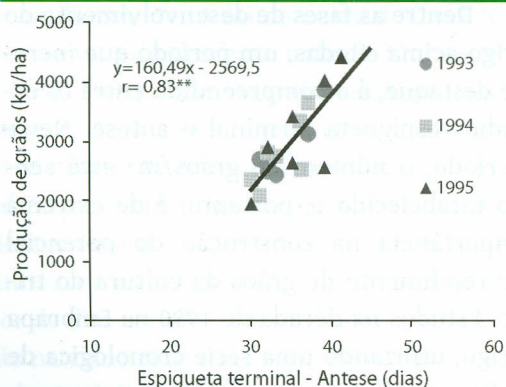


Figura 5. Associação entre a duração do período entre os estádios de espiguetas terminal e antese na evolução do rendimento de grãos de cultivares de trigo lançadas para cultivo entre os anos de 1940 a 1992.

Fonte: Rodrigues et al. (2007).

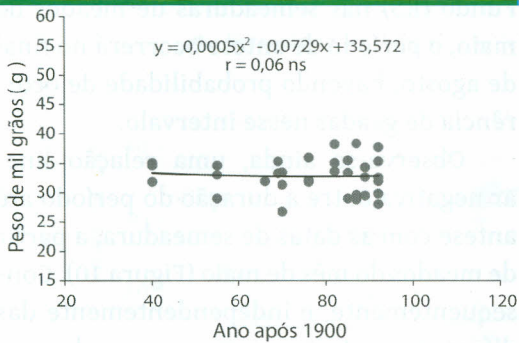


Figura 6. Evolução do peso do grão (expresso em peso de mil grãos) de cultivares de trigo disponibilizadas para cultivo no Sul do Brasil, entre os anos de 1940 e 1992. Embrapa Trigo, Passo Fundo, RS.

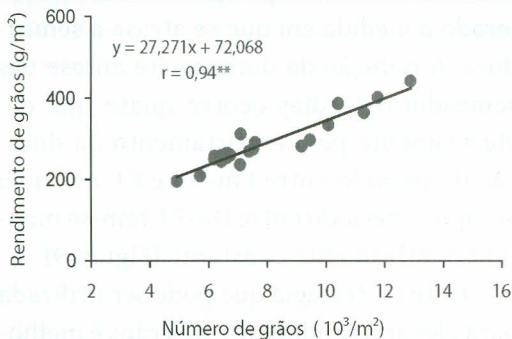


Figura 7. Associação entre rendimento de grãos e número de grãos/m² de cultivares de trigo disponibilizadas para cultivo no Sul do Brasil entre os anos de 1940 e 1992.

Fonte: Rodrigues et al. (2007).

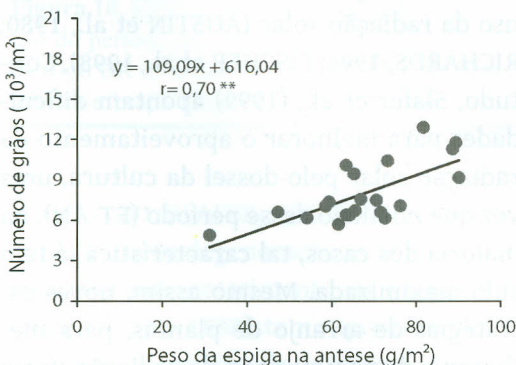


Figura 8. Associação entre o número de grãos/m² e peso da espiga na antese de cultivares de trigo disponibilizadas para cultivo no Sul do Brasil, entre os anos de 1940 e 1992. Embrapa Trigo, Passo Fundo-RS.

Fonte: Rodrigues (2000).

quando usada nos programas de melhoramento, não se constitui numa alternativa viável para aumento do rendimento de grãos. Assim, há necessidade de buscar-se outras estratégias para maior acúmulo de massa seca durante o período de crescimento da espiga (espiguetas terminal - antese), para aumentar o número de grãos por área. Nesse sentido, e com base na evolução do rendimento de grãos ocorrida nas últimas décadas no Sul do Brasil, estratégias devem ser buscadas para maximizar essa fase crítica (espiguetas terminal - antese) no sentido de aumentar a disponibilidade de recursos (orgânicos, inorgânicos, diretos ou indiretos) para sustentar o estabelecimento do maior número de grãos e consequentemente, o maior rendimento de grãos.

Estratégias para maximizar a produção no período espiguetas terminal - antese (ET-AN)

Considerando que existe um período no desenvolvimento na planta de trigo mais importante para a produção de grãos, torna-se necessário a marcação desse momento no tempo, para que seja possível disponibilizar, em tempo real, recursos do ambiente e esforços da pesquisa para maximizar sua produção. Nesse sentido, a utilização de “marcadores” dessa fase (ET-AN) torna-se imprescindível, dada a possibilidade de existência de cultivares de mesmo ciclo total (emergência à maturação) com duração do período entre a espiguetas terminal à antese diferentes e, portanto potencial de rendimento de grãos diferentes. Para explicações mais detalhadas sugere-se consultar Rodrigues et al. (2011a, 2011b).

Outra possível estratégia diz respeito à distribuição temporal da cultura. Nesta, o período crítico (ET-AN) deveria ser lo-

calizado na melhor condição de ambiente para maximizar o aproveitamento da radiação e da temperatura. A escolha da época de semeadura, permitindo que esse período (ET-AN) se localize em temperaturas mais amenas oportunizaria o aumento na sua duração, resultando em maior acumulação de biomassa pela espiga e, em decorrência, aumento no número de grãos pelo decréscimo na mortalidade de flores e de afilhos. Dessa forma, manipulando a duração desse período, pode-se adequar melhor as cultivares de trigo em ambientes específicos (adaptação). Informações que permitem a adequação da duração do período entre semeadura - antese, na melhor condição de tempo em um ambiente específico, em que pese o diferente período em questão, é exemplo de tal possibilidade (FLOOD; HALLORAN, 1986). Nesse sentido, estudos desenvolvidos na Embrapa Trigo, evidenciam que em semeaduras no mês de maio, em que a temperatura média do ar é maior do que nos meses de junho e julho (Passo Fundo, RS), ocorre encurtamento da fase vegetativa, colocando o período de formação de espiguetas (DA-ET) nos meses de temperatura do ar mais reduzidas (junho e julho), proporcionando o alongamento desse subperíodo. Adicionalmente, aumenta-se também o período de crescimento da espiga (ET-AN), decorrente também dessa antecipação do crescimento em temperaturas mais baixas, o que pode contribuir significativamente para elevar o potencial de rendimento, por meio do aumento da disponibilidade de assimilados para a determinação do número de espiguetas e do crescimento da espiga (períodos críticos) (Figura 9). Dessa forma, as semeaduras antecipadas, em que pese possuírem maior risco a estresses de ambiente (geadas), têm maior potencial de produção. Em Passo

Fundo (RS) nas semeaduras de meados de maio, o período de antese ocorrerá no final de agosto, havendo probabilidade de ocorrência de geadas nesse intervalo.

Observa-se ainda, uma relação linear negativa entre a duração do período até antese com as datas de semeadura, a partir de meados do mês de maio (Figura 10). Consequentemente, e independentemente das diferenças no tempo entre as semeaduras, a antese desses cultivares ocorreram em datas similares devido a convergência do desenvolvimento (HAY; KIRBY, 1991); isto é, o desenvolvimento progressivamente acelerado à medida em que se atrasa a semeadura. A redução da duração até antese nas semeaduras tardias ocorre quase que exclusivamente pelo encurtamento da duração do período entre Em-DA e ET-AN, uma vez que o período entre DA-ET tem-se mantido relativamente constante (Figura 9).

Outra estratégia que pode ser utilizada para elevar o rendimento de grãos é melhorar o aproveitamento da radiação solar nesse período. Seja pela melhor distribuição da radiação solar dentro da cultura (ARAUS et al., 1993; SLAFER et al., 1994; CALDERINI et al., 1997) ou pelo aumento da eficiência de uso da radiação solar (AUSTIN et al., 1980; RICHARDS, 1996; FISCHER et al., 1998). Contudo, Slafer et al., (1999) apontam dificuldades para melhorar o aproveitamento da radiação solar pelo dossel da cultura, uma vez que no início desse período (ET-AN), na maioria dos casos, tal característica já tem sido maximizada. Mesmo assim, novas estratégias de arranjo de plantas, para melhorar a disponibilidade de radiação nesse período do ciclo de desenvolvimento, devem ser perseguidas pela pesquisa.

A associação positiva entre peso seco da espiga na antese e número de flores férteis (FISCHER; STOCKMAN, 1980; BROOKING;

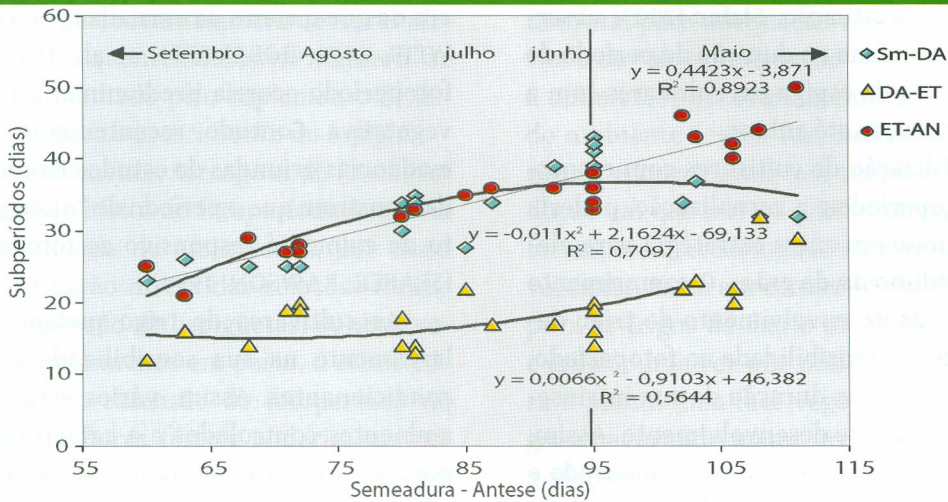


Figura 9. Relação do tempo de duração entre a sementeira e a antese com subperíodos (Sm = sementeira; DA = duplo anel; ET = espiguetas terminal e AN = antese) nas cultivares de trigo BR 23 e BR 35 (1992, 1993 e 1994). Embrapa Trigo, Passo Fundo, RS.

Fonte: Rodrigues et al. (2011b).

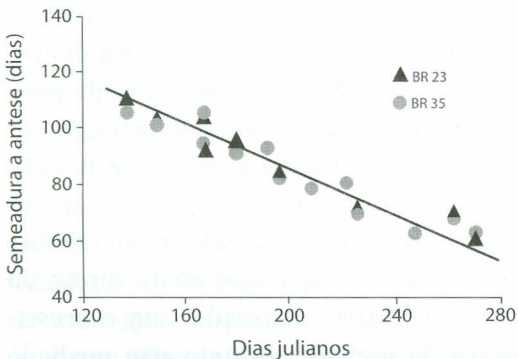


Figura 10. Efeito da época de sementeira na duração do período sementeira a antese nas cultivares de trigo BR 23 e BR 35 nos anos de 1992, 1993 e 1994. Embrapa Trigo, Passo Fundo, RS.

KIRBY, 1981; SLAFER; ANDRADE, 1993), bem como a maior degeneração de flores com o concomitante crescimento da espiga e do colmo (KIRBY, 1988), tem suportado a hipótese de que a produção de trigo pode ser limitada pela disponibilidade de assimilados para o crescimento da espiga. Nesse sentido, estudos que permitam melhor compreensão do processo de disponibilização de assimilados para o crescimento da espiga

(ET-AN) e fertilização das flores, podem ajudar a melhorar a produção de trigo. Desse modo, duas possibilidades têm sido discutidas: a) elevação da taxa de crescimento da cultura nesse subperíodo e b) aumento da duração desse período, mantendo a mesma taxa de crescimento.

O aumento da duração do período de alongamento do colmo ou mais especificamente, quando ocorre o rápido crescimento da espiga, para aumentar o peso da espiga e conseqüentemente o número de grãos, tem sido apontado (SLAFER et al., 1996; MIRALLES et al., 2000; SLAFER et al., 2001; SLAFER, 2003; MIRALLES; SLAFER, 2007), como estratégia para manipular a taxa de desenvolvimento desse período crítico. Nesse sentido, Miralles e Slafer (2007) apresentam uma alternativa de aumento de peso da espiga na antese e conseqüentemente do número de grãos/m² por meio do aumento do período de alongamento do colmo em cultivares hipotéticos com similar duração (tempo) até a antese (Figura 11), condição essa desejada pelos fitomelhora-

dores. Nessa situação, Slafer (2003) observou variabilidade na duração do período de crescimento da espiga em cultivares com a mesma duração até antese.

A utilização de cultivares com resposta ao fotoperíodo e a vernalização, poderia constituir-se em outra estratégia para elevar o rendimento de grãos. O comprimento das fases de desenvolvimento do trigo depende da sua sensibilidade ao fotoperíodo, vernalização e da duração da sua intrínseca “fase basal” de desenvolvimento. Assim, o conhecimento do efeito do fotoperíodo e da vernalização no final da fase reprodutiva do trigo, poderia representar uma estratégia viável para alongar sua duração.

Estudos de vernalização e de fotoperíodo durante esses períodos críticos não mereceram grande atenção no passado, uma vez que o pensamento corrente na época

era de que o efeito da vernalização (HALSE; WEIR, 1970; ROBERTSON et al., 1996) e do fotoperíodo ocorria predominante na fase vegetativa. Contudo, recentemente várias evidências oriundas de estudos fisiológicos demonstram que o período de “alongamento do colmo” é responsivo ao fotoperíodo (SLAFER; RAWSON, 1994).

As cultivares de trigo podem variar largamente na sua sensibilidade a esses condicionantes. Assim, vários estudos em ambientes controlados e a campo têm suportado a ideia geral da utilização da sensibilidade ao fotoperíodo para aumentar a duração do período de alongamento do colmo e, conseqüentemente, aumentar o peso seco da espiga na antese e a produção de grãos (MIRALLES et al., 2000; SLAFER et al., 2001; GONZALES et al., 2003a, 2003b, 2005a, 2005b). Nesse sentido, o aumento do peso seco da espiga na antese, tem sido positivamente associado com o número de flores férteis na espiga e grãos (MIRALLES et al., 2000; GONZALEZ et al., 2003b). Apesar dessa forte relação, Gonzalez et al. (2003a), observaram um aparente efeito direto do fotoperíodo (não associado com o crescimento da espiga), portanto não mediado pela disponibilidade de assimilados, no aumento do número de flores férteis e grãos. Nesse estudo, ainda observaram o efeito direto do fotoperíodo na degeneração de flores, sugerindo que a morte de flores pode ser fortemente determinada pelos processos de desenvolvimento floral e não pela disponibilidade de assimilados. Mais tarde, utilizando uma cultivar de trigo com grande sensibilidade no período de alongamento do colmo ao fotoperíodo e insensível a vernalização, Gonzalez et al. (2005a), estudaram, de maneira mais direta, a interação entre fotoperíodo e disponibilidade de assimilados e concluíram que o efeito princi-

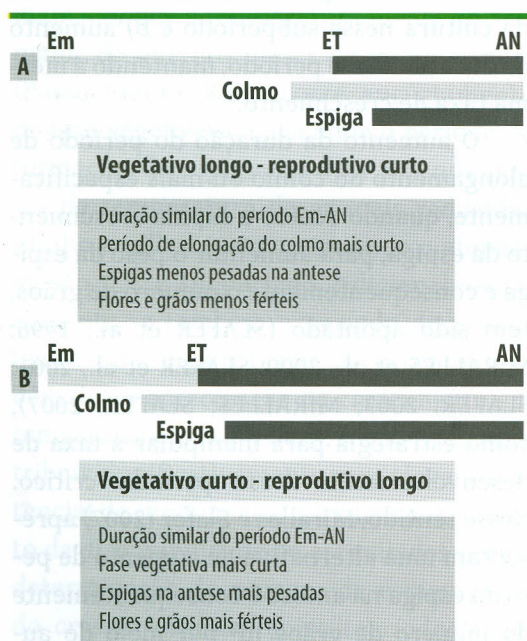


Figura 11. Variabilidade na duração do período de crescimento da espiga em cultivares com a mesma duração até antese.

Fonte: Adaptada de Miralles e Slafer (2007).

pal do fotoperíodo no número de flores férteis e, conseqüentemente, no número de grãos, foi mediado pelo suplemento de assimilados para o crescimento da espiga.

Recentemente, Serrago et al. (2008) estudaram a o efeito do fotoperíodo longo na disponibilidade de assimilados, por meio da modificação direta das relações fonte/dreno (remoção de espiguetas) e, observaram que pelo menos em parte, o efeito de trimental da extensão do fotoperíodo no número de flores férteis poderia ser mediado por mudanças no suplemento de assimilados para o desenvolvimento das flores. Assim, não está suficientemente claro se o efeito do fotoperíodo no aumento do número de flores férteis e grãos é mediado pelo suplemento de assimilados para o crescimento da espiga ou pelo efeito direto do fotoperíodo, independente do suplemento de assimilados.

Nesse sentido, estudos submetendo o trigo a diferentes fotoperíodos durante a fase reprodutiva, para verificar a possibilidade de utilização de tal ferramenta (sensibilidade ao fotoperíodo) para aumentar a duração do período ET-AN na busca de maior número de grãos (flores férteis) e rendimento, se constitui em estratégia a ser perseguida pelo melhoramento genético nas condições de ambiente do Sul do Brasil.

Por outro lado, a vernalização tem sido apontada pelo seu efeito na duração da fase vegetativa (ROBERTSON et al., 1996), na duração do período de diferenciação das espiguetas (SLAFER; RAWSON, 1994) e, em algumas situações extremas (GONZALEZ et al., 2003a), também na duração do período de alongamento do colmo. Independente do efeito da vernalização na fase vegetativa e/ou reprodutiva, esta variável (vernalização) pode constituir-se em estratégia

indireta, para adequação no tempo do período de “alongamento do colmo”, visando a um melhor aproveitamento dos recursos do ambiente (água, luz, radiação, temperatura e nutrientes) nos sistemas de produção em que o trigo participa. Da mesma forma, essa sensibilidade na fase vegetativa, constitui-se em estratégia fundamental para os trigos de duplo propósito (pastejo e grãos), uma vez que poderia garantir para a planta uma fase vegetativa mais longa, assegurando maior produção de folhas e afillhos, principalmente em regiões sujeitas a estresses causados por temperaturas elevadas no início do ciclo de desenvolvimento da cultura.

Finalmente, a interação do fotoperíodo e vernalização no período de “alongamento do colmo”, tem sido pouco estudada e poderá também, constituir-se em possível estratégia para aumentar o número de grãos por área e rendimento.

Ainda dentro desse período, mais especificamente próximo à antese, tem-se observado (WARDLAW, 1994; CALDERINI et al., 1999a, 1999b; CALDERINI; REYNOLDS, 2000) que o crescimento dos carpelos, pode influenciar o posterior crescimento dos grãos. Portanto, reforçando ainda mais a importância desse período (pré-antese) para o crescimento dos grãos, que tem sido frequentemente estudado em pós-antese. Wardlaw (1994), mostrou que a temperatura em pré-antese pode modificar o peso de grãos de trigo. Contudo, Calderini et al. (1999a, 1999b) demonstraram que temperaturas do ar elevadas entre a extrusão da espiga e a antese, poderiam afetar o peso dos grãos de trigo numa proporção semelhante a um estresse de temperatura elevada ocorrido durante o enchimento de grãos. Ainda, Calderini et al. (2001) observaram que a temperatura entre o espigamento e

antese foi estreitamente relacionada com o peso de grãos (Figura 12), provavelmente como consequência do efeito da temperatura no crescimento do carpelo, ou seja, poucos dias antes da antese. No estudo, sugerem que a determinação do peso do grão em trigo é particularmente sensível a fatores genéticos e de ambiente durante as fases de divisão e crescimento celular endospermático e de crescimento do carpelo (quando o carpelo está se tornando pericarpo do grão) (CALDERINI et al., 2001).

Variabilidade para a duração do período espiguetta terminal – antese (ET-AN)

Uma das possíveis maneiras para aumentar a acumulação de matéria seca na espiga é por meio do aumento na duração do período de alongamento do colmo, com a concomitante redução na duração dos períodos anteriores (SLAFER et al., 1996; ARAUS et al., 2002; MIRALLES; SLAFER, 2007), mantendo a duração até a antese constante (fase vegetativa + fase re-

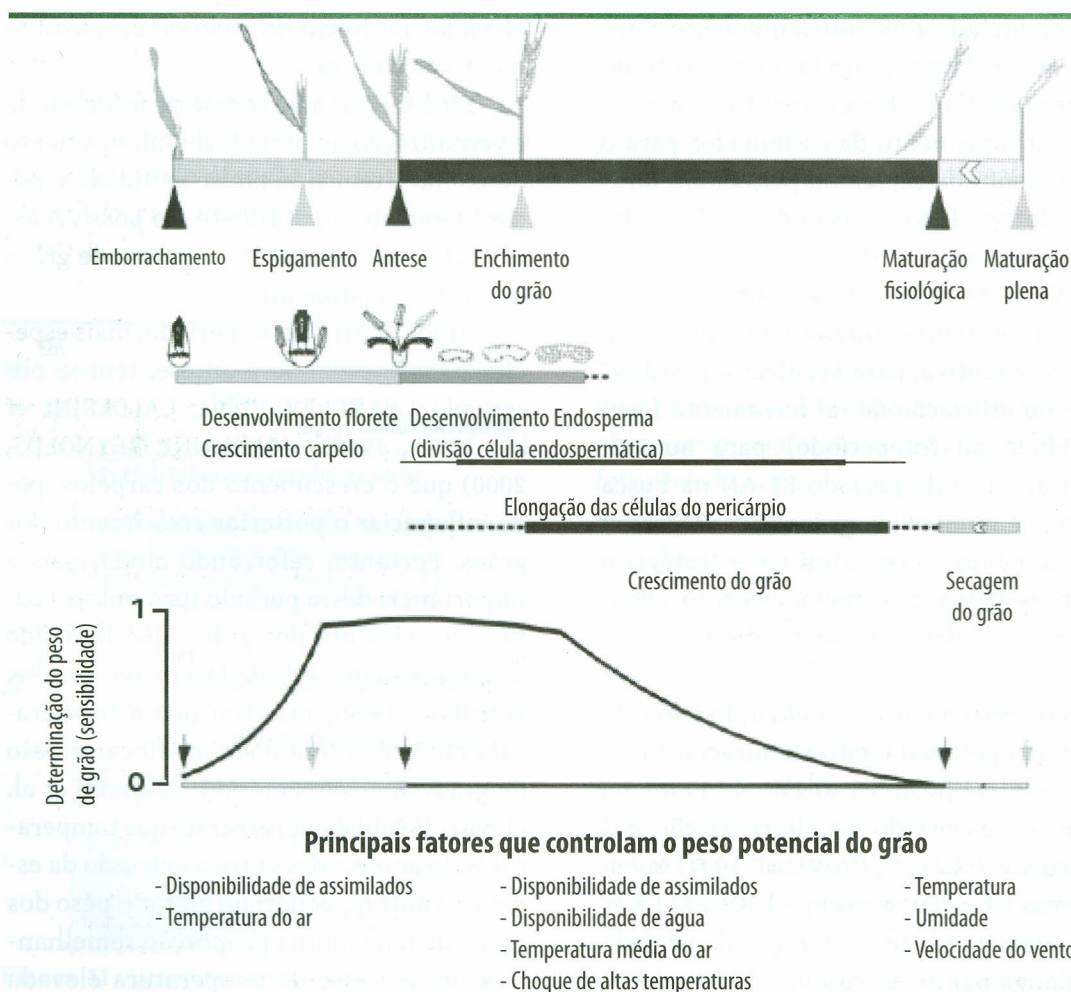


Figura 12. Diagrama esquemático da determinação do peso do grão em trigo entre o emborrachamento e a colheita.

Fonte: Adaptada de Calderini et al. (2001).

produtiva). Esta possibilidade também tem sido sugerida por Halloran e Pennel (1982) e confirmada por Whitechurch e Slafer (2001, 2002). Para utilização dessa possibilidade Kirby et al. (1999) e Gonzalez et al. (2003b) têm apresentado evidências de variabilidade genética para duração do período de alongamento do colmo.

Embora alguns modelos assumam que a duração do período “primeiro nó visível-antese” seria somente sensível à temperatura (RITCHIE; OTTER, 1985), vários trabalhos recentes apontam também a influência do fotoperíodo, independentemente de qualquer resposta em etapas anteriores (MIRALLES; RICHARDS, 2000; GONZALEZ et al., 2002; WHITECHURCH et al., 2007). Confirmando, desta forma, a hipótese de interdependência das fases vegetativa e reprodutiva quanto à resposta ao fotoperíodo, inicialmente sugerida por Halloran e Pennel (1982).

Estudos desenvolvidos com as cultivares ProINTA Bonaerense Alazan, Klein Estrella, ProINTA Puntal e Queaca Nanihue, apontam variabilidade na duração do período entre o “primeiro nó visível - antese” relacionada a diferentes sensibilidades ao fotoperíodo (WHITECHURCH et al., 2007), ao passo que diferenças nas fases anteriores estavam relacionadas à sensibilidade ao fotoperíodo (por meio de diferença de sensibilidade da fase seguinte) e vernalização. Portanto, esses caracteres podem ser manipulados no sentido de alterar a duração relativa da fase vegetativa e reprodutiva dentro de um determinado comprimento de ciclo até antese. Para a efetiva utilização dessa possibilidade, será necessário o entendimento da base genética da sensibilidade ao fotoperíodo, durante o período de alongamento do colmo. Nesse sentido, Reynolds et al. (2009) discutem várias possibilidades.

Referências

- ANGUS, J. F.; CUNNINGHAM, R. B.; MONCUR, M. W.; MACKENZIE, D. H. Phasic development in field crops. 1. Thermal response in the seedling phase. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 3, p. 365-378, 1981.
- ARAUS, J. L.; REYNOLDS, M. P.; ACEVEDO, E. Leaf posture, grain-yield, growth, leaf structure and carbon-isotope discrimination in wheat. **Crop Science**, Madison, v. 33, n. 6, p. 1273-1279, 1993.
- ARAUS, J. L.; SLAFER, G. A.; REYNOLDS, M. P.; ROYO, C. Plant breeding and drought in C-3 cereals: What should we breed for? **Annals of Botany**, London, v. 89, n. 7, p. 925-949, 2002.
- AUSTIN, R. B.; BINGHAM, J.; BLACKWELL, R. D.; EVANS, L. T.; FORD, M. A.; MORGAN, C. L.; TAYLOR, M. Genetic improvements in winter wheat yield since 1900 and associated physiological changes. **Journal Agricultural Science**, Cambridge, v. 94, n. 3, p. 675-689, 1980.
- BROOKING, I. R.; KIRBY, E. J. M. Interrelationships between stem and ear development in winter wheat: the effect of Norin 10 dwarfing gene, Gai/rht2. **Journal Agricultural Science**, Cambridge, v. 97, n. 2, p. 373-381, 1981.
- CALDERINI, D. F.; ABELEDO, L. G.; SAVIN, R.; SLAFER, G. Effect of temperature and carpel size during pre-anthesis on potential grain weight in wheat. **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 132, n. 4, p. 453-459, 1999a.
- CALDERINI, D. F.; ABELEDO, L. G.; SAVIN, R.; SLAFER, G. A. Final grain weight in wheat as affected by short periods of high temperature during pre- and post-anthesis under field conditions. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 26, n. 5, p. 453-458, 1999b.
- CALDERINI, D. F.; DRECCER, M. F.; SLAFER, G. A. Consequences of breeding on biomass, radiation interception and radiation use efficiency in wheat. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 52, n. 3, p. 271-281, 1997.
- CALDERINI, D. F.; REYNOLDS, M. P. Changes in grain weight as a consequence of de-graining treatments at pre- and post-anthesis in synthetic hexaploid lines

- of wheat (*Triticum durum* x *T-tauschii*). **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 27, n. 3, p. 183-191, 2000.
- CALDERINI, D. F.; SAVIN, R.; ABELEDO, L. G.; REYNOLDS, M. P.; SLAFER, G. A. The importance of the period immediately preceding anthesis for grain weight determination in wheat. **Euphytica**, Wageningen, v. 119, n. 1/2, p. 199-204, 2001.
- CUNHA, G. R.; SCHEEREN, P. L.; RODRIGUES, O.; DEL LUCA, L. J. A.; FIORINI, M. C.; SILVA, C. F. L. Bioclimatologia de trigos sul-brasileiros. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, Santa Maria, v. 5, n. 2, p. 195-198, 1997.
- DELEACOLLE, R.; HAY, R. K. M.; GUEA, M.; PLUCHARD, P.; VARLET, G. C. A method for describing the progress of apical development in wheat based on the time-course of organogenesis. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 21, n. 2, p. 147-160, 1989.
- DEL POZZO, A. H.; GARCIA-HUIDOBRO, J.; NOVOA, R.; VILLASECA, S. Relationship of base temperature to development of spring wheat. **Experimental Agriculture**, London, v. 23, n. 1, p. 21-30, 1987.
- EVANS, L. T.; WARDLAW, I. F.; FISCHER, R. A. Trigo. In: EVANS, L. T. **Fisiologia de los cultivos**. Buenos Aires: Hemisfério Sur, 1983. p. 113-164.
- FISCHER, R. A. Number of kernels in wheat crops and influence of solar radiation and temperature. **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 105, n. 2, p. 447-461, 1985.
- FISCHER, R. A. Yield potential in a dwarf wheat and the effect of shading. **Crop Science**, Madison, v. 15, n. 5, p. 607-613, 1975.
- FISCHER, R. A.; REES, D.; SAYRE, K. D.; LU, Z.; CONDON, A. G.; SAAVEDRA, A. L. Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance, higher photosynthetic rate and cooler canopies. **Crop Science**, Madison, v. 38, n. 6, p. 1467-1475, 1998.
- FISCHER, R. A.; STOCKMAN, Y. M. Kernel number per spike in wheat: responses to preanthesis shading. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 7, n. 2, p. 169-180, 1980.
- FLOOD, R. G.; HALLORAN, G. M. Genetic and Physiology of vernalization response on development and growth in wheat. **Advances in Agronomy**, New York, v. 39, p. 87-125, 1986.
- GONZALEZ, F. G.; SLAFER, G. A.; MIRALLES, D. J. Floret development and spike growth as affected by photoperiod during stem elongation in wheat. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 81, n. 1, p. 29-38, 2003a.
- GONZALEZ, F. G.; SLAFER, G. A.; MIRALLES, D. J. Grain and floret number in response to photoperiod during stem elongation in fully and slightly vernalized wheat. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 81, n. 1, p. 17-27, 2003b.
- GONZALEZ, F. G.; SLAFER, G. A.; MIRALLES, D. J. Phoperiod during stem elongation in wheat: is its impact on fertile floret and grain number determination similar to that of radiation? **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 32, n. 3, p. 181-188, 2005a.
- GONZALEZ, F. G.; SLAFER, G. A.; MIRALLES, D. J. Pre-anthesis development and number of fertile florets in wheat as affected by photoperiod sensitivity genes Ppd-D1 and Ppd-B1. **Euphytica**, Wageningen, v. 146, n. 3, p. 253-269, 2005b.
- GONZALEZ, F. G.; SLAFER, G. A.; MIRALLES, D. J. Vernalization and photoperiod responses in wheat pre-flowering reproductive phases. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 74, n. 2/3, p. 183-195, 2002.
- HALLORAN, G. M.; PENNELL, A. L. Duration and rate of development phases in wheat in two environments. **Annals of Botany**, London, v. 49, n. 1, p. 115-121, 1982.
- HALSE, N. J.; WEIR, R. N. Effects of vernalization, photoperiod and temperature on phenological development and spikelet number of Australian wheat. **Australian Journal Agricultural Research**, Victoria, v. 21, n. 3, p. 383-393, 1970.
- HAUN, J. R. Visual quantification of wheat development. **Agronomy Journal**, Madison, v. 65, n. 1, p. 116-119, 1973.
- HAY, R. K. M.; KIRBY, E. J. M. Convergence and synchrony-a review of the coordination of development in wheat. **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v. 42, n. 5, p. 661-700, 1991.
- KIRBY, E. J. M. Analysis of leaf, stem and ear growth in wheat from terminal spikelet stage to anthesis. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 18, n. 2/3, p. 127-140, 1988.
- KIRBY, E. J. M. Co-ordination of leaf emergence and leaf and spikelet primordium initiation in wheat. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 25, n. 3/4, p. 253-264, 1990.
- KIRBY, E. J. M. Ear development in spring wheat. **The Journal of Agricultural Science**, v. 82, p. 437-44, 1974.
- KIRBY, E. J. M.; SPINK, J. H.; FROST, D. L.; SYLVESTER-BRADLEY, R.; SCOTT, R. K.; FOULKES, M. J.; CLARE, R. W.; EVANS, E. J. A study of wheat development in the field: analysis by phases. **European Journal of Agronomy**, Cambridge, v. 11, n. 1, p. 63-82, 1999.
- LARGE, E. C. Growth stages in cereals. **Plant Pathology**, London, v. 3, n. 4, p. 128-129, 1954.
- LOWE, L. B.; RIES, S. K. Effects of environmental the relation between seed protein and seedling vigor in wheat. **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, v. 52, n. 2, p. 157-164, 1972.
- MIRALLES, D. J.; RICHARDS, R. A. Responses of leaf and tiller emergence and primordium initiation in wheat

- and barley to interchanged photoperiod. **Annals of Botany**, London, v. 85, n. 5, p. 655-663, 2000.
- MIRALLES, D. J.; RICHARDS, R. A.; SLAFER, G. A. Duration of the stem elongation period influences the number of fertile florets in wheat and barley. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 27, n. 10, p. 931-940, 2000.
- MIRALLES, D. J.; SLAFER, G. A. Individual grains weight responses to genetic reduction in culm length in wheat as affected by source-sink manipulation. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 43, n. 2/3, p. 55-66, 1995.
- MIRALLES, D. J.; SLAFER, G. A. Sink limitations to yield in wheat: how could it be reduced? **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 145, n. 2, p. 139-149, 2007.
- MIRALLES, D. J.; SLAFER, G. A. Wheat development. In: SATORRE, E. H.; SLAFER, G. A. (Ed.). **Wheat: ecology and physiology of yield determination**. Binghamton: Haworth Press, 1999. p. 503.
- MOTA, F. S.; GOEDERT, C. O. Características bioclimáticas dos trigos sul-brasileiros. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 4, p. 79-87, 1969.
- MUNDSTOCK, C. M. **Planejamento e manejo integrado da lavoura de trigo**. Porto Alegre: Ed. Autor, 1999. 228 p.
- MUNDSTOCK, C. M.; BREDEMEIER, C. Época de aplicação de nitrogênio em trigo: resposta dos componentes do rendimento. In: REUNIÃO NACIONAL DE PESQUISA DE TRIGO, 17., 1994, Passo Fundo. **Anais...** Passo Fundo: EMBRAPA-CNPT, 1994. p. 215-216.
- NERSON, H.; SIBONY, M.; PINTHUS, J. M. A scale for the assessment of the developmental stage of the wheat spike. **Annals of Botany**, London, v. 45, n. 2, p. 203-204, 1980.
- PASCALE, A. J.; MOTA, F. S. Aspectos bioclimáticos da cultura do trigo no Rio Grande do Sul. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 1, p. 123-140, 1966.
- POPINEAU, Y.; CORNEC, M.; LEFEBVRE, J.; MARCHYLO, B. Influence of high Mr glutenin subunits on glutenin polymers and rheological properties of glutens and gluten subfraction of near-isogenic lines of wheat Sicco. **Journal of Cereal Science**, London, v. 19, p. 231-241, 1994.
- REYNOLDS, M.; FOULKES, M. J.; SLAFER, G. A.; BERRY, P.; PARRY, M. A. J.; SNAPE, J. W.; ANGUS, W. J. Raising yield potential in wheat. **Journal Experimental Botany**, London, v. 60, n. 7, p. 1899-1918, 2009.
- RICHARDS, R. A. Increasing yield potential in wheat-source and sink limitation. In: REYNOLDS, M. P.; RAJARAM, S.; MCAB, A. (Ed.). **Increasing yield potential in wheat: breaking the barriers**. Mexico, DF: CIMMYT, 1996. p. 134-149.
- RITCHIE, J. T.; OTTER, S. Description and performance of CERES – Wheat: a user-oriented wheat yield model. In: WILLIS, W. O. (Ed.). **ARS Wheat Yield Project**. Washington: Agricultural Research Service, 1985. p. 159-176.
- ROBERTSON, M. J.; BROCKING, I. R.; RITCHIE, T. J. Temperature response of vernalization in wheat: modeling the effect on the final number of main stem leaves. **Annals of Botany**, London, v. 78, n. 4, p. 371-381, 1996.
- RODRIGUES, O. Manejo de trigo: bases ecofisiológicas. In: CUNHA, G. R. da; BACALTCHUK, B. (Org.). **Tecnologia para produzir trigo no Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: Assembléia Legislativa do Rio Grande do Sul – Comissão de Agricultura, Pecuária e Cooperativismo; Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2000. p. 120-155. (Série culturas, 2).
- RODRIGUES, O.; DIDONET, A. D.; LHAMBY, J. C. B.; ROMAN, E. S. **Modelo para previsão de estádios de desenvolvimento em trigo**. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2001. 11 p. html. (Embrapa Trigo. Circular técnica online, 5). Disponível em: < http://www.cnpt.embrapa.br/biblio/p_ci05.htm>.
- RODRIGUES, O.; HAAS, J. C.; COSTENARO, E. R. Manejo de trigo para alta produtividade II: caracterização ontogenética. **Revista Plantio Direto**, Passo Fundo, n. 125, p. 10-13, 2011a.
- RODRIGUES, O.; LHAMBY, J. C. B.; DIDONET, A. D.; MARCHESE, J. A fifty years of wheat breeding in Southern Brazil: yield improvement and associated changes. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 42, n. 6, p. 817-825, 2007.
- RODRIGUES, O.; LHAMBY, J. C. B.; DIDONET, A. D.; SOARES, R. de C.; MARCHESE, J. A. Determinação quantitativa das relações entre temperatura e desenvolvimento em trigo. In: REUNIÃO NACIONAL DE PESQUISA DE TRIGO, 17., 1994, Passo Fundo. **Resumos...** Passo Fundo: EMBRAPA-CNPT, 1994. p. 55.
- RODRIGUES, O.; MARCHESE, J. A.; VARGAS, L.; VELLOSO, J. A. O.; RODRIGUES, R. de C. S. Efeito da aplicação de herbicida hormonal em diferentes estádios de desenvolvimento de trigo (*Triticum aestivum* L. Cvs. Embrapa 16 e BR 23). **Revista Brasileira de Herbicidas**, Passo Fundo, n. 1, p. 19-29, 2006.
- RODRIGUES, O.; TEIXEIRA, M. C. C. **Bases ecofisiológicas para manutenção da qualidade do trigo**. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2010. 84 p.
- RODRIGUES, O.; TEIXEIRA, M. C. C.; COSTENARO, E. R. Manejo de trigo para alta produtividade. **Revista Plantio Direto**, Passo Fundo, n. 123, p. 19-24, 2011b.
- SALISBURY, F. B.; ROSS, C. W. **Plant physiology**. 4. ed. Belmont: **Wadsworth Publishing Company**, 1992. 682 p.
- SAVIN, R.; SLAFER, G. A. Shading effect on the yield of na Argentina wheat cultivar. **Journal of Agricultural**

Science, Cambridge, v. 116, n. 1, p. 1-7, 1991.

SCHLEHUBER, A. M.; TUCKER, B. B. Culture of wheat. In: QUISENBERRY, K. S.; REITZ, L. P. (Ed.). **Wheat and wheat improvement**. Madison: American Society of Agronomy, 1967. 560 p. (ASA. Agronomy, 13).

SERRAGO, R. A.; MIRALLES, D. J.; SLAFER, G. A. Floret fertility in wheat as affected by photoperiod during stem elongation and removal of spikelets at booting. **European Journal of Agronomy**, Elmont, v. 28, n. 3, p. 301-308, 2008.

SIDDIQUE, K. H. M.; BELFORD, R. K.; PERRY, M. W.; TENNANT, D. Growth, development and light interception of old and modern wheat cultivars in a Mediterranean-type environment. **Australian Journal Agricultural Research**, Victoria, v. 40, n. 3, p. 473-487, 1989.

SLAFER, G. A Genetic basis of yield as viewed from a crop physiologist's perspective. **Annals of Applied Biology**, Cambridge, v. 142, n. 2, p. 117-128, 2003.

SLAFER, G. A.; ABELEDO, L. G.; MIRALLES, D. J.; GONZALEZ, F. G.; WHITECHURCH, E. M. Photoperiod sensitivity during stem elongation as an avenue to raise potential yield in wheat. **Euphytica**, Wageningen, v. 119, n. 1/2, p. 191-197, 2001.

SLAFER, G. A.; ANDRADE, F. H. Physiological attributes related to the generation of grain yield in bread wheat cultivars released at different eras. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 31, n. 3/4, p. 351-367, 1993.

SLAFER, G. A.; ARAUS, J. L.; RICHARDS, R. A. Promising traits for future breeding to increase wheat yield. In: SATORRE, E. H.; SLAFER, G. A. (Ed.). **Ecology and physiology of yield determination**. New York: Food Product Press, 1999. p. 379-415.

SLAFER, G. A.; CALDERINI, D. F.; MIRALLES, D. J. Yield components and compensation in wheat: opportunities for further increasing yield potential. In: REYNOLDS, M. P.; RAJARAM, S.; MCAB, A. (Ed.). **Increasing yield potential in wheat: breaking the barriers**. Mexico, DF: CIMMYT, 1996. p. 101-133.

SLAFER, G. A.; MIRALLES, D. J. Fruiting efficiency in three bread wheat (*Triticum aestivum*) cultivars released at different eras. Number of grain per spike and grain weight. **Journal of Agronomy and Crop Science**, Oxford, v. 170, n. 4, p. 251-260, 1993.

SLAFER, G. A.; RAWSON, H. M. Sensitivity of wheat phasic development to major environmental factors: A re-examination of some assumptions made by physiologists and modellers. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 21, n. 4, p. 393-426, 1994.

SLAFER, G. A.; SATORRE, E. H.; ANDRADE, F. H. Increase in grain yield in bread wheat from breeding and associated physiological changes. In: SLAFER, R. A. (Ed.). **Genetic improvement of field crops: current status and development**. New York: Marcel Dekker, 1994. p. 1-69.

SLAFER, G. A.; SAVIN, R. Developmental base temperature in different phenological phases of wheat (*Triticum aestivum* L.). **Journal of Experimental Botany**, London, v. 42, n. 9, p. 1077-1082, 1991.

SLAFER, G. A.; SAVIN, R. Source-sink relationship and grain mass at different positions within the spike in wheat. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 37, n. 1, p. 39-49, 1994.

SLAFER, G. A.; WHITECHURCH, E. M. Manipulating wheat development to improve adaptation. In: REYNOLDS, M. P.; ORTIZ-MONASTERIO, J. I.; MCNAB, A. (Ed.). ***Application of physiology in wheat breeding***. Mexico, DF: CIMMYT, 2001. Chap. 14, p. 160-170.

STONE, P. J.; GRAS, P. W.; NICOLAS, M. E. The influence of recovery temperature on the effects of a brief heat shock on wheat. II. Grain protein composition and dough properties. **Journal of Cereal Science**, London, v. 25, p. 129-141, 1997.

STONE, P. J.; NICOLAS, M. E. Effect of timing of heat stress during grain filling on two wheat varieties differing in heat tolerance. II. Fractional protein accumulation. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 23, p. 739-749, 1996.

TOTTMAN, D. R.; BROAD, H. The decimal code for the growth-stages of cereals, with illustrations. **Annals of Applied Biology**, Cambridge, v. 110, n. 2, p. 441-454, 1987.

WARDLAW, I. F. The effect of high-temperature on kernel development in wheat - variability related to pre-heading and postanthesis conditions. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 21, n. 6, p. 731-739, 1994.

WARDLAW, I. F.; MONCUR, L. The response of wheat to high temperature following anthesis. I. The rate and duration of kernel filling. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 22, p. 391-397, 1995.

WHITECHURCH, E. M.; SLAFER, G. A. Contrasting Ppd alleles in wheat: effects on sensitivity to photoperiod in different phases. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 73, n. 2/3, p. 95-105, 2002.

WHITECHURCH, E. M.; SLAFER, G. A. Responses to photoperiod before and after jointing in wheat substitution lines. **Euphytica**, Wageningen, v. 118, n. 1, p. 47-51, 2001.

WHITECHURCH, E. M.; SLAFER, G. A.; MIRALLES, D. J. Variability in the duration of stem elongation in wheat genotypes and sensitivity to photoperiod and vernalization. **Journal of Agronomy and Crop Science**, Oxford, v. 193, n. 2, p. 131-137, 2007.

ZADOKS, J. C.; CHANG, T. T.; KONZAK, C. F. A decimal code for the growth stages of cereals. **Weed Research**, Oxford, v. 14, n. 6, p. 415-421, 1974.