

## Fatores relacionados à produção e desenvolvimento de afilhos em trigo

### Factors related to tiller formation and development in wheat

Igor Pirez Valério<sup>1\*</sup>; Fernando Irajá Félix de Carvalho<sup>2</sup>; Antonio Costa de Oliveira<sup>2</sup>; Giovani Benin<sup>3</sup>; Luciano Carlos Maia<sup>5</sup>; José Antonio González Silva<sup>4</sup>; Douglas Malmann Schmidt<sup>5</sup>; Gustavo da Silveira<sup>5</sup>

#### Resumo

As plantas de trigo utilizam estratégias diferenciadas para a composição do rendimento de grãos. Entre elas se destacam os mecanismos compensatórios entre os componentes do rendimento de grãos: espigas por unidade de área, grãos por espiga e massa de grãos. A produção de grãos em trigo é representada, em grande parte, pela produção de afilhos, desde que as plantas estejam suficientemente espaçadas entre si e haja condições climáticas e de manejo adequadas para estimular um adequado afilhamento. Portanto, se faz necessário o entendimento dos diferentes fatores relacionados à produção e desenvolvimento de afilhos, desde o conhecimento das rotas sinalizantes até as respostas morfo-fisiológicas dos genótipos aos fatores de ambiente, principalmente da qualidade da luz, da fertilidade do solo e da disponibilidade hídrica. O ajuste correto desses fatores, conforme abordado nesta revisão, é de fundamental importância para a maximização da produtividade de grãos. Além disto, parece evidente a necessidade de esforços no melhor aproveitamento de genótipos com reduzido número de afilhos, mesmo com um maior gasto de sementes por hectare, buscando-se a maximização em rendimento de grãos e uma menor dependência das variáveis de ambiente.

**Palavras-chave:** *Triticum aestivum* L., afilhamento, densidade de semeadura, fatores de ambiente, controle genético e hormonal

#### Abstract

Wheat plants use different strategies for achieving grain yield. Among them, one can point out the compensatory mechanisms among the grain yield components: number of ears per unity of area, number of grains per ear and grain weight. Grain yield in wheat is mostly represented by tiller production, providing that plants are adequately spaced from each other and that weather conditions are favorable to stimulate tillering. Thus, it is necessary to understand the different factors that are related to tiller production and development. The signalling pathways and the morphophysiological responses to environmental factors such as light quality, soil fertility and water availability are also important. The correct adjustment of these factors, as presented in this review, is essential for maximizing grain yield. In the breeding programs it is important make efforts to use genotypes with low number of tillers, even with a higher number of seeds per hectare, to maximize grain yield, reducing the dependence on environmental variables.

**Key words:** *Triticum aestivum* L., tillering, seeding density, environmental factors, genetic and hormone control.

<sup>1</sup> Curso de Agronomia Universidade Federal de Pelotas, Mestrado e Doutorado (UFPel), Pelotas, RS. E-mail: igorvalerio@orosementes.com.br

<sup>2</sup> Departamento de Fitotecnia, Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Universidade Federal de Pelotas (UFPel), Pelotas, RS. E-mail: carvalho@ufpel.edu.br; acostol@terra.com.br

<sup>3</sup> Curso de Agronomia, Universidade Tecnológica Federal do Paraná (UTFPR), Pato Branco, PR. E-mail: giovani.bn@gmail.com

<sup>4</sup> Departamento de Fitotecnia, Universidade Federal de Ijuí (UNIJUI), Ijuí, RS. E-mail: jagsfaem@yahoo.com.br

<sup>5</sup> Programa de Pós-graduação em Agronomia, concentração em Fitomelhoramento. Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Universidade Federal de Pelotas (UFPel), Pelotas, RS. E-mail: lucianoc.maia@gmail.com; dams Schmidt2003@yahoo.com.br; gustavodasilveira.faem@gmail.com

\* Autor para correspondência

## Introdução

O trigo é um cereal básico para a civilização e seu cultivo segue paralelamente à história da humanidade e da modernidade. Sua participação é de extrema importância para a sustentabilidade de pequenas e grandes propriedades da região Sul do Brasil, estando altamente integrado em esquemas de rotação e/ou sucessão com as culturas do soja e do milho, em semeadura direta.

Uma maior competitividade na triticultura nacional é de fundamental importância para o Brasil atingir a auto-suficiência na produção (BACALTCHUK, 1999). Para isto, é necessário incrementar o potencial de rendimento em condições de lavoura, onde os cultivares precisam interagir com diferentes situações de ambiente e de manejo, ou seja, é necessário identificar cultivares que respondam a estímulos específicos de ambiente (SCHEEREN, 1999; BENIN et al., 2005).

O estabelecimento de estratégias que visem o aumento da produtividade das culturas anuais passa pelo maior aproveitamento da área ou das condições de campo a que são submetidas. Muitas vezes, resultados satisfatórios são atingidos por meio do incremento do número de grãos por unidade de área e do número de grãos por inflorescência. Outra estratégia que pode contribuir efetivamente para a obtenção de elevadas produtividades é o incremento do número de afilhos por planta, cuja importância é caracterizada pela participação destes como parte dos componentes do rendimento das plantas e como prováveis supridores de assimilados ao colmo principal (MEROTTO JUNIOR, 1995).

O uso do caráter número de afilhos é bastante questionado quanto ao seu melhor aproveitamento em diversas espécies, seja pela complexidade do controle genético e dos processos envolvidos na sua manifestação fenotípica como pela sua resposta diferencial às condições edafo-climáticas e sistemas de manejo (KURAPARTHY et al., 2007; OZTURK; CAGLAR; BULUT, 2006). A reduzida contribuição dos afilhos para a formação da produção final

(planta individual) vem sendo considerada um dos motivos da baixa produtividade das lavouras de trigo no Brasil (ALMEIDA, 1998; MUNDSTOCK, 1999). Isto pode ser atribuído às condições de ambiente pouco favorável ao desenvolvimento dos afilhos e pelos reduzidos esforços do melhoramento na maximização da expressão do caráter e no entendimento do seu controle genético.

Neste sentido, a busca pelo maior conhecimento do caráter, através de estudos gênicos e suas interações com o ambiente poderão auxiliar a elevar o número de afilhos férteis (afilhos produtivos), a um caráter referencial visando o incremento no rendimento de grãos, pelo fato deste modificar o índice de área fotossinteticamente ativa e a capacidade de demanda, pelo maior número de grãos e espigas e/ou panículas por unidade de área (ALVES, 1998). Desta forma, a seleção de plantas individuais com elevado número de afilhos tem sido amplamente empregada no melhoramento de plantas com intuito de maximizar o rendimento de grãos, principalmente na cultura da aveia (PETR; FREY, 1966; BENIN et al., 2003). Entretanto, não há consenso quanto à manutenção do caráter com a modificação do ambiente de planta espaçada para linha cheia, em virtude da reduzida correlação do número de afilhos em planta espaçada com a densidade de lavoura comercial (competição). Além disso, pode ser constatado que a capacidade de emissão de afilhos totais e afilhos férteis é variável entre os genótipos, conforme estudos com aveia (GALLI, 1996) e trigo (WOBETO, 1994; VALÉRIO et al., 2008), ou seja, ocorrem diferenças entre o número total de afilhos emitidos e nem todos produzem espigas e/ou panícula, sendo que muitos abortam (GALLAGHER; BISCOE, 1978), principalmente por fatores ambientais devido ao manejo (densidade de semeadura, profundidade de semeadura) ou clima (temperatura, radiação solar, fotoperíodo). A interação entre estes fatores determina que um maior número de afilhos possa não se traduzir, diretamente, em um aumento linear no rendimento de grãos.

Devido à forte correlação negativa observada entre afilhos produtivos e número de grãos por espiga, e entre o número de afilhos emitidos e férteis, o aumento do rendimento de grãos por meio do incremento do número de afilhos tem sido dificultado nos trabalhos que envolvem o melhoramento de plantas (THIRY et al., 2002). Neste sentido, os estudos genéticos de inibição do afilhamento podem ser proveitosos em dois sentidos: primeiro, o controle no desenvolvimento da área foliar em consequência de ambientes com déficit hídrico, resultando em maior eficiência do uso da água disponível e, segundo, por reduzir a incidência de afilhos inférteis (RICHARDS, 1988), o que resulta em maior eficiência do uso da seleção de genótipo com reduzido afilhamento.

Não há concordância em trabalhos científicos no que diz respeito à escolha do melhor biótipo para o caráter número de afilhos. Genótipos identificados como unicolmo evidenciam um rápido desenvolvimento de folhas e maturação mais precoce que os de afilhamento convencional (DOFING; KARLSSON 1993). Além disto, pode ser observado que constituições genéticas de trigo com menor número de afilhos produzem maior fertilidade de espiguetas (MOTZO; GIUNTA; DEIDDA, 2004) e maior massa de grãos por planta (SCHEEREN; CARVALHO; FEDERIZZI, 1995). Estes benefícios podem ser inexpressivos em função das mesmas requererem elevada densidade de sementeira para expressarem elevado rendimento de grãos (DOFING; KNIGHT, 1994). O ideal seria um genótipo com um colmo principal e dois ou três afilhos, minimizando ao máximo a perda de afilhos produtivos ao longo do desenvolvimento da cultura, que é o principal fator que contribui para a queda na redução do rendimento de genótipos com elevado afilhamento (CAMMON; KLINCK, 1981).

A comparação de genótipos unicolmo de cevada com cultivares multicolmo mostrou que os primeiros foram mais precoces em 23 graus-dia e 10.9 cm mais baixos que os cultivares convencionais, com rendimento equivalente (DOFING; KARLSSON,

1993). Além disto, necessitaram 12 graus-dia menos para atingir a expansão total das folhas e apresentaram uma maior taxa de desenvolvimento foliar. Em regiões marginais, onde os produtores necessitam de cultivares de ciclo curto, isto poderá representar uma série de vantagens na minimização de danos por geada, estresses hídricos, chuva na colheita e controle de moléstias foliares. Uma particularidade dos genótipos de alto afilhamento, como observado em cevada é o pequeno diâmetro do caule e tendência ao acamamento, enquanto genótipos unicolmo apresentam diâmetro maior e, portanto, demonstram menor probabilidade ao acamamento (SIMMONS; RASMUSSEN, WIERSMA, 1982; DOFING; KARLSSON, 1993).

Muitos trabalhos têm sido desenvolvidos em trigo para elucidar as condições de ambiente que contribuem para variação no afilhamento (SPARKES; HOLME; GAJU, 2006; OZTURK; CAGLAR; BULUT, 2006), e para identificar as regiões genômicas e genes que controlam os diferentes padrões de afilhamento (SPIELMEYER; RICHARDS, 2004; DUGGAN et al., 2005; KURAPARTHY et al., 2007). Por outro lado, pouco tem sido feito para se conhecer as relações de variações de ambiente com os efeitos gênicos envolvidos na expressão do afilhamento (DOUST, 2007). Neste sentido, o objetivo desta revisão bibliográfica é fornecer informações de aspectos genéticos e de ambiente, buscando um melhor entendimento dos fatores envolvidos na produção de afilhos em trigo, com enfoque na adoção de estratégias de manejo e suporte para o melhoramento genético vegetal.

### **Fatores genéticos envolvidos na expressão do afilhamento**

O caráter afilhamento tem sido avaliado sob muitos aspectos, sendo que a genética quantitativa tem dado grande contribuição, principalmente no que se refere às avaliações no estágio de maturação, onde diversos estudos corroboram a hipótese de

intensa interação de efeitos gênicos envolvidos na expressão do caráter. Estudos recentes com a cultura do trigo permitem realizar inferências por meio da análise dialélica sobre o controle genético de genótipos com elevado número de afilhos, destacando a ação gênica de sobredominância como a principal responsável pela sua expressão (NAZEER; HASSAN; AKRAM, 2004); DERE; YILDIRIM 2006). Entretanto, em aveia-branca, um efeito de interações epistáticas para o caráter com elevado número de afilhos, com dificuldades de interpretações na expressão gênica do caráter em diferentes cruzamentos, foi observado (VALÉRIO, 2006). Tal dificuldade pode ser decorrente dos efeitos do ambiente instável onde o experimento foi conduzido aliado à complexidade de controle do caráter, que determinam maiores dificuldades de controle dos efeitos de ambiente (SALEEM et al., 2005).

O desenvolvimento de caracteres morfológicos ocorre através da ação e interação de muitos genes com comportamento diferenciado durante os diferentes estádios de crescimento, sendo a expressão desses modificada pelas interações epistáticas e pelo ambiente (ATCHLEY; ZHU, 1997). Em arroz, um modelo temporal da expressão gênica para o caráter número de afilhos em diferentes estádios de desenvolvimento, onde até mesmo um gene individual ou genes da mesma região genômica podem ter efeitos opostos em vários estádios do desenvolvimento da planta (YAN et al., 1998). Devido a maior dificuldade na expressão diferencial do caráter com elevado número de afilhos ocasionada pela intensa interação de genes com diferente efeito no caráter, poucos afilhos em arroz têm sido priorizado como o principal biótipo para alcançar o ideótipo de planta (KHUSH, 2000). Este fato pode ser relacionado à cultura do trigo, onde os benefícios seriam maiores pelo melhor aproveitamento dos genótipos em ambientes de grandes variações climáticas, como ocorre em condições de lavoura na região Sul do Brasil.

A ocorrência de mutações nos meristemas

axilares tem contribuído de forma sistemática na identificação de diferentes biótipos relacionados à produção de afilhos, sendo reportadas em diversas espécies, alterando o modelo e padrão de desenvolvimento dos mesmos. Em geral, os mutantes são caracterizados em duas classes, sendo uma de mutantes com produção excessiva de ramos laterais conhecidos em milho como “*teosinte branched1*” (*tb1*) (DOEBLEY; STEC; HUBBARD, 1997), em *Arabidopsis* como “*supershoot/bushy*” (TANTIKANJANA et al., 2004), em ervilha como “*ramosus*” (SOREFAN et al., 2003) e em petúnia como “*decreased apical dominance*” (*dad*) (NAPOLI; RUEHLE 1996). A outra classe de mutantes é caracterizada por meio do reduzido número de ramos laterais, como os mutantes “*lateral suppressor*” (SCHUMACHER et al., 1999) e “*blind*” em tomate (SCHMITZ; THERES, 2002), o mutante recessivo “*uniculm2*” no cromossomo 6H em cevada (BABB; MUEHLBAUER, 2003) e alguns mutantes de arroz como “*monoculm1*” (LI et al., 2003).

Em trigo, embora um gene, mapeado no braço curto do cromossomo 1A, tenha sido identificado como o responsável pela inibição do afilhamento (RICHARDS, 1988; SPIELMEYER; RICHARDS, 2004), a maior parte do entendimento da variação para o afilhamento foi encontrado relacionado a locos de caracteres quantitativos (QTL – *Quantitative trait loci*). Trabalhos recentes de mapeamento genético em trigo têm possibilitado a identificação de mutantes para o afilhamento a partir do trigo diplóide *Triticum monococcum* subespécie *monococcum*. Nesta espécie é atribuído ao controle genético do afilhamento uma herança simples (KURAPARTHY et al., 2007), sendo o fenótipo unicolmo relacionado à mutação de um único gene recessivo (*tin3*) localizado no braço longo do cromossomo 3A. A herança simples do caráter tem sido identificada em outros cereais diplóides, como a cevada (BABB; MUEHLBAUER, 2003), o centeio (MALYSHEV et al., 2001) e o arroz (LI et al., 2003).

A ocorrência de poucos mutantes está relacionada ao nível de ploidia do trigo cultivado, sendo uma espécie hexaplóide, onde a expressão de homoalelos funcionais poderia ser compensada geneticamente para locos mutantes não funcionais (KURAPARTHY et al., 2007). Pode ser destacado, ainda, a importância das avaliações de mapeamento e isolamento de genes com herança simples em diplóides ou espécies doadoras em poliplóides, o que possibilitaria a identificação de alelos ortólogos para afilhamento, não apenas nos genomas do trigo poliplóide, mas na tribo *Triticeae* como um todo. Além disto, o mapeamento do gene *tin3* possibilita futuras análises comparativas entre gramíneas pela sintenia existente entre espécies. Neste sentido, Kuraparthi et al. (2007) ressaltam a conservação intensa pela sintenia entre cromossomos homólogos do grupo 3 do trigo e o cromossomo 1 do arroz, no qual foram identificados diversos mutantes unicolmo (LI et al., 2003), o que potencializa o uso do gene *tin3* como um marcador para o posicionamento físico no genoma de outras espécies e posterior sequenciamento.

### Efeito hormonal

O balanço entre auxinas e citocininas tem um papel importante na regulação do crescimento e desenvolvimento meristemático (LEYSER, 2006; VEIT, 2006). O controle do desenvolvimento dos afilhos em gramíneas parece ocorrer devido à sincronização entre a divisão e o alongamento celular, e estes processos estão relacionados às condições hormonais das plantas (ALVES, 1998). A ação exercida pela auxina (divisão e alongamento celular) e citocinina (divisão celular) está associada, respectivamente, à inibição e promoção do desenvolvimento de gemas laterais (TAIZ; ZEIGER, 1991).

Trabalhos recentes em *Arabidopsis* destacam a presença dos mutantes *bushy* e *dwarfl* (*bud1*),

que manifestaram maior número de ramificações que o tipo selvagem nos últimos estádios de desenvolvimento, devido a uma menor dominância apical resultante de uma deficiência no transporte polar de auxinas (DAI et al., 2006). O gene *bud1* codifica o MAP KINASE KINASE7 (MKK7). O MKK7 é o primeiro componente identificado da cascata de quinases MAP que regula o transporte de auxinas, afetando desta forma a dominância apical (WANG; LI, 2006). Evidências sugerem que a auxina não age de forma isolada no afilhamento, havendo ainda os efeitos da citocinina, a qual é sintetizada nas raízes e transportada para superar a dormência de gemas axilares, sendo considerada como um mensageiro secundário de sinais. Contudo, a auxina pode modular a concentração de citocinina, intermediando o surgimento de gemas.

O isolamento e caracterização dos genes *more axillary growth* (*max*) em *Arabidopsis*, *ramosus* (*rms*) em ervilha e *decreased apical dominance* (*dad1*) em petúnia, sugerem uma nova rota regulatória envolvendo moléculas sinalizantes derivada de carotenóides. Estas moléculas são consideradas como mensageiros secundários alternativos que quantificam a ação da auxina no desenvolvimento de gemas axilares. Esta nova rota regulatória para afilhamento, controlada através de compostos derivados de carotenóides, está fortemente conservada em plantas Magnoliopsidas e Liliopsidas, já que homólogos funcionais de *max2* e *max3* também têm sido identificados em arroz (ISHIKAWA et al., 2005). Por outro lado, pouco tem sido desenvolvido no estudo de conservação dessas rotas regulatórias para cultura do trigo. O conhecimento da sinalização de hormônios que atuam no processo de afilhamento se revela um excelente modelo para o estudo de interações do complexo gênico e da manifestação do ambiente que atuam no desenvolvimento da planta (LEYSER, 2003), no sentido de contribuir para um rápido progresso da identificação dos mecanismos regulatórios do afilhamento.

## Fatores de ambiente

Em condições de campo, quatro situações podem ser observadas relacionadas ao afilhamento: i) emissão de afilho (s), independente das condições nutricionais do solo ou do genótipo (KLEPPER; RICKMAN; PETRESON, 1982; MASLE, 1985), ii) plantas que possuem somente o colmo principal, iii) plantas nas quais o afilho respectivo à primeira folha é omitido, e iv) plantas com todos os afilhos primários presentes. Estas variações no padrão de afilhamento são atribuídas ao genótipo e às condições de ambientes desfavoráveis, como adversidades climáticas e variações de fertilidade do solo.

Em condições de ambiente favoráveis, segundo (RICKMAN; KLEPPER; PETERSON, 1985), existe a produção uniforme com o surgimento de afilhos regularmente espaçados e com relativa distribuição de assimilados, que contribuem de forma conjunta para o rendimento de grãos. Plantas com padrões irregulares no afilhamento, em nível de campo, influenciam diretamente a redução de produtividade de lavouras submetidas a esta situação, pela competição entre afilhos nos diferentes estádios de desenvolvimento e pela dominância apical, a qual modula o crescimento de gemas axilares, sendo o grau dessa modulação dependente do genótipo, do ambiente e do grau de desenvolvimento da planta (MARTIN, 1987). Os efeitos do ambiente relacionados à emissão e desenvolvimento de afilhos podem ser destacados por diversos aspectos, sendo os principais discutidos a seguir:

## Quantidade e qualidade de luz

A quantidade de radiação solar incidente e o efeito da relação entre a luz vermelha e vermelho extremo (V:VE) sobre o dossel (área foliar) da planta se destacam com grande efeito sobre a dominância apical (BALLARÉ et al., 1987). Em trigo pode ser evidenciado que o efeito da intensidade da luz durante o desenvolvimento das plantas tem um incremento direto na taxa de crescimento e de afilhamento (ASPINAL; PALEG, 1964), em função da maior

quantidade de fotoassimilados disponíveis, oriundos da maior área fotossinteticamente ativa. Na mesma cultura, em ambientes de estresse (60% de luz natural incidente), foi observado entre os genitores e suas populações segregantes de trigo, uma amplitude de distribuição de frequências semelhante para o número de afilhos férteis, evidenciando dificuldades em obter progresso genético (SCHEEREN; CARVALHO; FEDERIZZI, 1997). Desta forma, há necessidade de considerar o ambiente de seleção na condução de populações segregantes. Assim, o cultivo de populações segregantes de cereais em regiões marginais e/ou em anos desfavoráveis poderá resultar em reduzido progresso genético, tanto para a maximização da expressão do caráter quanto para a seleção de genótipos com tendência unicolmo.

O efeito da qualidade da luz também evidencia pronunciada influência na produção de afilhos, destacando a redução na produção em espécies como centeio, trigo, trevo branco e cevada (CASAL; SANCHES; DEREGIBUS, 1986; DAVIS; SIMMONS, 1994). A relação entre a qualidade da luz e a emergência de afilhos foi observada pelo aumento na emergência de afilhos com o incremento artificial de luz vermelha na base da planta (CASAL; SÁNCHEZ; DEREGIBUS, 1986); e pelo incremento artificial de luz vermelho extremo (distante), inibindo a produção de ramos em trevo branco (GAUTIER et al., 1995).

A área foliar também pode afetar a quantidade de afilhos pelo nível de competição, causando redução da superfície fotossintética ativa, podendo restringir a disponibilidade de carboidratos para sustentar a produção de afilhos (ALMEIDA et al., 2004). Em trabalhos desenvolvidos com trigo, aveia e cevada, a redução da área foliar não é limitante para o afilhamento em ambientes de baixa competição (ALVES; MUNDSTOCK; MEDEIROS, 2000). Por outro lado, em populações com elevada densidade de plantas ocorre um maior fechamento do dossel que absorve a luz vermelha na parte superior e deixa passar a luz vermelho extremo para as

camadas inferiores do dossel, ocasionando a maior redução do afilhamento pela maior incidência de luz vermelho extremo (ALVES, 1998). Assim, o sistema de manejo ao qual as plantas são submetidas está diretamente relacionado à síntese e aproveitamento de recursos de fotoassimilados, sendo determinante para a maior sobrevivência de afilhos.

As mudanças nas condições de luz do ambiente, muitas vezes determinada em função do nível de competição estabelecida, promovem alterações na elongação do colmo, internós de planta e afeta o desenvolvimento dos afilhos. Esta série de alterações é consequência da percepção da planta (rota do fitocromo) de um decréscimo na taxa de luz vermelha:vermelho extremo (V:VE) (SAWERS; SHEEHAN; BRUTNELL, 2005). Os fitocromos estão relacionados a respostas para a mudança no sistema de luminosidade do ambiente, e membros de três subfamílias de fitocromo (*PhyA*, *PhyB*, *PhyC*) ocorrem nas gramíneas (SAWERS; SHEEHAN; BRUTNELL, 2005). No trigo hexaplóide, há evidências da presença destas subfamílias, pois há três cópias de *PhyC*, sendo todas expressas (DEVOS et al., 2005). Isto tem sido fonte para estudos da manipulação de fitocromos em relação às mudanças percebidas no ambiente de desenvolvimento da planta, mediante mudanças na qualidade da luz (DOUST, 2007). Desta forma, conforme destacam (SPARKES; HOLME; GAJU, 2006), a qualidade da luz, em maior taxa do que a intensidade da luz, é o fator chave determinante para a sobrevivência de afilhos. Em trigo, aveia e arroz, isto pode ser mediado pela concentração de nitrogênio na folha, pois quanto mais nitrogênio disponível, maior o crescimento do dossel da planta antes que se inicie a morte de afilhos. Quando a planta tem nitrogênio em grande concentração, a relação crítica de luz vermelha: vermelho extremo (menor produção de afilhos) (V:VE) é menor do que quando o nitrogênio está em menor concentração (ZHONG et al., 2002, 2003), sendo regulado pelo índice de área foliar.

### Fator Nutricional (nitrogênio)

O nitrogênio é considerado um elemento essencial para as plantas, por fazer parte das moléculas de clorofila, aminoácidos, DNA, citocromos e de todas as enzimas e coenzimas (MARIOT et al., 2003). Além disto, quando em deficiência, no período de afilhamento, ocasiona assincronia na emissão de afilhos. Quando a deficiência ocorre neste período, os afilhos têm pouca chance de sobreviver, mesmo que a planta receba suplementação de nitrogênio em períodos posteriores (MUNDSTOCK, 1999), afetando consideravelmente o rendimento de grãos da cultura, justamente em virtude da exportação de carboidratos do colmo principal para os novos afilhos ser reduzida.

Em trigo a adubação com nitrogênio pode ser utilizada para manipular a população (incremento no número de afilhos) e para o suprimento das necessidades nutricionais da espécie para produção de proteína (CONLEY; SCHARF, 2003). Desta forma, o estágio de desenvolvimento, em trigo, é um importante indicador do momento de aplicação do nitrogênio. Conforme destacado, na relação entre a qualidade da luz incidente e conteúdo de nitrogênio foliar, a diferença entre quem recebe precocemente e tardiamente o nitrogênio pode explicar tal relação, sendo que quem recebe precocemente têm menor relação do nível crítico de luz vermelha:vermelho extremo (V:VE), do que os que recebem o nitrogênio em estádios mais avançados (SPARKES; HOLME; GAJU, 2006), com maior aproveitamento no índice de área foliar, ou seja, maior a área fotossintética. Isto reforça a necessidade da aplicação de nitrogênio nos estádios de desenvolvimento recomendados para cultura, a partir da terceira folha formada até o início do alongamento ou até o aparecimento do primeiro nó, conforme os estádios de desenvolvimento da escala de LARGE (1954), potencializando assim, a máxima exploração do potencial genético dos cultivares.

## Fotoperíodo

O efeito do fotoperíodo foi bem discutido nas culturas de trigo e cevada por Miralles e Richards (2000), os quais observaram a redução do número de afilhos por folha emergida em função do aumento do fotoperíodo. Os autores ainda destacam que a taxa de surgimento de afilhos aumenta quando as plantas se desenvolvem em fotoperíodo curto e decrescem quando transferidas para fotoperíodo longo. Destaca-se, assim, a necessidade de realizar a semeadura no período em que proporcione ao genótipo maximizar a produção de afilhos, ou seja, na época recomendada para cada cultura, conforme zoneamento agro-climático de cada região. No caso de atraso na semeadura, deve-se aumentar a densidade utilizada, em virtude da redução no crescimento individual da planta e produção de afilhos (LLOVERAS et al., 2004), ocasionado pelo incremento do fotoperíodo.

## Concentração de água

O padrão de afilhamento ainda pode ser influenciado pela deficiência de água no desenvolvimento da cultura, reduzindo o tamanho e o número de afilhos quando a deficiência ocorre antes da antese na cultura do trigo (LAWLOR et al., 1981) e causando a morte de afilhos quando ocorre após a antese (MUSICK; DUSEK, 1980).

## Densidade de semeadura

A densidade de semeadura é uma das técnicas culturais que mais podem influenciar o rendimento de grãos, bem como outros caracteres agrônômicos. A variação da produtividade em relação à densidade de semeadura está relacionada ao potencial do genótipo em produzir afilhos férteis, uma vez que a densidade de semeadura influencia de forma direta o número de espigas e/ou panículas produzidas por unidade de área (OZTURK; CAGLAR; BULUT,

2006), o que, aliado ao número de grãos por espiga e à massa de grãos, determinam o rendimento de grãos em cereais (GRAFIUS, 1964).

O trigo, de modo geral, quando cultivado sob reduzidas densidades de semeadura expressa um menor número de espigas por unidade de área. Em altas densidades, o número máximo de colmos é atingido antes do que em baixas densidades, mas a senescência dos afilhos inicia mais precocemente (DARWINKEL, 1978). Neste caso, os afilhos tardios têm pequeno número de grãos por espiga, poucas espiguetas férteis e poucos grãos por espigueta, dificultando assim, o aproveitamento de genótipos de trigo com elevado potencial de afilhamento, quando submetidos a elevadas densidades.

O trigo e outros cereais de estação fria expressam uma capacidade de compensar a falta ou excesso de um componente do rendimento (GRAFIUS, 1978; FREEZE; BACON, 1990; BENIN et al., 2003), pela modificação dos demais componentes. Tal modificação, dependendo do genótipo, do ambiente e da interação entre ambos, pode ser suficiente para a maximização do potencial produtivo por unidade de área. Assim, o nível ótimo de densidade que determina o máximo rendimento de grãos pode não estar diretamente relacionado apenas à emissão de afilhos. Isto pode ser destacado para os genótipos que evidenciam reduzido potencial de afilhamento, em virtude de apresentarem a maior relação de efeito compensatório com os demais componentes, conforme destacado por (SCHEEREN; CARVALHO; FEDERIZZI, 1995), onde genótipos de trigo com este biótipo de planta apresentaram maior massa de grãos.

As alterações provocadas em caracteres competitivos promovem mudanças em nível fisiológico, com influência na radiação capturada e na eficiência do uso desta radiação pela planta (WHALEY et al., 2000). O fato da densidade populacional das plantas modificar a qualidade da luz (TAIZ; ZEIGER, 1991) pode ser atribuído ao controle do desenvolvimento dos afilhos,



pela ação via fitocromo, modificando as relações hormonais nas plantas que, por sua vez, afetam o desenvolvimento dos tecidos (ALVES, 1998). Este cenário pode ser verificado em estudos de densidade em trigo (DARWINKEL, 1978; GALLI, 1996; ALVES, 1998) e em aveia (GALLI, 1996; ALVES, 1998), onde há uma menor produção de afilhos sob altas densidades. Neste sentido, é evidente que há interação da luz via fitocromo com os hormônios envolvidos nos processos de cascata de sinais que controlam o desenvolvimento de afilhos em gramíneas (ALVES, 1998).

## Conclusão

Os mecanismos regulatórios do desenvolvimento e expressão do caráter número de afilhos em trigo apresentam grande complexidade. O maior conhecimento na conservação das regiões genômicas relacionadas com afilhamento e o contínuo estudo das respostas morfológicas e fisiológicas das espécies em função das variações do ambiente, é essencial para a compreensão dos fatores genéticos e variações genômicas em trigo. Além disto, parece evidente a necessidade de esforços no melhor aproveitamento de genótipos com reduzido número de afilhos, mesmo com um maior gasto de sementes por hectare, buscando-se a maximização em rendimento de grãos e uma menor dependência das variáveis de ambiente.

## Referências

ALMEIDA, M. L. *Modificação do afilhamento de trigo e aveia pela qualidade da luz*. 1998. Tese (Doutorado em Fitotecnia) – Programa de Pós-graduação em Agronomia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

ALMEIDA, M. L.; SANGOI, L.; MEROTTO JR., A.; ALVES, A. C.; NAVA, I. C.; KNOPP, A. C. Tiller emission and dry mass accumulation of wheat cultivars under stress. *Scientia Agricola*, Piracicaba, v. 61, n. 3, p. 266-270, 2004.

ALVES, A. C. *Mecanismos de controle do desenvolvimento de afilhos em cereais de estação fria*. 1998. Tese

(Doutorado em Fitotecnia). Programa de Pós-graduação em Agronomia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

ALVES, A. C.; MUNDSTOCK, C. M.; MEDEIROS, J. D. Sistema vascular e controle do desenvolvimento de perfilhos em cereais de estação fria. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, v. 23, n. 1, p. 59-67, 2000.

ASPINAL, D.; PALEG, L. G. Effects of day length and light intensity of growth of barley. II. Vegetative development. *Australian Journal of Biological*, Washington, v. 17, p. 807-822, 1964.

ATCHLEY, W. R.; ZHU, J. Developmental quantitative genetics, conditional epigenetic variability and growth in mice. *Genetics*, Baltimore, v. 147, n. 2, p. 765-776, 1997.

BABB, S.; MUEHLBAUER, G. J. Genetic and morphological characterization of the barley *uniculm2 (cul2)* mutant. *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, v. 106, n. 5, p. 846-857, 2003.

BACALTCHUK, B. Desafios enfrentados pela Embrapa Trigo. In: CUNHA, G. R.; TROMBINI, M. F. *Trigo no Mercosul: coletânea de artigos*. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 1999. p. 163-171.

BALLARÉ, C. L.; SÁNCHEZ, R. A.; SCOPEL, A. L.; CASAL, J. J.; GHERSA, C. M. Early detection of neighbour plants by phytochrome perception of spectral changes in reflected sunlight. *Plant, Cell and Environment*, Oxford, v. 10, n. 7, p. 551-557, 1987.

BENIN, G.; CARVALHO, F. I. F.; OLIVEIRA, A. C.; LORENCETTI, C.; VIEIRA, E. A.; COIMBRA, J. L. M.; VALÉRIO, I. P.; FLOSS, E. L.; BERTAN, I.; SILVA, G. O. Adaptabilidade e estabilidade em aveia em ambientes estratificados. *Ciência Rural*, Santa Maria, v. 35, n. 2, p. 295-302, 2005.

BENIN, G.; CARVALHO, F. I. F.; OLIVEIRA, A. C.; LORENCETTI, C.; VALÉRIO, I. P.; SCHMIDT, D. A. M.; HARTWIG, I.; RIBEIRO, G.; VIEIRA, E. A.; SILVA, J. A. G. Early generation selection strategy for yield and yield components in white oat. *Scientia Agricola*, Piracicaba, v. 62, n. 4, 2005.

BENIN, G.; CARVALHO, F. I. F.; OLIVEIRA, A. C.; MARCHIORO, V. S.; LORENCETTI, C.; KUREK, A. J.; SILVA, J. A. G.; CARGNIN, A.; SIMIONI, D. Estimativas de correlações e coeficientes de trilha como critérios de seleção para rendimento de grãos em aveia. *Revista Brasileira de Agrociência*, Pelotas, v. 9, n. 1, p. 9-16, 2003.

CASAL, J. J.; SÁNCHEZ, R. A.; DEREGIBUS, V. A. The effect of plant density on tillering the involvement of R/FR ratio and the proportion of radiation intercepted per

- plant. *Environmental and Experimental Botany*, Oxford, v. 26, n. 4, p. 365-371, 1986.
- COMMON, J.C.; KLINCK, H.R. Sequence and synchrony of culm development: implications in breeding for limited tillering barleys. In: International Barley Genetics Symposium, 4., 1981, Edinburg, Scotland. *Proceedings*. Edinburgh: Univ. Press, 1981. p.533-536.
- CONLEY, S. P.; SCHARF, P. Wheat tiller number and spring nitrogen recommendations. *Integrated Pest & Crop Management Newsletter*, Missouri, v. 13, n. 2, 2003.
- DAI, Y.; WANG, H.; LI, B.; HUANG, J.; LIU, X.; ZHOU, Y.; MOU, Z.; LI, J. Increased expression of MAP KINASE KINASE7 causes deficiency in polar auxin transport and leads to plant architectural abnormality in Arabidopsis. *Plant Cell*, Rockville, v. 18, n. 2, p. 308-320, 2006.
- DARWINKEL, A. Patterns of tillering and grain production of winter wheat at a wide range of plant densities. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, Cambridge, v. 26, n. 4, p. 383-398, 1978.
- DAVIS, M. H.; SIMMONS, S. R. Far-red light reflected from neighbouring vegetation promotes shoot elongation and accelerates flowering in spring barley plant. *Plant Cell and Environment*, Oxford, v. 17, n. 7, p. 829-836, 1994.
- DERE, S.; YILDIRIM, M. B. Inheritance of plant height, tiller number per plant, spike height and 1000-kernel weight in a 8x8 diallel cross population of bread wheat. *Cereal Research Communications*, Szeged, v. 34, n. 2-3, p. 965-972, 2006.
- DEVOS, K. M.; BEALES, J.; OGIHARA, Y.; DOUST, A. Comparative sequence analysis of the phytochrome C gene and its upstream region in allohexaploid wheat reveals new data on the evolution of its three constituent genomes. *Plant Molecular Biology*, Dordrecht, v. 58, n. 5, p. 625-641, 2005.
- DOEBLEY, J.; STEC, A.; HUBBARD, L. The evolution of apical dominance in maize. *Nature*, London, v. 386, n. 6624, p. 485-488. 1997.
- DOFING, S. M.; KARLSSON, M. G. Growth and development of unculm and conventional-tillering barley lines. *Agronomy Journal*, Madison, v. 85, n. 1, p. 58-61, 1993.
- DOFING, S. M.; KNIGHT, C. W. Yield component compensation in unculm barley lines. *Agronomy Journal*, Madison, v. 86, n. 2, p. 273-276, 1994.
- DOUST, A. N. Review: Architectural evolution and its implications for domestication in grasses. *Annals of Botany*, London, v. 100, n. 5, p. 1-10, 2007.
- DUGGAN, B. L.; RICHARDS R. A.; VAN HERWAARDEN A. F.; FETTELL N. A. Agronomic evaluation of a tiller inhibition gene (tin) in wheat. I. Effect on yield components, and grain protein. *Australian Journal of Agricultural Research*, Oxford, v. 56, n. 2, p. 169-178, 2005.
- FREEZE, D. M.; BACON, R. K. Row-spacing and seeding rate effects on wheat yields in the Mid-South. *Journal of Production Agriculture*, Madison, v. 3, p. 345-348, 1990.
- GALLAGHER, J. N.; BISCOE, P. V. A physiological analysis of cereal yield. II. Partitioning of dry matter. *Agricultural Progress*, Cambridge, v. 53, p. 51-70. 1978.
- GALLI, A. P. *Competição intraespecífica e o crescimento de trigo e aveia em duas épocas de cultivo*. 1996. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) – Programa de Pós-graduação em Agronomia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- GAUTIER, H.; VARLET, G. C.; GASTAL, F.; MOULIA, B. Evolution of the leaf area index in a white clover and tall fescue intercrop: possible regulation by light quality. In: SINOQUER, H.; CRUZ, P. (Ed.) *Ecophysiology of tropical intercropping*. France: INRA editions, 1995. p. 275-284.
- GRAFIUS, J. E. A geometry for plant breeding. *Crop Science*, Madison, v. 4, n. 2, p. 241-246, 1964.
- \_\_\_\_\_. Multiple characters and correlated response. *Crop Science*, Madison, v. 18, n. 6, p. 931-934, 1978.
- ISHIKAWA, S.; MAEKAWA, M.; ARITE, T.; ONISHI, K.; TAKAMURE, I.; KYOZUKA, J. Suppression of tiller bud activity in tillering dwarf mutants of rice. *Plant and Cell Physiology*, Oxford, v. 46, n. 1, p. 79-86, 2005.
- KHUSH, G. S. New plant type of rice for encreasing the genetic yield potential. In: NANDA, J. S. (Ed.). *Rice breeding and genetics*. Enfield (NH): Science Publishers, p. 99-108, 2000.
- KLEPPER, B.; RICKMAN, R. W.; PETERSON, C. M. Quantitative characterization of ve, Madison, v. 74, n. 4, p. 789-792, 1982.
- KURAPARTHY, V.; SOOD, S.; DHALIWAL, H.; getative development in small cereal grain. *Agronomy Journal* CHHUNEJA, P.; GILL, B. Identification and mapping of a tiller inhibition gene (tin3) in wheat. *Theoretical and Applied Genetic*, New York, v. 114, n. 2, p. 285-294, 2007.

- LARGE, E. C. Growth stages in cereals. *Plant Pathology*, Oxford, v. 3, n. 1, p. 128-129, 1954.
- LAWLOR, D. W.; DAY, W.; JOHNSTON, A. E.; LEGG, B. J.; PARKINSON, K. J. Growth of spring barley under drought: crop development, photosynthesis, dry-matter accumulation and nutrient content. *Journal of Agricultural Science*, New York, v. 96, n. 2, p. 167-186, 1981.
- LEYSER, O. Dynamic integration of auxin transport and signalling. *Current Biology*, Cambridge, v. 16, n. 1, p. 424-433, 2006.
- \_\_\_\_\_. Regulation of shoot branching by auxin. *Trends in Plant Science*, London, v. 8, n. 11, p. 541-545, 2003.
- LI, X.; QIAN, Q.; FU, Z.; WANG, Y.; XIONG, G.; ZENG, D.; WANG, X.; LIU, X.; TENG, S.; FUJIMOTO, H.; YUAN, M.; LUO, D.; HAN, B.; LI, J. Control of tillering in rice. *Nature*, London, v. 422, n. 6932, p. 618-621, 2003.
- LLOVERAS, J.; MANENT, J.; VIUDAS, J.; LÓPEZ, A.; SANTIVERI, P. Seeding rate influence on yield and yield components of irrigated winter wheat in a mediterranean climate, in wheat. *Agronomy Journal*, Madison, v. 96, n. 5, p. 1258-1265, 2004.
- MALYSHEV, S.; KORZUN V.; VOYLOKOV, A.; SMIRNOV, V.; BÖRNER, A. Linkage mapping of mutant loci in rye (*Secale cereale* L.). *Theoretical and Applied Genetic*, Berlin, v. 103, n. 1, p. 70-74, 2001.
- MARIOT, C. H. P.; SILVA, P. R. F.; MENEZES, V. G.; TEICHMANN, L. L. Resposta de duas cultivares de arroz irrigado à densidade de semeadura e à adubação nitrogenada. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, v. 38, n. 2, p. 233-241, 2003.
- MARTIN, G. C. Apical dominance. *HortScience*, Alexandria, v. 22, n. 5, p. 824-833, 1987.
- MASLE, J. Competition among tillers in winter wheat: consequences for growth and development of the crops. In: NATO ADVANCED RESEARCH WORKSHOP ON WHEAT GROWTH AND MODELLING. 1985, New York. *Proceeding...* New York : Plenum, 1985. 407p. p.33-54. (NATO ASI Serie A, Live Science, v. 86).
- MEROTTO JUNIOR, A. *Processo de afilamento e crescimento de raízes de trigo afetado pela resistência do solo*. 1995. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) – Programa de Pós-graduação em Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- MIRALLES, D. J.; RICHARDS, 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.
- MOTZO, R.; GIUNTA, F.; DEIDDA, M. Expression of a tiller inhibitor gene in the progênies of interspecific crosses *Triticum aestivum* L. x *T. turgidum* subsp. durum. *Field Crop Research*, Orlando, v. 85, n. 1, p. 15-20, 2004.
- MUNDSTOCK, C. M. *Planejamento e manejo integrado da lavoura de trigo*. Porto Alegre: UFRGS, 1999, 228p.
- MUSICK, J. T.; DUSEK, D. A. Planting date and water deficit effects on development and yield of irrigated winter wheat. *Agronomy Journal*, Madison, v. 72, n. 1, p. 45-52, 1980.
- NAPOLI, C. A.; RUEHLE, J. New mutations affect meristem growth and potential in *Petunia hybrida* Vilm. *Journal of Heredity*, Lund, v. 87, n. 3, p. 371-377, 1996.
- NAZEER, A. W.; HASSAN, M. S.; AKRAM, Z. Genetic architecture of some agronomic traits in diallel cross of bread wheat. *Pakistan Journal of Biological Science*, Faisalabad, v. 7, n. 8, p. 1340-1342, 2004.
- OZTURK, A.; CAGLAR, O.; BULUT, S. Growth and yield response of facultative wheat to winter sowing, freezing sowing and spring sowing at different seeding rates. *Journal of Agronomy and Crop Science*, Erzurum, v. 192, n. 1, p. 10-16, 2006.
- PETR, F. C.; FREY, K. J. Genotypic correlations, dominance and heritability of quantitative characters in oats. *Crop Science*, Madison, v. 6, n. 3, p. 259-262, 1966.
- RICHARDS, R. A. A tiller inhibition gene in wheat and its effect on plant growth. *Australian Journal of Agricultural Research*, Collingwood, v. 39, n. 5, p. 749-757, 1988.
- RICKMAN, R. W.; KLEPPER, B.; PETERSON, C. M. Wheat seedling growth and developmental response to incident photosynthetically active radiation. *Agronomy Journal*, Madison, v. 77, n. 2, p. 283-287, 1985.
- SALEEM, M. Y.; ATTA, B. M.; CHEEMA, A. A.; MUKHTAR, Z.; HAQ, M. A. Detection of epistasis and estimation of additive and dominance components of genetic variation using triple test cross analysis in rice (*Oryza sativa* L.). *Caderno de Pesquisa*, Santa Cruz do Sul, v. 17, n. 1, p. 37-50, 2005.
- SAWERS, R. J. H.; SHEEHAN, M. J.; BRUTNELL, T. P. Cereal phytochromes: targets of selection, targets for manipulation? *Trends in Plant Science*, London, v. 10, n. 3, p. 138-143, 2005.
- SCHEEREN, P. L. Trigo no Brasil. In: CUNHA, G. R.; TROMBINI, M. F. *Trigo no Mercosul: coletânea de artigos*. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 1999. p. 122-133.

- SCHEEREN, P. L.; CARVALHO, F. I. F.; FEDERIZZI, L. C. Resposta do trigo aos estresses causados por baixa luminosidade e excesso de água no solo. Parte II – Teste no Campo. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, v. 30, n. 5, p. 605-619, 1995.
- \_\_\_\_\_. Resposta do trigo á baixa luminosidade e suas implicações com o melhoramento genético. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, v. 32, n. 12, p. 1287-1293, 1997.
- SCHMITZ, G.; THERES, K. Genetic control of branching in Arabidopsis and tomato. *Current Opinion in Plant Biology*, Oxford, v. 2, n. 1, p. 51-55, 1999.
- SCHUMACHER, K.; SCHMITT, T.; ROSSBERG, M.; SCHMITZ, G.; THERES, K. The lateral suppressor (Ls) gene of tomato encodes a new member of the VHIID protein family. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, New Orleans, v. 96, n. 1, p. 290-295, 1999.
- SIMMONS, S. R., RASMUSSEN, D. C.; WIERSMA, J. V. Tillering in barley: genotype, row spacing and seeding rate effects. *Crop Science*, Madison, v. 22, n. 4, p. 801-805, 1982.
- SOREFAN, K.; BOOKER, J.; HAUROGNÉ, K.; GOUSSOT, M.; BAINBRIDGE, K.; FOO, E.; CHATFIELD, S.; WARD, S.; BEVERIDGE, C.; RAMEAU, C.; LEYSER, O. MAX4 and RMS1 are orthologous dioxygenase like genes that regulate shoot branching in Arabidopsis and pea. *Genes Development*, Woodburg, v. 17, n. 12, p. 1469-1474, 2003.
- SPARKES, D. L.; HOLME, S. J.; GAJU, O. Does light quality initiate tiller death in wheat? *European Journal of Agronomy*, Amsterdam, v. 24, n. 3, p. 212-217, 2006.
- SPIELMEYER, W.; RICHARDS, R. A. Comparative mapping of wheat chromosome 1AS which contains the tiller inhibition gene (tin) with rice chromosome 5S. *Theoretical and Applied Genetic*, Berlin, v.109, n. 6, p. 1303-1310, 2004.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. *Plant Physiology*. Rockville, Redwood City: The Benjamim/Cummings, 1991, 719p.
- TANTIKANJANA, T.; MIKKELSEN, M. D.; HUSSAIN, M.; HALKIER, B. A.; SUNDARESAN, V. Functional analysis of the tandem-duplicated P450 genes SPS/BUS/CYP79F1 and CYP79F2 in glucosinolate biosynthesis and plant development by Ds transposition-generated double mutants. *Plant Physiology*, Rockville, v. 135, n. 2, p. 840-848, 2004.
- THIRY, D. E.; THIRY, D. E.; SEARS, R. G.; SHROYER, J. P. *Relationship between tillering and grain yield of kansas wheat varieties*. Keeping up with research 134. Kansas State University: Agricultural Experiment Station and Cooperative Extension Service. 2002. 6p.
- VALÉRIO, I. P. Bases genéticas de caracteres quantitativos em diferentes populações de aveia (*Avena sativa* L.). 2006. *Dissertação* (Mestrado em Fitomelhoramento) – Programa de Pós-Graduação em Agronomia, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas. 2006.
- VALÉRIO, I. P.; CARVALHO, F. I. F.; OLIVEIRA, A. C.; MACHADO, A. A.; BENIN, G.; SCHEEREN, P. L.; SOUZA, V. Q.; HARTWIG, I. Desenvolvimento de afilhos e componentes do rendimento em genótipos de trigo sob diferentes densidades de semeadura. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, v. 43, n. 3, p. 319-326, 2008.
- VEIT, B. Stem cell signalling networks in plants. *Plant Molecular Biology*, Dordrecht, v. 60, n. 6, p. 793-810, 2006.
- WANG, Y.; LI, J. Genes controlling plant architecture. *Current Opinion in Biotechnology*, London, v. 17, n. 2, p. 1-7, 2006.
- WHALEY, J. N.; SPARKES, D. L.; FOULKES, M. J.; SPINK, J. H.; SEMERE, T.; SCOTT, R. K. The physiological response of winter wheat to reductions in plant density. *Annals of Applied Biology*, v. 137, n. 2, p. 165-177, 2000.
- WOBETO, C. *Padrão de afilhamento, sobrevivência de afilhos e suas relações com o rendimento de grãos em trigo*. 1994. *Dissertação* (Mestrado em Fitotecnia) – Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, Universidade Federal de Pelotas, Porto Alegre.
- YAN, J. Q.; ZHU J.; HE, C. X.; BENMOUSSA, M.; WU, P. Quantitative trait loci analysis for developmental behavior of tiller number in rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical Applied Genetics*, Berlin, v. 97, n. 2, p. 267-274. 1998.
- ZHONG, X.; PENG, S.; SANICO, A. L.; LIU, H. Quantifying the interactive effect of leaf nitrogen and leaf area on tillering in rice. *Journal of Plant Nutrition*, Philadelphia, v. 26, n. 6, p. 1203-1222, 2003.
- ZHONG, X.; PENG, S.; SHEEHY, J. E.; VISPERAS, R. M.; LIU, H. Relationship between tillering and leaf area index: quantifying critical leaf área index for tillering in rice. *Journal Agricultural Science*, New York, v. 138, n. 5, p. 269-279, 2002.