

**DURAÇÃO DA FASE REPRODUTIVA EM CULTIVARES DE TRIGO LANÇADAS
ENTRE 1940 E 1992 NO BRASIL**

Osmar Rodrigues¹, Edson Roberto Costenaro¹ e Eduardo Caierão¹

¹Embrapa Trigo, Rodovia BR 285, km 294, Caixa Postal 451, CEP 99001-990, Passo Fundo, RS. E-mail: osmar.rodrigues@embrapa.br, edson.costenaro@embrapa.br, eduardo.caierao@embrapa.br

RESUMO: A maioria dos estudos em ganho genético na produção de trigo tem reportado a existência ou não de efeito consistente do melhoramento na duração do período até a antese, mas quase nunca na duração específica da fase entre espiguetas terminal à antese. Em adição, recentes informações têm consistentemente mostrado que aumentando a duração da fase espiguetas terminal-antese pode resultar em maior rendimento de grãos, mas não tem sido analisado em que grau o melhoramento genético tem alterado a duração dessa fase crítica. Com esse propósito foram conduzidos experimentos no campo, com sete cultivares de trigo (Frontana, BH 1146, Nobre, IAS 54, CNT 8, Trigo BR 23 e Embrapa 16) lançadas entre os anos de 1940 e 1992 no Brasil, na ausência de fatores de estresses bióticos e abióticos e com controle mecânico de acamamento. A duração do subperíodo entre emergência-espiguetas terminal (EM-ET) não foi associada significativamente com os anos de lançamento das cultivares. Por outro lado, a duração do subperíodo espiguetas terminal-antese (ET-Ant) foi maior nas cultivares lançadas mais recentemente do que nas antigas. Nestas, a participação relativa do período em questão no tempo de desenvolvimento total (EM-Ant) aumentou em cerca de 30 %, a expensas da duração do período EM-ET.

PALAVRAS-CHAVE: *Triticum aestivum*, duplo anel, espiguetas terminal, rendimento de grãos.

**DURATION OF REPRODUCTIVE PHASE IN WHEAT RELEASED BETWEEN 1940
AND 1992 IN BRAZIL**

ABSTRACT: Most studies on genetic gains in yield have only reported whether or not there were consistent effects of breeding on time to anthesis but almost never on the duration of the terminal spikelet-anthesis phase particularly. In addition, recent information has quite consistently shown that lengthening the duration of the terminal spikelet-anthesis phase may result in higher yields but it has not often analysed to what degree breeding has actually altered the duration of this critical phase. For this purpose, field experiments were conducted with seven wheat cultivars (Frontana, BH 1146, Nobre, IAS 54, CNT 8, Trigo BR 23 e Embrapa 16), released between 1940 and 1992 in Brazil, in absence of biotic and abiotic stressful factors and with lodging being prevented mechanically. The length of the phase emergency to terminal spikelet (EM-TS) was not significantly associated with years of release of the cultivars. Moreover, the duration of the phase terminal spikelet to anthesis (TS-Ant) was greater in the most recently released cultivars than in the former. In these same cultivars, participation on this period in total development time (EM-Ant) increased by about 30 %, at the expense of the duration of EM-TS.

KEY WORDS: *Triticum aestivum*, double ridge stage, terminal spikelet stage, grain yield.

INTRODUÇÃO

Durante a evolução da triticultura nas últimas décadas, tem sido demonstrado claramente que nem todas as fases de desenvolvimento do trigo são igualmente importantes (Slafer e Rawson, 1994) para a produção de grãos. A fase entre a iniciação da espiguetas terminal à antese (ET-Ant), caracterizada pelo intenso crescimento da espiga e alongamento do colmo assume o maior destaque na contribuição para a produção de trigo (Whitechurch et al., 2007; González et al., 2011). Nessa fase de crescimento ativo da espiga, tem-se encontrado forte relação entre o peso seco da espiga na antese e número de grãos.m⁻² (Miralles e Slafer, 2007; Reynolds et al., 2009; Acreche et al., 2008; Rodrigues et al., 2007). O número de grãos.m⁻² por sua vez, é melhor relacionado com a produção de grãos de trigo (Fischer, 2008), do que o peso individual de grãos (Reynolds et al., 2009; Acreche e Slafer, 2009) e tem explicado o avanço no potencial de rendimento de grãos de trigo (Acreche et al., 2008; Miralles e Slafer, 2007; Rodrigues et al., 2007). Contudo, tais evidências são baseadas em diferenças na produção, principalmente devido à restrição na disponibilidade de radiação, associadas com a taxa de crescimento durante o período de crescimento da espiga. Esse período, frequentemente inicia logo após o meristema apical diferenciar todas suas espiguetas, estágio conhecido como espiguetas terminal (ET) e finaliza na Antese (Ant). Assim, durante esse período, o rápido crescimento da espiga coincide com a limitação de fonte pela cultura, devido à grande competição inter-plantas e a taxa máxima de crescimento do colmo de cada planta (Siddique et al., 1989). Dessa forma, estratégias para alocar matéria seca para o crescimento da espiga resultariam em aumento do número de grãos.m⁻² e conseqüentemente produção (Reynolds et al., 2005; Miralles e Slafer, 2007; Shearman et al., 2005; González et al., 2005a; Bancal, 2008). Esforços em melhoramento para aumentar, durante essa fase crítica, a partição de biomassa à espiga, em detrimento do crescimento do colmo, tem sido feito (Siddique et al., 1989; Slafer e Andrade, 1993). Nesse sentido, a seleção de cultivares com maior crescimento durante essa fase (ET-Ant), mantendo os mesmos níveis de partição, poderia constituir-se em estratégia ao melhoramento para o avanço dos níveis de rendimento de grãos.

Aumento de biomassa nesse período poderia ser obtido através do aumento da taxa de crescimento pela maior EUR (Eficiência de Uso da Radiação) (Miralles e Slafer, 2007; Reynolds et al., 2005; Acreche et al., 2009), através da melhor distribuição da radiação no dossel ou pelo aumento da duração desse período mantendo as mesmas taxas de crescimento. Contudo, tal avanço apresenta limitações uma vez que no início desse período (ET-Ant), na

maioria das situações, a máxima interceptação da radiação já foi atingida. Assim, o maior acúmulo de matéria seca na espiga, pelo aumento da duração da fase entre ET-Ant, com redução na duração das fases anteriores (Araus et al., 2002; Miralles e Slafer, 2007), mantendo constante o tempo total à antese, pode ser uma estratégia promissora para o aumento do potencial de rendimento de grãos em trigo. Nesse sentido, vários trabalhos têm confirmado que a alteração da duração dessa fase particular pode ser crítica para o aumento no número de grãos e da produção (González et al., 2003; González et al., 2005a; González et al., 2005b; Whitechurch et al., 2007; Fischer, 2008).

Apesar do reconhecimento da importância do período de crescimento da espiga (ET-Ant) na determinação do número de grãos e conseqüentemente, do rendimento de grãos, não existe informações da contribuição desta fase para a evolução do rendimento de grãos e, menos ainda, em que grau essa duração diferencial pode ser responsável pela evolução do potencial de rendimento de grãos de trigo no Sul do Brasil. Assim, a maioria das análises nos estudos de ganho genético na produção de trigo tem sido restrita às mudanças nos componentes de rendimento, na biomassa total, no índice de colheita e na duração do período até a antese, mas quase nunca na duração específica da fase entre ET-Ant. Em outras palavras, vários trabalhos têm consistentemente mostrado que o aumento da duração desta fase, pode resultar em aumento do rendimento de grãos (Whitechurch et al., 2007; Slafer et al., 2001), mas não tem sido determinado em que grau o melhoramento genético tem contribuído para o aumento da duração dessa fase crítica.

O objetivo do presente estudo foi determinar, no período de tempo estudado, a contribuição do melhoramento genético para alteração na duração do período de crescimento da espiga (fase ET-Ant), e em que grau essa alteração está associada com o avanço no potencial de rendimento de grãos do trigo no sul do Brasil.

MATERIAL E MÉTODOS

Os experimentos foram conduzidos a campo nos de 1993, 1994 e 1995, na área experimental do Centro Nacional de Pesquisa de Trigo - Embrapa Trigo, em Passo Fundo, RS (Lat 28°15'S, 52°24'W e 687 m de altitude). O solo dessa área experimental, pertence à unidade de mapeamento de Passo Fundo, derivado de derrame basáltico e classificado como latossolo vermelho distrófico húmico (Streck et al., 2008). Foram avaliadas sete cultivares de trigo, lançadas entre os anos de 1940 e 1992 (Tabela 1). As cultivares, utilizadas foram: Frontana (1940); BH 1146 (1955); Nobre (1969); IAS 54 (1970); CNT 8 (1976); Trigo BR 23 (1987),

Embrapa 16 (1992), cada uma representante de uma década, foram selecionadas em função da sua participação expressiva na área de cultivo de trigo no sul do Brasil (Souza e Caierão, 2014). O delineamento experimental foi o de blocos ao acaso com quatro repetições. Cada parcela experimental foi constituída de 12 linhas com 6 m de comprimento e espaçadas por 0,20 m.

Tabela 1 - Nome, ano de lançamento e genealogia das cultivares de trigo usadas no estudo. Passo Fundo, RS

Cultivar	Lançamento	Genealogia
Frontana	1940	Fronteira/Mentana
BH 1146	1955	PG 1//Fronteira/Mentana
Nobre	1969	Colotana 824-51/Yaktana 54//Colotana 296-52
IAS 54	1970	IAS 16/4/Norin 10B17/Yaqui 53//Yaqui 50/3/KT 54B
CNT 8	1976	IAS 20/ND 81
Trigo BR 23	1987	C. Caminos/Alondra Sib/3/IAS 54-20/Cotiporã//CNT 8
Embrapa 16	1992	Hulha Negra/CNT 7//Amigo/CNT 7

As sementes da cultivares estudadas, após tratadas com fungicida, foram semeadas mecanicamente em 21/06/1993, 12/07/1994 e 23/05/1995, utilizando-se 330 sementes viáveis por metro quadrado. Após a emergência das plântulas, a densidade populacional foi ajustada para 300 plantas por metro quadrado. Foram realizadas adubações de correção (conforme análise de solo) de 300, 250 e 250 kg.ha⁻¹ de adubo na fórmula 5-20-25 para os três anos de estudo, respectivamente (Reunião..., 2010). Foram realizadas duas adubações de cobertura, com 50 kg N.ha⁻¹ cada, nos estádios de duplo anel (DA) e espiguetta terminal (ET), para os dois primeiros anos de estudo. Para o terceiro ano, foram aplicados 45 kg N.ha⁻¹ nos mesmos estádios. Nos três anos entre emergência e a maturação, utilizaram-se aplicações sistemáticas de fungicidas para evitar danos por doenças. O controle de plantas daninhas foi realizado mecanicamente nas parcelas. O ensaio foi conduzido livre de deficiência hídrica, para tal utilizou-se em agosto do primeiro ano, irrigação de 22,73 mm durante o cultivo. No segundo e terceiro anos do estudo, em agosto e setembro, foram realizadas irrigações com 42 mm de água, respectivamente.

No estádio de espiguetta terminal (ET) foi instalado um sistema para impedir o acamamento das plantas, consistindo de telas de nylon colocadas a 20 cm acima do solo. Amostras de material vegetal foram retiradas nos estádios de duplo anel (DA), espiguetta terminal (ET), antese (Ant) e maturação fisiológica (MF). Os estádios de DA e ET foram determinados a partir de dissecações de plantas e avaliação da morfologia do ápice de crescimento. O estádio de MF foi considerado quando as espigas não possuíam mais

pigmentação clorofílica. A duração do período de desenvolvimento foi caracterizada usando-se unidades de soma térmica, considerando a temperatura basal de 0 °C.

Os dados foram analisados estatisticamente, sendo o grau de dependência entre as variáveis estudadas, estimado por regressão linear ou quadrática.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Rendimento de grãos

O potencial de produção variou significativamente entre as cultivares estudadas (Tabela 2), passando de 2254 a 3977 kg.ha⁻¹, na média dos 3 anos de estudos. A menor produção foi observada na cultivar BH 1146 (1955), que não diferiu da cultivar mais antiga (Frontana-1940). Por outro lado, a cultivar mais moderna (Embrapa 16) foi a mais produtiva, atingindo no ano de 1995 a produtividade de 4417 kg.ha⁻¹. De forma geral, nos 3 anos de estudo, foi observado que a partir da década de 1970, com o lançamento da cultivar IAS 54, houve incremento significativo na produtividade. Tal incremento no ganho genético necessita paralelamente de um urgente entendimento da fisiologia dessa característica tão complexa (rendimento de grãos). Para essa análise a duração das fases será considerada.

Tabela 2 - Rendimento de grãos das cultivares de trigo em experimentos desenvolvidos nos anos de 1993, 1994 e 1995. Passo Fundo, RS

Cultivar	Rendimento de grãos ² (kg.ha ⁻¹)			
	1993	1994	1995	Média
Frontana	2587 c	2090 f	2647 de	2441
BH 1146	2442 c	2361 e	1959 e	2254
Nobre	2499 c	2537 de	2906 cd	2647
IAS 54	2598 c	2818 c	3411 bc	2942
CNT 8	2695 bc	2748 cd	2569 de	2671
Trigo BR 23	3119 b	3342 b	4014 ab	3492
Embrapa 16	3868 a	3647 a	4417 a	3977

¹ Os genótipos foram distribuídos em ordem crescente de ano de lançamento;

² Médias seguidas pelas mesmas letras nas colunas não diferem significativamente pelo teste de Tukey (p<0,05).

Fases de desenvolvimento

A análise das fases de desenvolvimento revela que a duração da fase EM-Ant, não foi significativamente associada ($R^2 = 0,25$ ns, $p < 0,05$) aos anos de lançamento das cultivares (Tabela 3). Pouca variação foi encontrada entre as cultivares, ou seja, a diferença média na duração do período EM-Ant, entre a cultivar de ciclo mais curto (BH 1146) e a cultivar de ciclo mais longo (CNT 8) foi de 244 GD (18 dias). Embora não se tenha observado uma clara

associação entre a duração do ciclo total (EM-Ant) com anos de lançamento das cultivares, o melhoramento genético consistentemente alterou a proporção entre os períodos EM-ET (pré-ET) e ET-Ant (pós-ET), em relação ao tempo para a Antese (Figura 1).

Tabela 3 - Soma Térmica (GD) entre os estádios de EM-ET, ET-Ant e EM-Ant, das cultivares de trigo lançadas em diferentes épocas no Brasil

Cultivar	Ano de lançamento	Estadio de desenvolvimento		
		EM-ET	ET-Ant	EM-Ant
Frontana	1940	680	534	1200
BH 1146	1955	625	488	1096
Nobre	1969	677	518	1178
IAS 54	1970	694	548	1225
CNT 8	1976	785	568	1340
Trigo BR 23	1987	633	598	1217
Embrapa 16	1992	659	639	1285
	EP**	37,7	35,8	48,7

* Os valores representam média de três anos de avaliação, usando unidades de tempo térmico com temperatura basal de 0 °C.

**Erro padrão da média.

Observa-se ainda, na evolução das cultivares, que o período EM-ET foi ligeiramente reduzido (Tabela 2) e o período ET-Ant foi ligeiramente aumentado com o lançamento de novas cultivares. Embora a magnitude dessa mudança seja pequena, observou-se que até a década de 70 a relação entre a duração dos dois períodos se manteve praticamente a mesma, tendo o período EM-ET a maior duração em relação ao período ET-Ant. A partir da década de 70, com o lançamento das cultivares mais modernas, observou-se que houve uma maior redução do período EM-ET e um aumento no período ET-Ant, o que proporcionou um consistente aumento na relação entre os dois períodos (Figura 1), favorecendo assim um modelo de associação quadrática entre os dois períodos.

Dessa forma, a duração do subperíodo ET-Ant foi claramente associada com os anos de lançamento das cultivares (Figura 2). A duração deste subperíodo, considerado o mais importante para a composição do rendimento de grãos de trigo (González et al., 2003; González et al., 2005a; González et al., 2005b; Whitechurch et al., 2007; Fischer, 2008), foi maior nas cultivares modernas. Esse aumento pode ser responsável pelo maior acúmulo de carboidratos, determinando uma maior fertilidade das flores e conseqüentemente, maior número de grãos.m⁻², explicando desse modo o avanço do melhoramento genético verificado na evolução do número de grãos.m⁻² (Slafer e Andrade, 1993; Rodrigues et al., 2007).

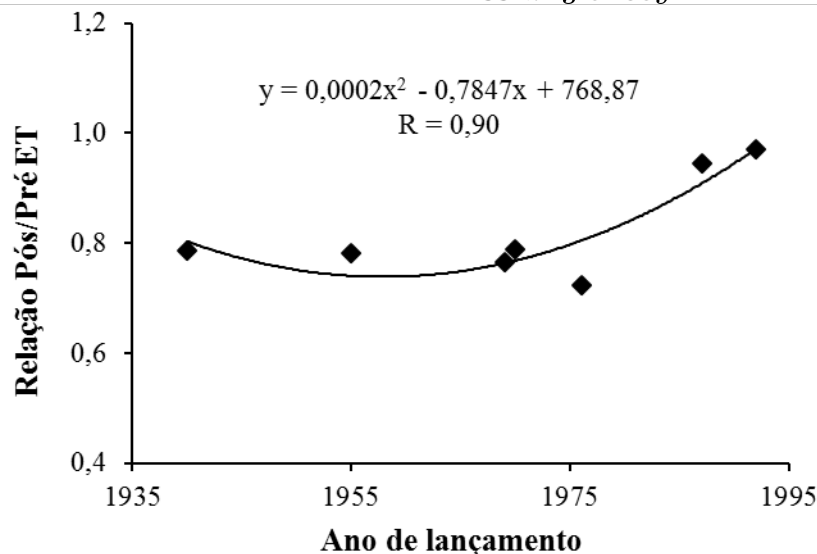


Figura 1 - Relação entre a duração (soma térmica) do subperíodo ET-Ant (pós-ET), com o subperíodo EM-ET (pré-ET), em função do ano de lançamento das cultivares de trigo.

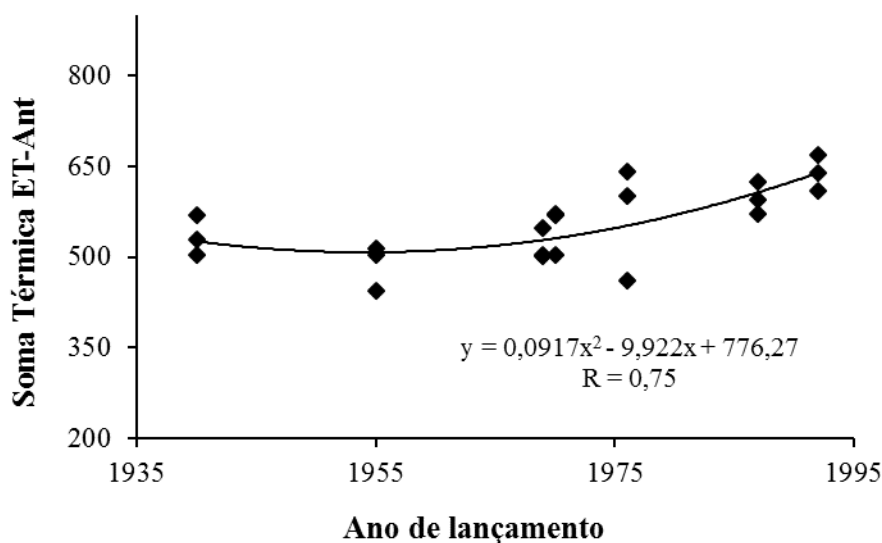


Figura 2 - Relação entre a duração (soma térmica) do subperíodo ET-Ant em função do ano de lançamento das cultivares de trigo.

A análise das fases de desenvolvimento das cultivares, principalmente após a década de 70, evidenciou que a duração do subperíodo entre EM-ET, foi inversa e significativamente associada com o aumento na duração do subperíodo ET-Ant (Figura 3). Dessa forma, o melhoramento genético afetou a proporção (partição) dos subperíodos entre EM-ET e ET-Ant, sem alterar significativamente a duração total do ciclo até a antese. Portanto, no período analisado, a duração até antese não foi modificada pelo melhoramento. Tal evidência fica mais

clara no ano de 1995, onde foi observada a maior proporção de aumento na duração do subperíodo ET-Ant em relação ao subperíodo EM-Ant nas cultivares mais modernas e, neste caso, evidenciou-se o maior rendimento de grãos entre os anos do ensaio (Tabela 1). Finalmente, observou-se que houve mudança na partição relativa do tempo de desenvolvimento, do subperíodo EM-ET para o subperíodo ET-Ant, principalmente nas cultivares lançadas após a década de 70 (Figura 3).

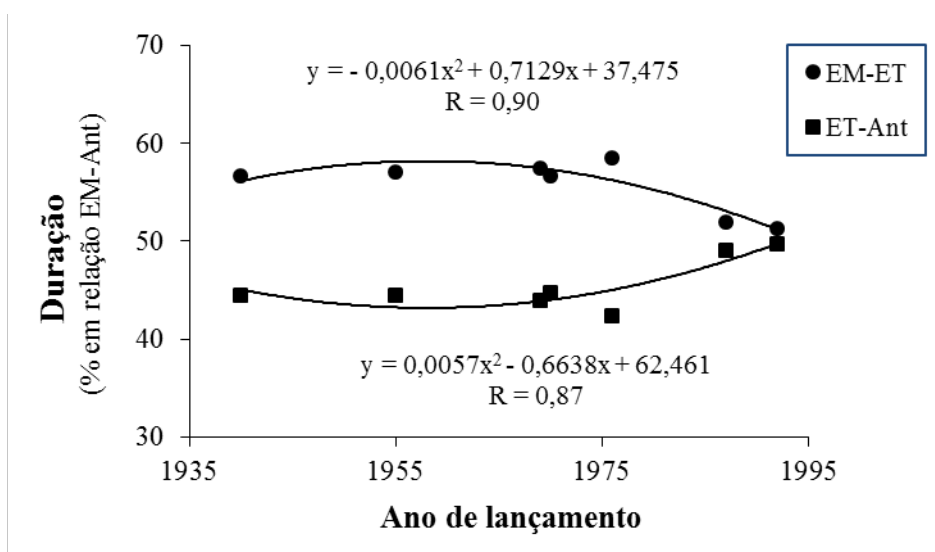


Figura 3 - Duração dos subperíodos EM-ET e ET-Ant em relação ao ciclo total EM-Ant em função do ano de lançamento das cultivares de trigo.

Considerando o período entre 1955 e 1992, quando a análise de regressão entre a duração dos subperíodos ET-Ant e os anos de lançamento das cultivares foi o mais expressivo estatisticamente ($R^2 = 0,98$, $p < 0,05$), observou-se que a duração do subperíodo ET-Ant aumentou a uma taxa da ordem de 3,98 GD/Ano (Figura 4). Houve uma contribuição consistente do melhoramento genético para o aumento na duração do período de crescimento da espiga (ET-Ant) em cerca de 30%.

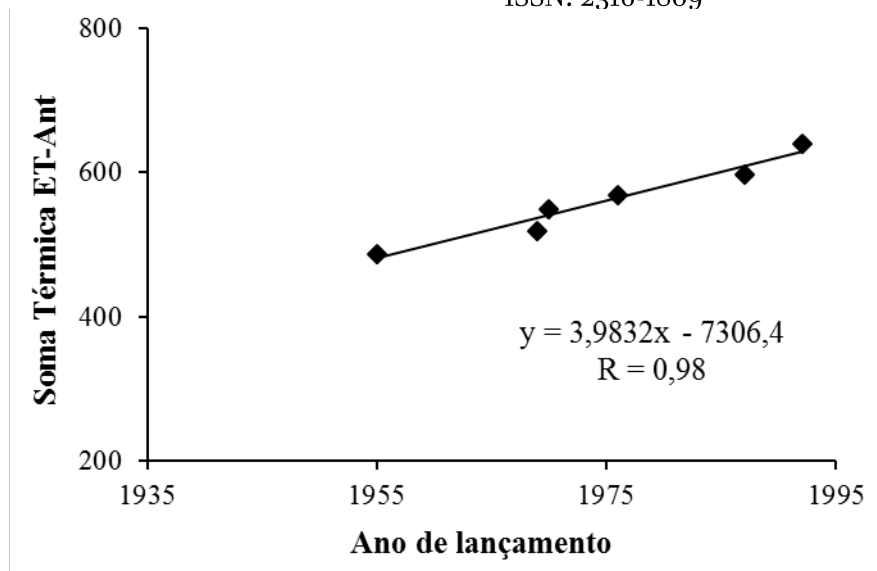


Figura 4 - Ganho genético no subperíodo ET-Ant (coeficiente de regressão da relação entre a duração do subperíodo ET-Ant e anos de lançamento das cultivares). O Avanço genético na duração do subperíodo foi estimado usando somente o período onde o modelo linear foi significativo ($p < 0,05$). Os dados representam a média dos três anos de estudo.

O aumento na duração do subperíodo de crescimento da espiga (Miralles e Slafer, 2007), pode se constituir em estratégia para aumento do peso seco da espiga na antese. A estreita relação entre o número de grãos.m⁻² e o peso seco da espiga na antese, quando a duração do subperíodo ET-Ant foi aumentada, sugere que o aumento do número de grãos pode ter sido mediado pelo suplemento de assimilados para o crescimento da espiga (González et al., 2005a). Resultados de experimentos, envolvendo sombreamento em pré-antese, para examinar a hipótese da redução da disponibilidade de assimilados, evidenciaram que o número de grãos foi reduzido pelo sombreamento (Demotes-Maynard e Jeuffroy, 2004). Assim, o aumento da duração da fase reprodutiva tem sido associado com a variação no número de primórdios férteis em trigo e tem sido sugerido que esta característica pode se constituir em forte estratégia para aumento no número de grãos por unidade de área e, conseqüentemente, no aumento do potencial de rendimento em cereais (Slafer et al., 2001).

A duração dessa fase tem sido apontada como sensível ao fotoperíodo, independentemente do fotoperíodo que as plantas estão expostas antes de estabelecer o alongamento do colmo (Whitechurch e Slafer, 2002; González et al., 2003). Assim, para aumentar a duração da fase ET-Ant, como evidenciada nas cultivares mais modernas (Figura 2), a estratégia a ser seguida pelo melhoramento no sul do Brasil poderia ser a seleção de cultivares com maior sensibilidade ao fotoperíodo. Tal possibilidade assume grande importância atualmente, uma vez que incrementos na partição de matéria seca, que em passado

recente resultou no bem conhecido efeito do melhoramento na elevação do índice de colheita, já estão muito próximos do seu limite superior (Austin et al., 1980). Assim, o avanço no rendimento de grãos de trigo poderia ser melhorado pelo aumento do peso seco da espiga na antese, através da maior duração do período de alongamento do colmo (ET-Ant). Nesse sentido, vários estudos têm apontado a existência de variabilidade na duração dessa fase (ET-Ant) (Whitechurch et al., 2007) e tentando estabelecer a sua herdabilidade (Miralles e Slafer, 2007).

O maior período de alongamento do colmo observado, nas condições do Sul do Brasil, pode ser decorrente da introdução de genes de nanismo (*Rht1* e *Rht2*) nos programas de melhoramento, a partir da década de 70. Esse maior período de alongamento do colmo, pode ter favorecido o período de crescimento de espiga, levando a uma maior fertilidade das espiguetas e mais grãos por espigas. Assim o consistente aumento no rendimento de grãos em trigo, a partir desta década, pode ser atribuído ao efeito desses genes (*Rht1* e *Rht2*), dada à associação positiva com o aumento no número de grãos.m² (Slafer et al., 1994).

Analisando os subperíodos contidos no período EM-ET, ou seja, EM-DA (Figura 5) e DA-ET (Figura 6), verifica-se que na evolução das cultivares, não houve relação significativa na duração desses subperíodos com os anos de lançamento das cultivares. Contudo, a exceção da cultivar CNT 8, que em um dos anos do estudo, teve um comportamento atípico, as demais cultivares nos três anos do estudo, apresentaram a duração entre os subperíodos EM-DA e DA-ET (Figura 7) inversamente correlacionados, indicando que a duração de um subperíodo pode afetar a duração do subperíodo subsequente. A relação inversa entre esses dois subperíodos pode ser um indicativo da existência de um mecanismo compensatório, mantendo a duração total EM-ET constante. Nesse sentido, é possível que o efeito de “memória” (efeito de ambiente que determina que a duração de uma fase pode afetar a duração da fase subsequente) esteja operando.

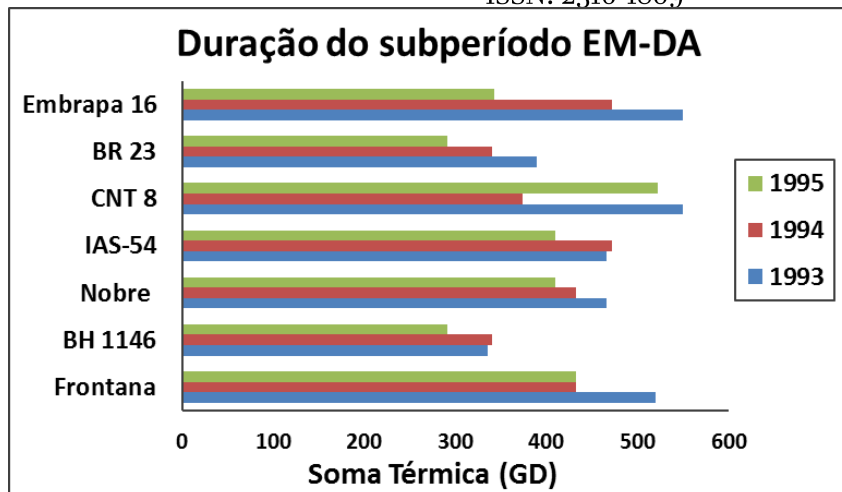


Figura 5 - Duração (Soma Térmica) do subperíodo EM-DA das cultivares de trigo nos anos de 1993, 1994 e 1995.

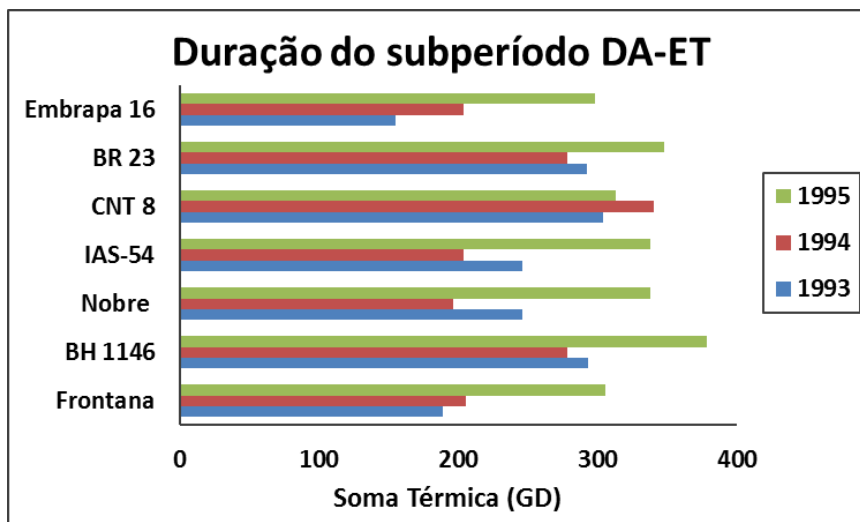


Figura 6 - Duração (soma térmica) do subperíodo DA-ET das cultivares de trigo nos anos de 1993, 1994 e 1995.

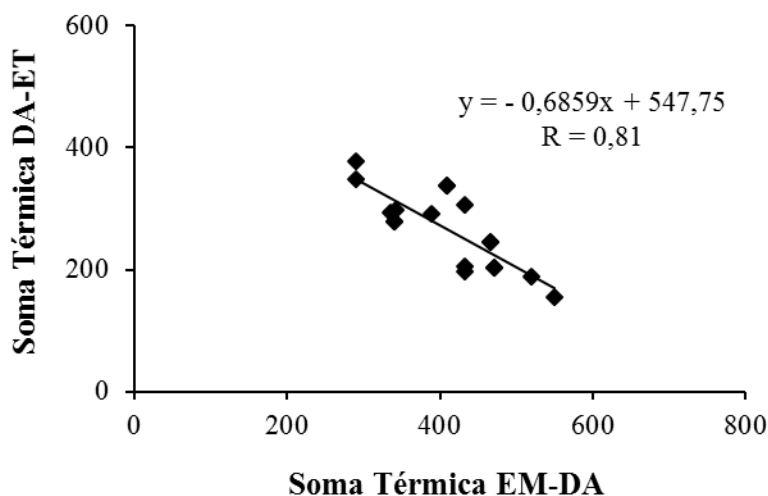


Figura 7 - Relação entre a duração do subperíodo DA-ET com o subperíodo EM-DA das cultivares de trigo lançadas nas diferentes décadas, no sul do Brasil.

CONCLUSÕES

O aumento potencial do rendimento de grãos das cultivares de trigo no sul do Brasil resultou no aumento do tamanho dos drenos, decorrentes da maior duração do período ET-Ant apresentado pelas cultivares mais modernas.

Nas cultivares mais modernas, a participação relativa do período ET-Ant no tempo de desenvolvimento total (EM-Ant) aumentou em cerca de 30%, as expensas da menor duração do período EM-ET.

REFERÊNCIAS

ACRECHE, M.M.; BRICEÑO-FÉLIX, G.; SÁNCHEZ, J.A.M.; SLAFER, G.A. Physiological bases of genetic gains in Mediterranean bread wheat yield in Spain. **European Journal of Agronomy**, Amsterdam, v.28, n.3, p.162-170, 2008.

ACRECHE, M.M.; BRICEÑO-FÉLIX, G.; SÁNCHEZ, J.A.M.; SLAFER, G.A. Radiation interception and use efficiency as affected by breeding in Mediterranean wheat. **Field Crops Research**, Amsterdam, v.110, n.2, p.91-97, 2009.

ACRECHE, M.M.; SLAFER, G.A. Grain weight, radiation interception and use efficiency as affected by sink-strenght in Mediterranean wheats released from 1940 to 2005. **Field Crops Research**, Amsterdam, v.110, n.2, p.98-105, 2009.

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**, Oxford, v.89, n.7, p.925-940, 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 yields since 1900 and associated physiological changes. **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v.94, n.3, p.675-689, 1980.

BANCAL, P. Positive contribution of stem growth to grain number per spike in wheat. **Field Crops Research**, Amsterdam, v.105, n.1-2, p.27-39, 2008.

DEMOTES-MAINARD, S.; JEUFFROY, M.-H. Effects of nitrogen and radiation on dry matter and nitrogen accumulation in the spike of winter wheat. **Field Crops Research**, Amsterdam, v.87, n.2-3, p.221-233, 2004.

FISCHER, R.A. The importance of grain or kernel number in wheat: a reply to Sinclair and Jamieson. **Field Crops Research**, Amsterdam, v.105, n.1-2, p.15-21, 2008.

GONZÁLEZ, F.G.; SLAFER, G.A.; MIRALLES, D.J. Grain and floret number in response to photoperiod during stem elongation in fully and slightly vernalized wheats. **Field Crops Research**, Amsterdam, v.81, n.1, p.17-27, 2003.

GONZÁLEZ, F.G.; SLAFER, G.A.; MIRALLES, D.J. Photoperiod during stem elongation in wheat: is its impact on fertile floret and grain number determination similar to that of radiation? **Functional Plant Biology**, Melbourne, v.32, n.3, p.181-188, 2005a.

GONZÁLEZ, 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**, Dordrecht, v.146, n.3, p.253-269, 2005b.

GONZÁLEZ, F.G.; MIRALLES, D.J.; SLAFER, G.A. Wheat floret survival as related to pre-anthesis spike growth. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.62, n.14, p.4889-4901, 2011.

MIRALLES, D.J.; SLAFER, G.A. Sink limitation to yield in wheat: how could it be reduced? **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v.145, n.2, p.139-149, 2007.

REUNIÃO DA COMISSÃO BRASILEIRA DE PESQUISA DE TRIGO E TRITICALE, 4. 2010, Cascavel. **Informações técnicas para trigo e triticale – safra 2011**. Cascavel: COODETEC, 2010. 170p.

REYNOLDS, M.P.; PELLEGRINESCHI, A.; SKOVMAND, B. Sink limitation to yield and biomass: a summary of some investigations in spring wheat. **Annals of Applied Biology**, Malden, v.146, n.1, p.39-49, 2005.

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 of Experimental Botany**, Oxford, v.60, n.7, p.1899-1918, 2009.

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, v.42, n.6, p.817-825, 2007.

SHEARMAN, V.J.; SYLVESTER-BRADLEY, R.; SCOTT, R.K.; FOULKES, M.J.; Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK. **Crop Science**, Madison, v.45, n.1, p.175-185, 2005.

SIDDIQUE, K.H.M.; KIRBY, E.J.M.; PERRY, M.W. Ear: Stem ratio in old and modern wheat varieties; relationship with improvement in number of grain per ear and yield. **Field Crops Research**, Amsterdam, v.21, n.1, p.59-78, 1989.

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.; SATORRE, E.H.; ANDRADE, F.H. Increases in grain yield in bread wheat from breeding and associated physiological changes. In: SLAFER, G.A. (Ed.). **Genetic improvement of field crops: current status and development**. New York: Marcel Dekker Inc., 1994. p.1-68.

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

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**, Dordrecht, v.119, n.1-2, p.191-197, 2001.

SOUZA, C.N.A.; CAIERÃO, E. **Cultivares de trigo indicadas para cultivo no Brasil e instituições criadoras – 1922 a 2014**. Brasília, DF: Embrapa, 2014. 200p.

STRECK, E.V.; KAMPF, N.; DALMOLIN, R.S.D.; KLAMT, E.; NASCIMENTO, P.C.do; SCHNEIDER, P.; GIASSON, E.; PINTO, L.F.S. **Solos do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: UFRGS: EMATER/RS-ASCAR, 2008. 222p.

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.1-2, p.95-105, 2002.

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