

Claudio Guilherme Portela de Carvalho
Marcelo Fernandes de Oliveira
Ana Cláudia Barneche de Oliveira
Vania Beatriz Rodrigues Castiglioni

Introdução

O estudo da herança genética, verificando o número de genes que controlam a expressão dos caracteres e as contribuições dos efeitos gênicos e dos efeitos ambientais nessa expressão, auxilia o melhorista de girassol (*Helianthus annuus* L.) na definição da metodologia mais adequada para selecionar os caracteres desejados e fornece uma indicação do grau de dificuldade para se atingir o objetivo proposto.

Em programas de melhoramento genético, é importante, também, o conhecimento da correlação entre caracteres quando se deseja fazer a seleção simultânea de caracteres, ou quando um caráter de interesse apresenta baixa herdabilidade, problemas de medição ou de identificação. Neste caso, ao selecionar outro caráter de alta herdabilidade, de fácil medição e de fácil identificação, que apresenta alta correlação com o caráter desejado, o melhorista poderá obter ganhos genéticos mais rápidos em relação ao uso de seleção direta.

A interpretação de uma correlação simples pode, contudo, resultar em equívocos na estratégia de seleção, quando uma correlação alta entre dois caracteres for consequência do efeito indireto de outros caracteres (Dewey & Lu, 1959). Assim, não é possível constatar se a correlação foi estabelecida por verdadeiras relações de causa e efeito. Com o intuito de melhor entender as causas envolvidas nas associações entre caracteres, Wright (1921) propôs um método denominado de análise de trilha (“path analysis”) que desdobra as correlações estimadas em efeitos diretos e indiretos de caracteres sobre uma variável básica.

Nesse capítulo, são descritos alguns estudos relacionados à herança de caracteres do girassol, bem como, os inter-relacionamentos desses caracteres.

Rendimento de grãos e os componentes de rendimento

Um dos objetivos básicos de um programa de melhoramento genético de plantas é a obtenção de genótipos mais produtivos. No girassol, como em todas as culturas, o rendimento de grãos é um caráter complexo, pois é resultante da expressão e associação de diferentes componentes. Ele varia muito com o ambiente e, por consequência, sua herdabilidade é relativamente baixa comparada com outros caracteres.

A herança de rendimento de grãos de girassol é quantitativa na natureza e o controle do caráter depende de efeitos gênicos aditivos e não-aditivos. Nesse controle, alguns estudos mostraram maior contribuição da variância genética aditiva (Miller et al., 1980; Petakov, 1992) e em outros, da variância genética não-aditiva (Putt, 1966; Dua & Yadava, 1985, Ortegon-Morales et al., 1992). Os resultados discordantes são, provavelmente, devido à utilização de diferentes genótipos para a estimação das variâncias. Em todo caso, para testar a porção não-aditiva da variância genética, método de melhoramento que envolva alguma forma de avaliação de 'testcross', tal como seleção recorrente para Capacidade Específica de Combinação (CEC), pode ser mais efetiva na seleção para rendimento de grãos. Por outro lado, quando for desejado, pode-se adotar métodos de melhoramento, tais como, seleção recorrente para Capacidade Geral de Combinação (CGC) e seleção recorrente recíproca, que utilizam a porção aditiva da variância genética presentes em linhagens de girassol (Miller & Fick, 1997).

A diferença na contribuição dos efeitos gênicos na determinação da expressão do caráter rendimento de grãos pode ser, também, verificada observando-se a performance das linhagens parentais com seus respectivos híbridos. Schuster (1964) encontrou correlação positiva entre linhas parentais e seus híbridos F_1 , para rendimento de grãos. Contudo, em ensaios realizados por Miller et al. (1982) e Ortegon-Morales et al. (1992), esta correlação foi nula, indicando que a seleção para este caráter deve ser feita com base na performance das linhagens em cruzamentos, em vez da performance das próprias linhagens.

Quanto à associação entre rendimento de grãos e os componentes de rendimento, ela tem sido estimada em diversos estudos de correlações simples e de análise de trilha.

Tyagi (1985) e Alvarez et al. (1992) encontraram correlação positiva significativa entre rendimento e número de grãos por capítulo. Kovácik & Skaloud (1990) e Marinkovic (1980) concluíram que a ação gênica não-aditiva foi predominante na herança do número de grãos por capítulo. Os

autores encontraram, principalmente, efeito de dominância ou de sobredominância influenciando a expressão do caráter. Com base em estudos de correlações totais e parciais, Kovácik et al. (1980) concluíram que número de grãos por capítulo foi três vezes mais importante que peso de grãos na determinação do rendimento. Estimativas de herdabilidade para número de grãos por capítulo variaram de 20% a 91% (Kesteloot et al., 1985; Omran et al., 1976).

Correlação positiva significativa entre rendimento de grãos e peso de 1000 grãos foram obtidas por muitos autores (Pathak, 1974; Shabana, 1974; Omran et al., 1976; Alba et al., 1979; Tyagi, 1985; Lakshmanrao et al., 1985; Sarno et al. 1992, Alvarez et al., 1992). Similar a rendimento de grãos, estudos com peso de grãos mostraram maior predominação dos efeitos aditivos (Fick, 1978; Dominguez & Miller, 1988) ou dos efeitos não-aditivos (Fick, 1978; Cecconi et al., 1987; Girira & Virupakshappa, 1992), dependendo do grupo de genótipos avaliados. Em outros, a contribuição foi similar para os dois efeitos (Putt, 1966; El-Hity, 1992). Estimativas de herdabilidade em sentido amplo para peso de grãos de girassol foram de níveis intermediários, variando de 30 a 66% (Pathak, 1974; Shabana, 1974; Kesteloot et al. 1985; Zhao-Cheng et al., 1988).

Correlação positiva e significativa entre o diâmetro do capítulo e o rendimento de grãos tem sido encontrada por Lakshmanrao et al. (1985) e Tyagi (1985). Em estudos de cruzamentos dialélicos envolvendo 12 parentais e 66 F_1 's em girassol, Dua & Yadava (1985) verificaram a presença de variância genética aditiva e não-aditiva, com predominância da última, para diâmetro do capítulo. O efeito de sobredominância foi encontrado para este caráter. A herdabilidade para diâmetro do capítulo foi baixa a moderada (8,97 a 33,33%). Predominância de efeitos gênicos não-aditivos na expressão do caráter foi encontrada, também, por El-Hity (1992) e Girira et al. (1992).

Outros caracteres, tais como altura de planta, diâmetro de caule, duração do ciclo vegetativo e reprodutivo, área foliar e índice de colheita, foram correlacionados com rendimento de grãos (Cecconi et al., 1987; Merrien et al., 1982; Lakshmanrao et al., 1985; Tyagi, 1985; Zhao-Cheng et al., 1988; Kovácik & Skaloud, 1990; El-Hity, 1992).

Assim como em outras culturas, apesar da importância do estudo das correlações simples, a análise de trilha possibilitou um melhor entendimento das relações entre caracteres de girassol. No Quênia, por exemplo, encontrou-se correlação fenotípica entre rendimento de grãos (variável básica) e altura de planta ($r= 0,59$), número de grãos por capítulo ($r=$

0,47), diâmetro do capítulo ($r= 0,38$) e peso de 100 grãos ($r= 0,24$) e correlação negativa com teor de óleo ($r= - 0,19$) (Tyagi, 1985). Apesar da correlação negativa entre teor de óleo e rendimento de grãos, a análise de trilha estimou efeito direto positivo do primeiro caráter sobre o segundo. Os autores sugeriram que os dois caracteres podem ser melhorados simultaneamente. Dentre os componentes de rendimento avaliados, diâmetro do capítulo teve o maior efeito direto sobre rendimento de grãos, mostrando ser um caráter importante na seleção da variável básica. A contribuição da altura de planta, número de grãos por capítulo e peso de 100 grãos sobre rendimento de grãos foi, principalmente, através do diâmetro do capítulo.

Em estudos de correlação e análise de trilha, em 21 híbridos e uma variedade, feitos por Lakshmanrao et al. (1985) para 15 caracteres, foram verificados que os caracteres índice de colheita, matéria seca total, peso de 100 grãos, enchimento de grãos, diâmetro do capítulo e teor de óleo tiveram correlação genotípica significativa com rendimento de grãos. A análise de trilha revelou que o índice de colheita teve o maior efeito direto sobre rendimento de grãos, seguido do teor de óleo. Os demais caracteres tiveram efeitos diretos negativos ou baixos, mas efeitos indiretos através do índice de colheita e teor de óleo. Isto indica que o rendimento de grãos pode ser aumentado, nesse caso, pelo incremento do índice de colheita e do teor de óleo.

A análise de trilha de rendimento de grãos de girassol cultivado em condições de estresse hídrico revelou que o índice de área foliar e a duração de área foliar foram estreitamente correlacionados com rendimento, através de efeitos indiretos sobre peso de 1000 grãos, indicando que, em casos de baixa disponibilidade de água, a área foliar mantida viva durante o enchimento de grãos é uma característica importante na elaboração do rendimento de grãos de girassol (Merrien et al., 1982).

Caracteres morfológicos da planta

Número, tamanho e área da folha

O rendimento de grãos depende amplamente da eficiência fotossintética da folha e da intensidade de translocação dos assimilados para o grão na ocasião de sua formação e de seu enchimento. Isto é essencial para garan-

tir a área foliar ótima por planta e por unidade de área (Skoric, 1985). Número e tamanho de folha por planta determina a área foliar total e a área foliar total por unidade de área de solo expressa o índice de área foliar.

Tamanho de folha, número de folhas e área foliar total por planta podem ser influenciados, principalmente, por efeitos ambientais, embora tenha sido relatada variância genética significativa para esses caracteres. Morozov (1947), citado por Skoric (1985), encontrou heterose em combinações híbridas F_1 para número de folhas e em área foliar total. Sindagi et al. (1980) analisaram cruzamentos dialélicos de oito linhagens de girassol e encontraram sobredominância na herança de número de folhas. Marinkovic (1981), citado por Skoric (1985), estudou o modo de herança do número de folhas e da área foliar total por meio de cruzamentos dialélicos e encontrou que a ação gênica não-aditiva foi significativa. Por outro lado, Shabana (1974) obteve estimativa de herdabilidade em sentido amplo de 88,8% e um alto ganho genético esperado para área foliar por planta, sugerindo uma importância relativa dos efeitos gênicos aditivos.

O índice de área foliar é uma característica que está, muitas vezes, correlacionada com rendimento de grãos (Skoric, 1974; Shabana, 1974; Fereres et al., 1986). Em girassol, a intercepção máxima da luz é obtida quando os valores do índice de área foliar alcançam valores de 2,5 a 3,0, e rendimentos de grãos maiores são obtidos quando esses valores ocorrem em plantas com 50% de florescimento (Merrien, 1992). O estudo do modo de herança de índice de área foliar em geração F_1 de cruzamentos dialélicos, feito por Skoric (1985), demonstrou que os efeitos gênicos não-aditivos foram mais importantes, predominando a sobredominância e a dominância completa.

Comprimento, largura e número de bráctea

Brácteas, folhas modificadas situadas na periferia do capítulo de uma planta de girassol, apresentam atividade fotossintética. Essa atividade é particularmente intensa no estágio de formação de grãos. Weishenga (1991) indica que as brácteas contribuem em 5% para o rendimento total de grãos.

Foley & Hanzel (1986) cruzaram duas linhagens parentais com comprimento curto de brácteas e uma linhagem com comprimento longo de brácteas. O componente genético aditivo controlou 90 e 58% da variância

total nos cruzamentos. Hagen & Hanzel (1992) indicaram que mais de dois genes parecem estar envolvidos no controle do comprimento de brácteas, sendo que os efeitos epistáticos podem afetar a expressão do caráter. Cruzamentos entre linhagens com largura de brácteas distintas foram realizados por Foley & Hanzel (1986) e os efeitos aditivos foram responsáveis por 51 a 57% da variabilidade e efeitos devido à dominância contribuíram apenas em 15 a 22%. Por outro lado, Jovic & Skoric (1996) observaram, ao estudar o cruzamento dialélico entre quatro linhagens endogâmicas, que os componentes genéticos devido à dominância assumiram uma maior importância em relação ao componente genético aditivo na herança genética do comprimento, da largura e do número de bráctea. Efeitos epistáticos não foram importantes. Os parentais tiveram um maior número de genes dominantes para número de bráctea e de genes recessivos para comprimento e largura de bráctea. Houve o predomínio dos efeitos de sobredominância para os três caracteres. Foram obtidas estimativas de herdabilidade em sentido restrito e em sentido amplo de 66,0 e 97,7% para comprimento de bráctea, 83,8 e 99,0% para largura de bráctea e 42,4 e 91,0% para número de bráctea, respectivamente.

Ramificação

A ramificação em girassol tem uma alta variabilidade morfológica. Ela pode ser curta ou longa; abundante, escassa ou basal e de topo ou em toda haste.

A ramificação em espécies silvestres é freqüentemente controlada por genes dominantes. Putt (1940) identificou um único gene dominante, Br_1 , que controlou a ramificação sobre a haste inteira. Hockett & Knowles (1970) identificaram dois genes dominantes e duplicados, Br_2 e Br_3 , vinculados à expressão do caráter. O primeiro controlou a ramificação de topo e os dois genes juntos controlaram a ramificação em toda a haste. Kovácik & Skaloud (1990) relataram a presença de dois genes complementares controlando a ramificação em toda a haste. Quando um dos genes estava presente, os autores verificaram a ocorrência de ramos curtos e se os dois genes estavam presentes, eles observaram a ocorrência de ramos longos.

Na espécie cultivada, o caráter ramificação é determinado, principalmente, por genes recessivos. Putt (1964) estabeleceu que a ramificação intensa da linhagem 953-88-3 foi herdada por um gene recessivo, b_1 . Atribuí-se a origem do gene b_1 a uma espécie silvestre proveniente do Texas. Este tipo de ramificação sendo recessiva é inteiramente subordinada ao cará-

ter dominante para não ramificação. Assim, a geração F_1 exibe somente plantas não ramificadas. Hockett & Knowles (1970) identificaram dois genes recessivos adicionais, b_2 e b_3 , que induziram ramificação sobre toda a haste, quando os dois genes estavam presentes em homocigose. A ramificação de topo foi induzida quando somente um dos dois genes estava presente. Kováčik & Skaloud (1990) observaram uma segregação na taxa 9:7 (não ramificado: ramificado) em geração F_2 e determinaram a presença de dois genes, b_1 e b_2 , na expressão do caráter. As plantas foram ramificadas se um ou outro gene esteve em homocigose. Sandu et al. (1996) determinaram a herança do caráter ramificação realizando cruzamentos entre diferentes tipos. O cruzamento entre o tipo não ramificado com os tipos ramificados resultou em F_1 com plantas não ramificadas. O resultado de cruzamentos entre dois tipos ramificados foi um tipo intermediário na geração F_1 . Esse tipo foi intermediário para número e comprimento de ramos e posição e ângulo da inserção do ramo. O número de grupos fenotípicos variou de 3, 4 ou 7, demonstrando controle poligênico na herança. Diferentes tipos de ramificação no girassol cultivado foram controlados por diferentes genes recessivos e a influência do ambiente foi, também, demonstrada.

Com relação à associação entre a ramificação e os demais caracteres do girassol, Ross (1939) encontrou correlação negativa ($r = -0,709$) entre número de ramificações e rendimento de grãos. Além dessa associação, Poggenpoel (1985) encontrou redução no diâmetro do capítulo (4,3 cm), na maturação fisiológica (2,4 dias) e no peso de 1000 grãos (12,4 gramas) e aumento no período de liberação de pólen (5,3 dias) e no teor de óleo (1,8%) em plantas multicapituladas, em relação a linhagens isogênicas unicapituladas. Contudo, nenhum desses caracteres foi transmitido aos híbridos.

Apesar da ramificação apresentar associação com alguns caracteres não desejáveis no girassol, ela é utilizada para a produção de híbridos comerciais de girassol nas linhagens restauradoras (progenitor masculino), devido à maturação não uniforme dos capítulos e, por consequência, permitir um maior período de liberação de pólen. Por outro lado, o girassol multicapitulado produz tamanho de capítulo pequeno e a sua maturação não uniforme dificulta a colheita. Por esses motivos, as linhagens macho-estéreis (progenitores femininos) e as cultivares comerciais de girassol são unicapituladas. É importante mencionar que existe um tipo de ramificação, denominada ramificação y, que produz dois capítulos com maturação simultânea e com caracteres morfológicos similares aos unicapitulados. Mesmo neste caso, Kestellot & Marcellán (1992) encontraram rendimen-

tos de grãos e de óleo similares ou menores que os unicapitulados, mesmo naqueles multicapitulados que apresentaram maior teor de óleo.

Altura de planta, acamamento e diâmetro do caule

A altura de planta em girassol apresenta herança quantitativa, sendo encontrado em alguns estudos o predomínio de efeitos gênicos aditivos (Moutous & Roath, 1985; Berretta de Berger & Miller, 1985) e em outros, o predomínio de efeitos gênicos não-aditivos (Dua & Yadava, 1985; El-Hity, 1992), na determinação desse caráter.

Vários autores estimaram a herdabilidade de altura de planta, a qual variou de acordo com o método proposto e com o material genético avaliado. Pathak (1974) estimou herdabilidade em sentido amplo com valores de 20% e Shabana (1974), de 90%. Fick (1978) obteve valores entre 41 e 85%, em sentido amplo e de 20,4 a 37,5%, em sentido restrito. Em estudos para estimar herdabilidade em linhagens fêmea e macho, Skoric (1974) encontrou valores de 92% e 57%, respectivamente.

Em girassol, plantas altas são desejáveis em ambientes com baixo controle de doenças ou solos com baixo nível de fertilidade. Plantas baixas, além de facilitar a colheita, são desejáveis quando existem problemas de acamamento, isto é, em solos com alto uso de fertilizantes, em ambientes com fortes ventos ou com alta precipitação associada a condições de solo saturado (Berretta de Berger & Miller, 1985). O acamamento em girassol tem limitado a produção de grãos em muitas partes do mundo. Assim, a heterose para altura de planta não é um fenômeno desejável nessas regiões. Há, pelo menos, duas maneiras de vencer o problema da heterose em altura de planta. A mais simples é identificar um único gene que reduza a altura de planta. A outra é desenvolver híbridos usando linhas endogâmicas com o mesmo complemento genético controlando altura de planta. Isto pressupõe que não haja relação negativa entre altura de planta e rendimento de grãos. Além disso, a herança genética precisa ser não complexa, mas o controle de um único gene não é requerido (Lay & Khan, 1985).

Altura reduzida controlada por um único gene recessivo foi relatada por Vranceanu (1974), Fick (1978), Beretta de Berger & Miller (1985) e Cecconi et al. (2002). Por outro lado, um único gene dominante, *Dw*, controlou a altura reduzida nas linhagens 'Donskoi 47' e 77AB (K2373) (Tolmachov, 1991).

Quanto aos benefícios do cultivo de genótipos anões, Fick et al. (1985) mencionaram que, em 1980, após severos danos por tempestade, híbridos

anões tiveram 4% de acamamento e rendimento de 1373 kg/ha quando comparados a 50% de acamamento e 730 kg/ha para os híbridos comerciais. Contudo, Brigham & Young (1985), avaliando híbridos anões no Texas, verificaram que os mesmos apresentaram diâmetro do caule, diâmetro do capítulo e rendimento de grãos menores que híbridos com porte normal.

A descoberta e o uso extensivo dos genes para nanismo, em programas de melhoramento genético, têm sido importantes para melhor entender os mecanismos genéticos e fisiológicos associados ao desenvolvimento e crescimento de uma planta. Cecconi et al. (2002) observaram um mutante anão afetando o crescimento vegetativo e reprodutivo. Os autores conseguiram reverter as plantas ao fenótipo normal após o tratamento com ácido giberélico, sendo que a enlocação dos internódios foi diretamente relacionada a concentração do ácido. Os resultados sugeriram que o mutante estava envolvido com a rota metabólica da síntese do ácido giberélico.

Além da altura de planta, o acamamento está relacionado com o diâmetro do caule e com o tipo de sistema radicular. Assim, o controle genético desse caráter é complexo. Russel (1953) verificou que a percentagem de plantas acamadas de linhagens endogâmicas foi correlacionada ($r = 0,51$) com o acamamento de seus híbridos, sugerindo uma herdabilidade média. Segundo Vranceanu & Stoenescu (1971), a resistência ao acamamento na geração F_1 foi, geralmente, intermediária ao registrado nas linhagens parentais. Eles observaram que esse caráter parece ser controlado por um número de genes com ação aditiva.

A herança genética do diâmetro do caule foi estudada por Miller & Hammond (1991) utilizando três fontes de altura reduzida. Os componentes genéticos devido a dominância controlaram a expressão do caráter em 34 a 61%, enquanto os componentes aditivos em 12 a 50%. Efeitos epistáticos estavam presentes, mas em menor grau. A alta importância relativa dos componentes devido a dominância controlando diâmetro do caule indicou que algumas formas de avaliação em 'testcross' devem ser realizadas para identificar linhagens para aumentar o diâmetro do caule em híbridos. Em estudos de cruzamentos dialélicos envolvendo 12 parentais e 66 F_1 's em girassol, Dua & Yadava (1985) verificaram, também, a presença de variância genética aditiva e não-aditiva, com predominância da última, para diâmetro do caule. O efeito de sobredominância foi encontrado para esse caráter e a estimativa da herdabilidade foi baixa a moderada (8,03 a 33,99%).

Caracteres da semente

Teores de óleo e de proteína

A semente do girassol é formada quase que totalmente por tecido embrionário, com pouco ou nenhum endosperma na maturidade. Ela pode ser influenciada pela heterose se a fonte de pólen for genotipicamente diferente do parental feminino (Low, 1982). Contudo, em alguns estudos que avaliaram a percentagem de óleo em grãos mostraram que o genótipo materno foi o determinante primário do caráter (Miller et al., 1982; Ortegon-Morales et al., 1992).

Diferente do obtido para rendimento de grãos, Miller et al. (1982) obtiveram correlação positiva e significativa entre teor de óleo de linhagens F4, F5 e F6 com teor de óleo de seus híbridos. A análise de regressão múltipla indicou que 50,5% da variação no teor de óleo dos híbridos podem ser explicadas pela variação no teor de óleo das linhagens fêmeas, o que implica em alta herdabilidade. Como o teor de óleo de linhagens fêmeas foi transmitido para os híbridos, uma seleção efetiva nessas linhagens pode ser praticada. Seleção precoce em F4 parece ser um bom indicador para teor de óleo.

Ortegon-Morales et al. (1992) selecionaram duas linhagens fêmeas, e três linhagens machos, com alto teor de óleo, cujos híbridos alcançaram uma média de 46,5%. Para um mesmo número de linhagens fêmeas e de linhagens machos com menor teor de óleo no grão, seus híbridos obtiveram uma média de 40,6%. Além disso, 17 híbridos das duas fêmeas com maior teor de óleo apresentaram igual ou superior teor de óleo que a média geral enquanto as fêmeas com menor teor de óleo tiveram apenas quatro híbridos. Para as linhagens machos com maiores teores de óleo foram obtidos 10 híbridos contra oito obtidos com as três linhagens machos com menor teor de óleo. Os autores indicaram que a seleção de linhagens 'per se' para alto teor de óleo é efetiva principalmente em linhagens fêmeas, em que há menos riscos de eliminar linhagens com menor teor de óleo, mas com boa capacidade geral de combinação. Para linhagens doadoras de pólen, os riscos são maiores. As linhagens machos com baixos teores de óleo podem ser levadas em consideração quando tiverem outro caráter importante.

Apesar da contribuição do progenitor feminino para a determinação do teor de óleo em híbridos, algumas pesquisas mencionam a contribuição do parental doador de pólen nessa determinação. Sindagi (1976), por exemplo, cruzou dois progenitores masculinos com fontes de citoplasma macho

estétil (CMS) apresentando diferentes teores de óleo. Ele encontrou que caracteres como teor de óleo e peso de grão foram influenciados pelos progenitores masculinos. Os híbridos tiveram um aumento de 15% e 24% (média dos híbridos dos dois progenitores masculinos) em percentagem e em conteúdo de óleo (mg/grão), respectivamente, em comparação com os cruzamentos entre as fontes CMS e suas respectivas linhagens mantenedoras. Low (1982) relata que a heterose causada pelo progenitor doador de pólen e expressa como percentagem de óleo pode ser pequena, mas a contribuição desse progenitor pode ser significativa se expressa como conteúdo de óleo/grão. Para esse autor, a heterose pode afetar o tamanho de grão que, por sua vez, pode aumentar o conteúdo de óleo por grão (mg/grão), devido ao genótipo do pólen. Em ensaios realizados por Low (1982), a heterose, causada pela ampla diferença genética entre os progenitores masculinos e femininos, produziu um aumento de 77% no conteúdo de óleo por grão. Muito desse aumento foi relacionado ao tamanho de grão.

O teor de óleo em girassol apresenta herança quantitativa. Vários estudos têm demonstrado que os efeitos gênicos aditivos são mais importantes que os não-aditivos para esse caráter (Putt et al., 1969, Skoric, 1976, Bedov, 1985, El-Hity, 1988). Estimativas de herdabilidade observadas para teor de óleo em girassol variam de modo considerável e essa variação é, provavelmente, devido a diferenças no germoplasma estudado, aos efeitos ambientais e ao método de estimação. Shabana (1974) observou uma herdabilidade em sentido amplo de 65% para teor de óleo quando estudou 10 populações de girassol. El-Hity (1988) obteve estimação de herdabilidade em sentido restrito para teor de óleo de 51% em cruzamentos dialélicos de seis linhagens avaliadas por dois anos. Contudo, Soltani & Arshi (1988) obtiveram uma herdabilidade em sentido restrito para teor de óleo de apenas 29%. A predominância de ação gênica aditiva e de herdabilidade média a alta controlando o teor de óleo em girassol indica que o incremento do caráter pode ser feito por meio da seleção de plantas individuais em cultivares de polinização aberta ou em linhagens melhoradas para serem utilizadas na produção de híbridos. Essa seleção pode ser feita em gerações precoces (Miller & Fick, 1997).

Apesar do girassol ser considerado uma cultura oleaginosa, o seu farelo é utilizado como fonte de proteína para alimentação animal em muitos países. Bedov (1985) realizou cruzamentos dialélicos entre 11 linhagens com diferentes origens genéticas e teores de óleo e de proteína no grão. Os resultados experimentais revelaram que a ação gênica aditiva governou a herança do teor de óleo e a ação gênica não-aditiva governou a herança do

teor de proteína, com predomínio de dominância parcial. Linhagens com alta capacidade geral de combinação (CGC) para teor de óleo tenderam a ter baixa CGC e valores abaixo de 20% para teor de proteína. Heterose negativa para teor de proteína foi freqüente nas combinações híbridas. Assim, as combinações F_1 tiveram menores teores de proteína em relação aos seus parentais. Além disso, a maioria dessas combinações teve alta heterose positiva para teor de óleo. Os processos de síntese de óleo foram dominantes sobre os de síntese de proteína no grão, e os dois caracteres foram correlacionados negativamente. Correlação negativa entre esses dois caracteres foi encontrada, também, por diversos outros autores (Ivanov & Stoyanova, 1978; Stanojevic et al., 1992). Stanojevic et al. (1992) investigaram as associações entre esses dois caracteres em linhagens de diferentes origens geográficas. Eles verificaram que linhagens originadas da Espanha, Argentina e Rússia e população local do leste da Sérvia tiveram coeficientes de correlação negativos ($r = -0,87, -0,21, -0,18, e -0,05$). Linhagens provenientes da Bulgária tiveram coeficientes de correlação positivos ($r = 0,38$). Bedov (1985) observou, também, uma exceção entre 11 linhagens endogâmicas, indicando que é possível aumentar, simultaneamente, os dois teores em linhagens endogâmicas.

Apesar da correlação entre os teores de óleo e de proteína ter sido, geralmente, negativa em ensaios experimentais, Pustavoit & Diakov (1971 e 1972), citado por Bedov (1985), mencionaram que o aumento no rendimento de óleo por unidade de área não reduz o rendimento de proteína, mas apenas o teor de proteína no grão. O rendimento de proteína por unidade de área é resultado do rendimento de grãos e de seu teor no grão. Bedov (1985) sugere que o mais eficiente mecanismo de aumentar rendimento de proteína por área é aumentar o rendimento de grãos por hectare.

Ácidos graxos

A qualidade nutricional e o uso de um óleo estão intimamente relacionados com sua composição em ácidos graxos. O óleo de girassol cultivado contém, geralmente, um total de 85% a 91% de ácidos graxos oléico e linoléico e 9-12% de ácidos graxos saturados (ácidos graxos palmítico e esteárico) (Kinmam, 1972). Tradicionalmente, as cultivares comerciais de girassol utilizadas no mundo apresentam maior teor de ácido graxo linoléico, em relação aos demais ácidos graxos. Contudo, o aumento do conteúdo de outros ácidos graxos no óleo tem sido estimulado para a sua utilização em novos mercados. A alternativa mais bem sucedida tem sido a obtenção de genótipos com alto teor do ácido oléico ou ácido graxo monossaturado, com

níveis superiores a 800 g/kg de óleo (Miller & Fick, 1997). A vantagem desse tipo de óleo é o seu alto grau de estabilidade oxidativa (Fuller et al., 1967) e sob o ponto de vista nutricional, reduz o colesterol no plasma sanguíneo, o qual é um fator de risco para doenças coronárias do coração (Fernández-Martínez et al., 1989).

Correlação negativa alta entre os ácidos graxos oléico e o linoléico no girassol cultivado foi encontrada por vários autores (Putt et al., 1969; Zimmerman & Fick, 1973; Seiler, 1985). Essa relação é altamente influenciada pelo ambiente, especialmente pela temperatura (Robertson et al., 1979). Putt et al. (1969) observou ainda que esses ácidos graxos mostraram alguma associação com o ácido esteárico. O ácido palmítico não mostrou associação significativa com os três ácidos graxos. Zimmerman & Fick (1973) obtiveram resultados similares, exceto para a correlação entre o ácido graxo oléico e o esteárico que foi alta. Além disso, eles observaram que os teores de ácido linoléico e palmítico aumentaram e o teor de ácido oléico diminuiu da parte radial para a central do capítulo. Essa diferença no teor de um dado ácido graxo em grãos de um mesmo capítulo pode ser explicada devido ao seu florescimento durar sete a 10 dias e começar da parte radial para a central do capítulo. Assim, grãos individuais podem maturar sob diferentes condições ambientais e apresentarem diferentes teores de ácidos graxos.

Em espécies silvestres anuais, o óleo contém, geralmente, um total de 88-94% de ácidos graxos oléico e linoléico e 5-9% de ácidos graxos saturados. Seiler (1985) avaliou o inter-relacionamento entre os quatro ácidos graxos em 35 espécies silvestres anuais de girassol e verificou a existência de correlação positiva entre o ácido palmítico com o esteárico ($r=0,561$) e o linoléico ($r=0,311$) e negativa entre os ácidos palmítico e oléico ($r=-0,422$). As correlações entre o ácido graxo esteárico com oléico e linoléico foram negativa ($r=-0,644$) e positiva ($r=0,521$), respectivamente. Os ácidos graxos oléico e o linoléico apresentaram altas correlações negativas ($r=-0,989$). Ao comparar as espécies silvestres com o híbrido 894, os autores observaram que os inter-relacionamentos entre os ácidos graxos das espécies silvestres não seguiram o mesmo modelo do híbrido comercial, exceto para os ácidos graxos oléico e linoléico e os ácidos graxos palmítico e esteárico. As outras correlações estimadas tiveram similar magnitude, mas com sinal diferente.

Estudos de herança genética do ácido graxo linoléico são difíceis devido a grande influência ambiental sobre o mesmo. Contudo, linhagens endogâmicas de girassol com níveis estáveis e superiores ao normal de

ácido graxo linoléico foram testadas em uma ampla faixa de temperatura de maturação na Austrália (Simpson et al., 1989). A herança de alto teor de ácido graxo linoléico foi controlada, principalmente, por um gene parcialmente recessivo com influência materna. Para maximizar o nível de ácido graxo linoléico em híbridos é necessário que os seus parentais tenham alto teor desse ácido.

Mutantes de girassol com nível alto e estável de ácido oléico nos grãos foram obtidos por Soldatov (1976), após tratamento de semente com dimetil sulfato. Alto teor de ácido graxo oléico é controlado por um gene O_1 com dominância incompleta (Fick, 1984) ou completa (Schimidt et al., 1989). Miller et al. (1987) observou que um gene modificador, agindo recessivamente, influenciou o teor de ácido oléico, principalmente nas classes dos níveis intermediário e alto. Quando o gene recessivo, m_1 , estava presente em homozigose e combinado com o gene O_1 , níveis de ácido graxo oléico no grão foram superiores a 820 g/kg de óleo. A ação desse gene foi particularmente evidente quando plantas F_2 foram autopolinizadas com o objetivo de obter segregantes com alto teor desse ácido graxo. O número de segregantes F_3 nessa classe foi menor que o esperado caso um único gene dominante estivesse controlando a expressão do caráter. Fernández-Martínez et al. (1989) estudaram, também, o controle genético de plantas com níveis intermediários do ácido. A taxa 9:3:4 em F_2 indicou a presença de dois genes dominantes e complementares, O_{1_1} e O_{1_2} . Duas populações F_3 segregaram à razão de 27:9:28, levando os autores a postularem que um terceiro gene, O_{1_3} , estaria também controlando o teor do ácido graxo oléico. Diferenças interpretativas desses estudos podem ser devido ao 'background' genético das linhagens parentais utilizadas, ao ambiente utilizado para testar as gerações segregantes (especialmente na avaliação das classes intermediárias) e ao número de genes modificadores presentes nos genótipos parentais. Contudo, devido ao baixo número de genes dominantes envolvidos na expressão do caráter e ao seu controle embrionário (não maternal), o desenvolvimento de linhagens e de híbridos com altos teores de ácido graxo oléico é uma tarefa relativamente simples.

Apesar da fácil obtenção, a viabilidade para o desenvolvimento de híbridos com altos teores de ácido graxo oléico depende da associação dos genes O_1 com caracteres agrônômicos de girassol e com as condições ambientais. Fernández-Martínez et al. (1992) observaram a associação entre esses genes e caracteres morfológicos de híbridos isogênicos com alto e baixo teor de ácido oléico, avaliados em três condições ambientais. Os genes O_1 afetaram rendimento de grãos, especialmente em condições de seca, onde os

híbridos com alto teor de ácido oléico tiveram maior rendimento de grãos em relação aos isogênicos com baixo teor. Aparentemente alelos Ol podem estar associados com genes de outros locos para adaptação à seca e/ou condições de temperatura alta. Segundo os autores, a variação foi devida a maior produção de biomassa, uma vez que não houve diferença significativa no índice de colheita. Além disso, a adição dos genes Ol reduziu o grau de auto-compatibilidade de todos os híbridos. Esta relação pode ser considerada não benéfica para a produção de híbridos com alto teor de ácido oléico, uma vez que este caráter é um importante objetivo em programas de melhoramento. Contudo, a redução no grau de auto-compatibilidade variou com o genótipo e com o ambiente, o que permite desenvolver híbridos auto-compatíveis com alto teor de ácido oléico. O teor de óleo e o comprimento do ciclo foram influenciados pelos genes Ol somente para alguns híbridos e/ou ambientes.

Para o girassol se manter em uma posição competitiva no mercado de óleos vegetais comestíveis, além de híbridos com alto teor de ácido graxo linoléico ou oléico, é importante o desenvolvimento de genótipos com baixo teor de ácidos graxos saturados, pois certos estudos indicam que esses ácidos contribuem para o aumento no nível de colesterol plasmático, um fator associado com doenças cardíacas (Heaton, 1992). O autor descobriu um determinante citoplasmático para baixos níveis de ácidos graxos saturados em girassol. O uso desse variante como progenitor feminino na produção de híbridos, resultou em sementes híbridas com teor inferior a 6% de ácido graxo palmítico e esteárico. Alguns genótipos chegaram a apresentar 1% de ácido graxo esteárico e 3% de ácido graxo palmítico. O efeito do variante citoplasmático na redução da síntese de ácidos graxos saturados nos grãos foi independente da região de cultivo. Por reduzir para menos da metade o teor normal de ácidos graxos saturados em grãos de girassol, os teores dos ácidos graxos insaturados foram aumentados. O citoplasma descrito (LSPET1) é um variante do PET1, que confere, também, macho-esterilidade.

Se para a alimentação humana os teores de ácidos graxos saturados devem ser reduzidos, isto pode não ser verdadeiro para algumas aplicações industriais. Miller & Fick (1997) mencionam que óleo com alto teor de ácido palmítico pode ser estável a altas temperaturas e ser usado como um substituto do óleo de palma na produção de sabão. Ivanov et al. (1988) utilizou raios gama em grãos secos para produzir girassol com conteúdo de 402 g/kg de ácido graxo palmítico. Esse valor é quatro ou cinco vezes maior que os apresentados pelos híbridos comerciais. A análise genética de progênie de cruzamentos entre linhagens com diferentes

teores de ácido graxo palmítico indicou que o baixo teor de ácido graxo palmítico foi controlado por dominância incompleta ou parcial. Esses resultados revelam a necessidade da presença dos altos teores de ácido graxo palmítico nos dois parentais para produzir híbridos com alto teor desse ácido.

Caracteres da flor

Produção de néctar

A expansão do cultivo de girassol em regiões com baixa frequência de polinização por insetos ou com condições climáticas desfavoráveis para as suas atividades, bem como a intensificação do controle químico de pragas no período de polinização, tem determinado o desenvolvimento de trabalhos de melhoramento para obter híbridos de girassol auto-compatíveis (Fick, 1978; George et al., 1980). A pressão de seleção neste caráter tem sido grandemente aumentada por cruzamentos sem polinização artificial de capítulos protegidos por sacolas, com descarte das plantas auto-incompatíveis.

Vranceanu et al. (1985) estudou as implicações do aumento do nível de auto-fertilidade no valor melífero do girassol e verificou uma correlação negativa significativa entre a auto-fertilidade e o índice melífero (produto do teor de néctar e sua concentração de açúcar), indicando que a adaptação do girassol a polinização de insetos está associada a produção de néctar. Esses resultados são discordantes com os obtidos por Sammataro et al. (1984) que observaram que a linhagem HA 89 mostrou maior teor de néctar e maior nível de auto-fertilidade, entre as linhagens avaliadas.

Furgala et al. (1976) encontraram híbridos F_1 , provenientes dos cruzamentos entre linhagens com macho-esterilidade citoplasmática e linhagens restauradoras, produzindo altos níveis de néctar, excedendo aos dos parentais, sugerindo que os efeitos gênicos devidos à dominância podem ser importantes no controle desse caráter. Veary et al. (1990) observaram a composição e as características quantitativas do néctar e produção de pólen das linhagens parentais e de seus híbridos. A composição de açúcar foi estável entre genótipos. Diferenças significativas foram encontradas no volume de néctar por florículo, conteúdo de matéria seca, valor energético por florículo e número de grãos de pólen por florículo. O volume de néctar por florículo teve maior herdabilidade.

Dias para o florescimento e dias para a maturação

Estudos relacionados ao controle genético de dias para o florescimento em girassol são conflitantes, sendo que o tipo de ação gênica associada a esse caráter parece ser extremamente dependente do material genético utilizado (Miller & Fick, 1997).

Putt (1966) observou que híbridos F_1 foram tão ou mais precoces que seus parentais, sugerindo que florescimento precoce foi dominante em relação ao florescimento tardio. Contudo, muitos híbridos tiveram datas de florescimento intermediário aos seus parentais. Jan (1986) observou que florescimento precoce foi dominante em relação ao florescimento tardio e foi controlado por um único gene dominante. Por outro lado, Fick (1978) detectou um único gene recessivo condicionando florescimento precoce.

Stoenescu (1974) postulou que a duração do período vegetativo teve controle poligênico, com alguns genes controlando dias para o florescimento e dias para a maturação e outros controlando o foto-periodismo. Kovácik & Skaloud (1978) verificaram que o período entre a fase de semeadura ao início da formação do botão floral (R1) foi governado por muitos genes com predomínio de ação gênica aditiva. O período entre R1 e o início de antese (R5) foi controlado por um único gene dominante e o período entre R5 e a maturação fisiológica (R9) mostrou ter, também, herança simples. As análises dos efeitos gênicos de altura de planta em girassol, realizadas por Roath et al. (1982), Berretta de Berger & Miller (1985) e El-Hity (1992), demonstraram a maior importância dos efeitos gênicos aditivos para dias para o florescimento.

Shabana (1974) estimou herdabilidade em sentido amplo para dias para o florescimento de 97,7%. Herdabilidade alta foi, também, estimada por Russel (1953), com base em correlações entre dias para florescimento de linhagens endogâmicas e suas respectivas progênes ($r=0,86$ e $0,91$). Por outro lado, Roath et al. (1982) observaram maior importância dos efeitos aditivos, mas com herdabilidade de 39,8%, indicando sucesso moderado na seleção desse caráter.

Dias para a maturação fisiológica (R9) é, geralmente, um caráter associado com dias de emergência ao florescimento e dias do florescimento a maturidade (Chervet & Vear, 1990). Putt (1966) verificou que híbridos F_1 foram mais precoces que seus parentais e sugeriu que os efeitos gênicos aditivos foram relativamente importantes no controle de dias para a maturação. Contudo, Miller & Fick (1997) mencionam que, assim como para dias para o florescimento, o tipo de ação gênica controlando dias para a maturação depende do material genético usado no estudo.

Auto-incompatibilidade e auto-fertilidade

Heiser (1954) observou que muitas espécies silvestres de *Helianthus* são completamente auto-incompatíveis. A auto-incompatibilidade em girassol é, também, comum e, em algumas populações, ela é próxima de ser completa. Fick (1978) observou um alto nível de variabilidade entre linhagens de girassol, variando de completamente auto-fértil a completamente auto-estéril. Contudo, melhoristas de girassol obtêm, atualmente, híbridos e linhagens endogâmicas com auto-fertilidade tão alta quanto 80 a 100% quando se compara capítulo de polinização aberta e capítulo ensacado antes da polinização (Miller & Fick, 1997). O grau de auto-incompatibilidade e de auto-fertilidade dependem de três condições: o ambiente, a morfologia da estrutura floral e o controle genético.

George et al. (1980) indicaram que o período de florescimento com temperaturas mais elevadas reduziu a auto-compatibilidade. Piquemal & Mouret (1980) determinaram que híbridos plantados em ambientes secos e quentes com inclinação de capítulo de 90 a 135° poderão ter maior auto-fertilidade que capítulos com inclinação de 180° (posição de capítulo vertical).

Muitos caracteres morfológicos podem influenciar o grau de auto-fertilidade em girassol. Segala et al. (1980) relatam que a diferença na quantidade de pólen, observada em cultivares, afetou esse grau. Os autores determinaram, também, que a aglutinação do pólen influenciou na sua mobilidade. Em cultivares com forte aglutinação, o pólen formou uma massa pastosa sob a superfície do estigma, dificultando a auto-fertilização. George & Klungness (1980), citado por Miller & Fick (1997), mencionaram que o comprimento do estilete dos genótipos variou de modo considerável e a auto-fertilidade desses genótipos foi menor quando o comprimento do estilete foi mais longo.

Quanto aos estudos genéticos, eles podem ser divididos em duas categorias: (i) aqueles investigando o sistema de auto-incompatibilidade e (ii) aqueles investigando controle genético de auto-fertilidade.

i) Herança genética da auto-incompatibilidade

A auto-incompatibilidade em girassol é esporofítica na natureza. Habura (1957), citado por Miller & Fick (1997), observou que pelo menos dois locos S com multi-alelismo governaram a auto-incompatibilidade e a expressão foi influenciada por fatores fisiológicos. Lofgren & Nelson (1977) em cruzamentos entre uma linhagem auto-incompatível e uma linhagem

auto-compatível encontraram que a segregação de plantas na geração F_2 suportou, também, um modelo de dois genes.

De acordo com Vranceanu et al. (1978), a influência genética na auto-incompatibilidade é complexa e as condições ambientais têm uma grande influência na sua expressão. Efeito de dominância incompleta foi observado na maioria dos cruzamentos, embora efeitos gênicos aditivos foram, também, importantes.

Fernández-Martínez & Knowles (1978) estudaram o sistema de auto-incompatibilidade em sete acessos de *H. annuus* silvestre. Eles observaram que o sistema de incompatibilidade foi esporofítico e governado por, pelo menos, cinco alelos S diferentes de um mesmo loco. Foi verificado, no pólen, o efeito de dominância de um alelo sobre o outro e no estilo, ausência de dominância.

ii) Herança genética da auto-fertilidade

A auto-fertilidade é um fator decisivo para rendimento de grãos, especialmente sob condições desfavoráveis para a polinização (condições climáticas desfavoráveis durante o florescimento ou áreas onde o número de polinizadores seja reduzido). Skaloud & Kovácik (1994) mostraram que um híbrido obtido de cruzamentos de linhagens auto-férteis foi, geralmente, mais auto-fértil que os parentais. Soare & Vranceanu (1996) obtiveram correlação positiva e significativa ($r=0,54$) entre o grau de auto-fertilidade das linhagens e de seus híbridos, indicando que para se obter um híbrido com alto grau de auto-fertilidade é necessário aumentar a pressão de seleção nas linhagens endogâmicas para esse caráter. Assim, o nível de auto-fertilidade de um híbrido é altamente dependente da auto-fertilidade de suas linhagens. Em F_1 , foi encontrado o efeito de dominância para auto-fertilidade. Efeitos aditivos e epistáticos estavam, também, envolvidos. A herdabilidade desse caráter foi moderada ($h^2 = 0,11$ a $0,67$) e o número de genes envolvidos no controle genético da auto-fertilidade foi de 5 a 12. Herdabilidade moderada (= 38,5%) com base em regressões pai-filho foi encontrada, também, por Kloczowski (1972).

Segundo Skaloud & Kovácik (1996), o grau de expressão da auto-fertilidade depende muito da forma em que se estabelece a auto-polinização. Após a geitonogamia, as interações entre genes determinando a herança da auto-fertilidade são expressas em vários graus de dominância incompleta da auto-fertilidade, onde a ausência de dominância é um caso extremo. Por outro lado, após a autogamia, o efeito final é manifestado por

uma tendência a dominância incompleta da auto-esterilidade (eventualmente baixo grau de auto-fertilidade) ou, de novo, por uma tendência a um estado próximo a ausência de dominância. Com base nessa herança, os autores mencionaram que os híbridos desenvolvidos pelo cruzamento de duas linhagens auto-férteis podem obter um alto grau de enchimento de grãos sob condições desfavoráveis para a polinização. As duas linhagens podem ser, também, mantidas facilmente por autogamia. Estes resultados estão de acordo com os obtidos por Skaloud & Kovácik (1994) e Soare & Vrânceanu (1996). Ainda segundo Skaloud & Kovácik (1996), híbridos desenvolvidos com participação de uma linhagem com nível médio de auto-fertilidade (oferecendo um maior enchimento de grãos somente após a geitonogamia) irá ter, sob condições desfavoráveis para a polinização, ligeira redução no enchimento de grãos e a linhagem parental deve ser mantida por geitonogamia. Na produção de híbridos, deve-se restringir o uso de linhagens com tendência a auto-esterilidade, devido ao risco desses híbridos terem baixo enchimento de grãos em condições desfavoráveis para polinização ou de obter altos rendimentos somente em condições favoráveis para a polinização. Seu uso é justificado somente quando ela é doadora de genes necessários. Sua manutenção é feita por adelfogamia.

Macho-esterilidade nuclear

A macho-esterilidade nuclear foi descoberta primeiramente em girassol por Kuptsov em 1934 e é controlada por um único gene recessivo (Miller e Fick, 1997). Putt (1966) identificou dois tipos de macho-esterilidade nuclear, uma que não produz pólen e o outro que produz 10 a 20% de pólen normal ou macho-esterilidade nuclear parcial.

Após a descoberta de Kuptsov, um grande número de pesquisas tem indicado que a macho-esterilidade nuclear foi controlada por um ou mais genes recessivos. Vrânceanu et al. (1972, 1974), citado por Miller e Fick (1997), analisaram um cruzamento entre dez fontes de macho-esterilidade nuclear e identificaram cinco genes diferentes, ms_1 , ms_2 , ms_3 , ms_4 , ms_5 . Por outro lado, o controle por dois genes recessivos complementares (Burlov, 1974) e por dois genes com efeitos epistáticos (Putt & Heiser, 1966) foi, também, detectado.

A mais interessante e útil aplicação da macho-esterilidade nuclear está vinculada a sua ligação com as colorações do hipocótilo e do pecíolo da folha. O alelo Ms_1 de plantas macho-férteis é ligado ($1,3 \pm 0,2$) ao gene T

que controla a coloração da antocianina (vermelha) (Stoenescu & Vranceanu, 1977, citados por Miller & Fick, 1997). O uso desse tipo de macho-esterilidade nuclear possibilita a produção de híbridos de cruzamentos simples e, também, a criação de testadores para cruzar com linhagens endogâmicas de geração precoce para produzir híbridos 'testcross'. Mas, atualmente, a macho-esterilidade nuclear não tem sido utilizada nos programas de melhoramento genético.

Macho-esterilidade citoplasmática e restauração da macho-fertilidade

A macho-esterilidade citoplasmática associada a genes restauradores de fertilidade do pólen têm sido os principais promotores do desenvolvimento de híbridos comerciais de girassol no mundo. Esse sistema revela três modelos dependentes do relacionamento entre o citoplasma e o núcleo. São eles: - autoplasmático, quando citoplasma e núcleo são originados de uma mesma espécie, - holoplasmático, citoplasma e núcleo vêm de duas populações de uma mesma espécie, - aloplasmático, eles são originados de duas espécies diferentes. Para o último modelo, freqüentemente descrito em *Helianthus*, a interação entre citoplasma e núcleo gera progênes estéreis somente após algumas gerações de retrocruzamentos (Iuoras et al. 1992).

Há mais de 40 fontes de citoplasma macho-estéril (CMS) identificadas no gênero *Helianthus*, desde a descoberta do citoplasma CMS PET1, por Leclercq, em 1968, na progênie do cruzamento entre *H. petiolaris* e o girassol (Leclercq, 1969). A maioria dos CMS é originária de espécies silvestres, sendo que as espécies que mais contribuíram foram *H. annuus* (19 fontes), *H. petiolaris* (6), *H. argophyllus* (3) e *H. praecox* (3). Os dados mostram a existência de uma considerável diversidade citoplasmática intra e inter-específica no gênero *Helianthus*. Um código padrão tem sido atribuído para cada fonte de CMS, de acordo com a codificação da FAO (Tabela 1) (Serieys, 1996).

Apesar da busca de novas fontes de CMS, a grande maioria dos híbridos é feita, atualmente, com base em CMS PET1. Contudo, a utilização dessas novas fontes é importante, em programas de melhoramento genético, para aumentar a base genética e reduzir a vulnerabilidade das cultivares a estresses provocados pelo ambiente e por doenças. Um exemplo dessa vulnerabilidade ocorreu com a epidemia de *Helminthosporium maydis* em milho com o citoplasma Texas, em 1970 (Tatum, 1971). A diversidade de

Tabela 1. O código da FAO, nome comum, espécie de origem, referência das fontes de macho-esterilidade (CMS) conhecidas em girassol (Serieys, 1996; Miller e Fick, 1997).

Código FAO	Nome comum	Espécie de origem	Referência
ANL1	Kouban, Anashenko	<i>H. annuus lenticularis</i>	Anaschenko, 1974
ANL2	Indiana 1	<i>H. annuus lenticularis</i>	Heiser, 1982
ANL3	VIR 126	<i>H. lenticularis</i>	Anaschenko, 1974
ANN1	<i>H. annuus</i> 397	<i>H. annuus</i> silvestre	Serieys, 1984
ANN2	<i>H. annuus</i> 517	<i>H. annuus</i> silvestre	Serieys, 1984; Jan, 1988
ANN3	<i>H. annuus</i> 519	<i>H. annuus</i> silvestre	Serieys, 1984; Jan, 1988
ANN4	<i>H. annuus</i> 521	<i>H. annuus</i> silvestre	Serieys, 1984
ANN5	NS-ANN 81	<i>H. annuus</i> silvestre	Shoric, 1988 citado por Miller e Fick, 1997
ANN6	NS-ANN-2	<i>H. annuus</i> silvestre	Skoric, 1988 citado por Miller e Fick, 1997
ANN7	PI 413024	<i>H. annuus</i> silvestre	Jan e Gulya, 1988
ANN8	PI 413043	<i>H. annuus</i> silvestre	Jan e Gulya, 1988
ANN9	PI 413158	<i>H. annuus</i> silvestre	Jan et al., 1994
ANN10	AN-67	<i>H. annuus</i> silvestre	Christov, 1992
ANN11	AN-58	<i>H. annuus</i> silvestre	Christov, 1992
ANN12	AN-2-91	<i>H. annuus</i> silvestre	Christov, 1992
ANN13	AN-2-92	<i>H. annuus</i> silvestre	Christov, 1992
ANT1	Fundulea 1	<i>H. annuus texanus</i>	Vranceanu et al., 1986
ANO1	Anomalus	<i>H. anomalus</i>	Serieys, 1994
ARG1	Argophyllus 1	<i>H. argophyllus</i>	Christov, 1990
ARG2	Argophyllus 2	<i>H. argophyllus</i>	Christov, 1990
ARG3	Argophyllus 3	<i>H. argophyllus</i>	Christov, 1990
BOL1	<i>H. bolanderi</i>	<i>H. bolanderi</i>	Serieys, 1984

Continua...

Código FAO	Nome comum	Espécie de origem	Referência
...Continuação Tabela 1			
DEB1	DV-10	<i>H. debilis</i>	Christov, 1992
EX11	Exilis	<i>H. exilis</i>	Serieys, 1984
EX12	EXI2	<i>H. exilis</i>	Serieys, 1984
GIG1	CMS 89(GIG1), CMG2	<i>H. giganteus</i>	Whelan, 1980
MAX1	CMS 89(MAX1), CMG3	<i>H. maximiliani</i>	Whelan, 1980
MAX2	-	<i>H. maximiliani</i>	Jan et al., 1994
MUT1	HEMUS	<i>H. annuus</i>	Christov, 1992
MUT2	PEREDOVICK	<i>H. annuus</i>	Christov, 1992
NEG1	Neglectus	<i>H. neglectus</i>	Serieys, 1994
NIC1	Canescens	<i>H. niveus canescens</i>	Serieys, 1991
PEF1	Fallax	<i>H. petiolaris fallax</i>	Serieys, 1984
PEP1	PET/PET	<i>H. petiolaris petiol.</i>	Serieys, 1994
PET1	Leclercq, CMS clássico	<i>H. petiolaris</i>	Leclercq, 1969
PET2	CMS 89(PET2), CMG1	<i>H. petiolaris</i>	Whelan, 1980; Miller & Wolf, 1991
PET3	Petiolaris BIS	<i>H. petiolaris</i>	Leclercq (1983) citado por Serieys (1996)
PET4	PET 34	<i>H. petiolaris</i>	Christov, 1992
PRH1	PHIR-27	<i>H. praecox</i>	Christov, 1992
PRP1	Praecox	<i>H. praecox praecox</i>	Serieys, 1994
PRR1	RUN-29	<i>H. praecox</i>	Christov, 1992
RIGx	RIG-RUSSIAN	<i>H. rigidus</i>	Jan et al., 1994
RIG1	Vulpe	<i>H. rigidus</i>	Vulpe (1972) citado por Serieys (1996)
RIG2	RIG-M-28	<i>H. rigidus</i>	Christov, 1992

fontes de CMS pode, também, ser útil para otimizar a utilização de recursos genéticos pela mudança do restaurador de linhagens endogâmicas. Assim, um genótipo restaurador de um citoplasma pode ser um mantenedor da macho-esterilidade de um outro citoplasma. Outra aplicação está ligada ao valor agrônomo de uma nova fonte, a qual pode oferecer ao melhorista um caminho para aumentar a performance do híbrido pela transferência do genótipo nuclear a um citoplasma mais adaptado. Finalmente, a disponibilidade de diferentes fontes de CMS constitui uma ferramenta para estudos genéticos e de biologia molecular com intuito de entender os mecanismos básicos dos CMS (Serieys, 1996).

Após a descoberta do citoplasma macho-estéril PET1, muitos geneticistas iniciaram estudos para encontrar fontes de restauração de fertilidade e genes restauradores efetivos (Tabela 2). A restauração da macho-fertilidade parece ser, geralmente, controlada por um único gene ou dois genes complementares e independentes. Para a maioria das fontes CMS descritas, os genes restauradores têm sido encontrados nos parentais silvestres doadores de CMS, dentro de progênies inter-específicas ou em linhagens endogâmicas cultivadas.

Kinman (1970) determinou que um único gene dominante, Rf_1 , encontrado na linhagem T660006-2-1 de girassol, condicionou a restauração da macho-fertilidade associada ao citoplasma PET1. Enns et al. (1970), Vranceanu & Stoenescu (1971), Leclercq (1971) e Kinman (1970) detectaram, também, o controle da restauração da fertilidade por um único gene dominante. Contudo, outros estudos têm revelado a presença de dois a quatro genes controlando este caráter em PET1 (Tabela 1).

Kukosh (1984), citado por Anashchenko & Duka (1985), detectou um único gene dominante, o qual restaurou a macho-fertilidade associada ao citoplasma derivado de *H. annuus* ssp. *Lenticularis* ou CMS ANL1. O gene não foi efetivo em restaurar CMS PET1. Contudo, muitas linhagens mantenedoras do PET1 restauraram CMS ANL1. Posteriormente, Anashchenko & Duka (1985) verificaram a presença de dois ou três genes controlando, também, a restauração desse CMS.

As fontes CMG1, CMG2 e CMG3, obtidas por Whelan & Dedio (1980), são compostas de polinização aberta de substituições interespecíficas e parciais do núcleo do girassol cultivado (*H. annuus* L.) cv. 'Saturn' no citoplasma das espécies *H. petiolaris* Nutt., *H. giganteus* L., *H. maximilliani* Schrad., respectivamente. Essas fontes receberam da FAO a codificação PET2, GIG1 e MAX1 (Tabela 1). Wolf & Miller (1985) selecionaram plantas estéreis dessas fontes e realizaram retrocruzamentos (RC) para incorporar o genoma

Tabela 2. Citoplasma macho-estéril, fontes e controle genético da restauração de fertilidade em girassol (Serieys, 1996; Miller e Fick, 1997).

Citoplasma	Fontes de restauração	Controle genético da restauração	Referência
ANL1	-	Um gene dominante	Kukosh (1984), citado por Anashchenko & Duka (1985)
	<u>HA 89, HA 99, HA 291, RCMG3</u>	Dois genes dominantes e complementares	Anashchenko & Duka, 1985
	-	Três genes independentes e complementares	Anashchenko & Duka, 1985
ANL2	'Hopi', 'Outlook', 'Peredovik', P.I. 176574, 'Record', 'Seneca' e HA 89	Dois genes dominantes e complementares	Serieys, 1991
ANN1	HA 291*, PAH2*, HA 822*, Lyra	-	-
ANN2	P21, RMAX1, PI 413178, P5.231*	Um gene dominante + modificadores	Jan et al., 1994
ANN3	P21, RHA 280, RPET2, RHA 801, PI 413180	Dois genes dominantes e complementares + modificadores	Jan et al., 1994
ANN4	P21, RHA 280, PI 406647, <u>Rr-ANN4</u>	-	-
ANN7	P21, RHA280, PI 413024	-	-
ANN8	HA 89, RHA 266, RHA 274, RHA 294, PI 413043	-	-
ANN9	P21, PI 413058	-	-
ANN10	<u>RHA 274, R3880, NS26R, R147</u>	-	-
ANT1	Rf-ANT, RCMG2, Rf-t, Rf339	Pelo menos dois genes dominantes e complementares	Iuoras et al., 1992
ANO1	HAB, PAH3, RHA 265, PAH2	Um gene dominante	Serieys, 1994

Continua...

Citoplasma	Fontes de restauração	Controle genético da restauração	Referência
...	Continua:ao Tabela 2		
ARG1	<u>R147</u> , <u>R3840</u> , <u>RH 274</u> , <u>RHA 280</u> , <u>NS26R</u>	-	-
ARG2	<u>85B3</u> , <u>D34</u> , <u>R147</u> , <u>RHA 274</u> , <u>NS26R</u> ,	-	-
ARG3	<u>R147</u> , <u>R3840</u> , <u>NS26R</u>	-	-
BOL1	<u>HA 291</u> , <u>HA 89</u> , <u>RHA 266</u> , <u>RHA 279</u> , <u>RHA 801</u>	Dois genes dominantes e independentes explicam muita segregação	Seriesys, 1991
EX11	<u>HA 89</u> , <u>LA</u> , <u>RHA 276</u> , <u>RHA 298</u> , <u>RHA 299</u>	Dois genes dominantes e complementares	Seriesys, 1994
EX12	<u>RHA 274</u> , <u>RHA 801</u> , <u>PAH3</u> , <u>PW1</u>	-	-
GIG1	<u>RGIG1</u>	Um gene dominante	Kural & Miller, 1992
MAX1	<u>RMAX1</u> , <u>RPET1</u> , <u>RGI1</u> , <u>RHA 274</u>	Dois genes dominantes, complementares e independentes	Kural & Miller, 1992
MAX2	<u>RHA 274</u>	Um gene dominante	Kural & Miller, 1992
NEG1	<u>Hopi Dye</u> , <u>Seneca</u> , <u>RHA 294</u> , <u>RHA 266</u>	-	-
NEG1	<u>WG</u> , <u>FJ</u> , <u>HAB</u> , <u>RHA 265</u> , <u>RHA 266</u> , <u>RHA 274</u> , <u>NEG1</u>	Um gene dominante	Seriesys, 1994
NIC1	<u>RHA 265</u> , <u>RHA 274</u> , <u>CAC</u> , <u>D34</u>	-	-
PEF1	<u>CP3.1</u> , <u>LA</u> , <u>PAH3</u> , <u>RHA 298</u>	Dois genes dominantes, complementares e independentes	Seriesys, 1991
PEP1	<u>CP3.1</u> , <u>LA</u> , <u>PAH2</u> , <u>PAH3</u>	Dois genes dominantes, complementares e independentes	Seriesys, 1994
PET1	Várias	Um gene dominante (Rf1) Um gene dominante	Kinman, 1970 Enns et al., 1970

Continua...

Citoplasma	Fontes de restauração	Controle genético da restauração	Referência
...	Continua:ao Tabela 2		
		Um gene dominante (Rf ₂)	Vranceanu & Stoenescu, 1971
		Um gene dominante (Msc 1)	Leclercq, 1971
		Um gene dominante (Rf ₂)	Kinman, 1970
		Dois genes complementares (Rf ₁ , Rf ₂)	Fick & Zimmer (1974) citado por Miller & Fick (1997)
		Quatro genes	Dominguez-Gimenez & Fick (1975) citado por Miller & Fick (1997)
		Dois genes dominantes e complementares	Vranceanu & Stoenescu, 1971
		Três genes dominantes e complementares	Vranceanu & Stoenescu, 1971
		Dois genes	Vranceanu & Stoenescu, 1971
		Um gene dominante	Artemenko (1987) citado por Miller & Fick (1997)
		Um gene dominante	Anashchenko & Duka, 1985
		Dois genes complementares	Anashchenko & Duka, 1985
		Dois genes dominantes	Kural & Miller, 1992
		Um gene dominante	Seriesys, 1994
		Dois genes dominantes e complementares	Jan et al., 1994
		Dois genes complementares	Jan et al., 1994
PET2	RPET 2, RGIG1		
PRP1	PAH3, <u>RHA 278</u> , <u>RHA274</u>		
RIGx	Luch, RPET2		
RIG1	Luch, RPET2		

de HA 89 no citoplasma de cada germoplasma CMG para produzir linhagens CMS RC₃. As linhagens RC₃, CMS CMG1/HA 89, CMS CMG2/HA 89, CMS CMG3/HA 89, são referidas como CMS CMG1, CMS CMG2 e CMS CMG3, respectivamente. Ao estudar o modelo de restauração da fertilidade dessas fontes e da CMS HA 89, os autores verificaram que diferentes ações gênicas estavam envolvidas. A fertilidade de CMS HA 89 foi restaurada por RHA 274 e RCMG1. CMS CMG1 foi restaurada por RCMG1 e RCMG2. A fonte CMS CMG2 foi restaurada por somente RCMG2 e CMS CMG3, por todos os restauradores.

Miller & Wolf (1991) obtiveram linhagens RC₈ das fontes CMG1, CMG2 e CMG3 com HA 89, as quais foram denominadas de CMS HA 89 (PET2), CMS HA 89 (GIG1) e CMS HA 89 (MAX1). Foram obtidos, também, os restauradores RPET2, RGIG1 e RMAX1, a partir das linhagens RCMG1, RCMG2 e RCMG3, respectivamente. As três linhagens RC₈ foram cruzadas com seus respectivos restauradores para estudar a herança da restauração (Kural & Miller, 1992). Os autores indicaram que dois genes dominantes em RPET2, um gene dominante em RGIG1 e dois genes independentes, complementares e dominantes em RMAX1 são necessários para restaurar a macho-fertilidade nos citoplasmas CMS PET2, CMS GIG1 e CMS MAX1, respectivamente. Estes autores verificaram, também, que estas três fontes de restauradores carregam um gene dominante que restaura a macho-fertilidade do citoplasma do CMS HA 89 (citoplasma PET1), mas não foi detectado se este gene é o Rf₁. Além disso, Kural & Miller (1992) observaram que o RHA 274 (gene restaurador Rf₁) não foi efetivo para restaurar a macho-fertilidade nos citoplasmas PET2 e GIG1, mas foi efetivo em MAX1. Esses resultados estão de acordo com Wolf & Miller (1985) que notificaram que apenas a fertilidade de CMS CMG-3 tinha sido restaurada por RHA 274. Uma vez que o gene Rf₁ presente em RHA 274 é tão efetivo quanto os dois genes presentes em RMAX1 para restaurar a macho-fertilidade do citoplasma MAX1, linhagens possuindo o gene Rf₁ podem ser utilizadas, em adição à RMAX1, para produzir sementes híbridas com CMS MAX1.

Quando Heiser (1982) encontrou uma planta macho-estéril em uma população de girassol silvestre (*H. annuus* var. *lenticularis* Ckl.), em casa de vegetação, ele fez cruzamentos dessa planta, como fêmea, com cultivares de girassol. A primeira geração de híbridos com a cultivar 'Commander' deu algumas plantas estéreis, e após retrocruzamentos com essa cultivar, a maioria das plantas mostrou macho-esterilidade. A restauração da produção de pólen foi obtida em cruzamentos de plantas macho-estéreis com HA 89, mantenedora do citoplasma macho-estéril de Leclercq. Cruzamen-

tos com RHA 265, restauradora da macho-esterilidade de Leclercq, deram, em sua grande maioria, linhagens macho-estéreis. O RHA 266 serviu, também, como mantenedora dessas linhagens identificadas como Indiana 1. Na FAO, seu código é ANL2. Genes para restauração do pólen são encontrados em 'Hopi', 'Outlook', 'Peredovik', P.I. 176574, 'Record', 'Seneca' e HA 89.

Em Bangalore, na Índia, foi verificada a instabilidade de Indiana 1 quando crescida sob diferentes condições ambientais (Virupaksharappa et al., 1992). Essa instabilidade foi observada, também, com CMG2 e CMG3. Contudo, no caso do CMS Indiana 1, o número de plantas férteis foi reduzindo após cada retrocruzamento com seu mantenedor. A estabilidade de fontes de macho-esterilidade citoplasmática tem sido estimada através da expressão fenotípica da restauração da macho-fertilidade, em diferentes localizações e anos. Essa variabilidade torna difícil a comparação global entre fontes de CMS. Apesar disso, tem sido encontradas muitas fontes de restauradores de fertilidade estáveis e são descritas em sobrescrito na Tabela 2.

O CMS Fundulea 1, codificado na FAO como ANT1, tem sido detectado em híbridos *H. annuus* ssp *texanus* x girassol (Vranceanu et al., 1986). O modelo genético estabelecido por Iuoras et al. (1989), citado por (Iuoras, 1992), para a restauração de fertilidade do pólen no caso do CMS ANT1, teve como base um único gene dominante. Este restaurador foi chamado de Rf-ANT. Contudo, em estudos adicionais, foi verificada a presença de, pelo menos, dois genes complementares dominantes nesta restauração (Iuoras, 1992).

Jan et al. (1994) indicou que as restaurações em CMS ANN2 e CMS ANN3 são controladas, respectivamente, por um gene dominante e dois genes dominantes complementares. A variação na estabilidade do pólen, em alguns cruzamentos, sugere a presença de genes modificadores. Estudos foram, também, realizados na genética de genes restauradores em fontes de CMS RIGx e CMS RIG1. Os dados suportam a hipótese de dois genes complementares envolvidos nas restaurações dessas fontes de CMS. Dois genes complementares foram, também, observados controlando as restaurações de PEF1 e BOL1 (Serieys, 1991).

As genéticas das restaurações das fontes CMS NEG1, ANO1, PRP1, Ex11 e PEP1 foram analisadas em Montpellier (Serieys, 1996). O estudo da segregação F_2 indicou que as restaurações dos três primeiros CMS foram governadas por um único gene e que dois genes dominantes e complementares foram envolvidos nas fontes EX11 e PEP1.

Ensaaios com híbridos aloplasmáticos e isogênicos têm mostrado efeitos citoplasmáticos positivos e negativos para muitos dos caracteres agrônômicos avaliados. Serieys (1992) comparou o citoplasma macho-estéril clássico (PET1) com dez outros citoplasmas de girassol (PEF1, ANN1, ANN2, ANN3, ANN4, PET2, GIG1, EXI1, NEG1 e ANL2). Os caracteres altura da planta, data para o florescimento, rendimento de grãos e teor de óleo foram avaliados em ensaios de campo. Houve efeitos citoplasmáticos para os quatro caracteres. Os citoplasmas PEF1, ANN2, PET2, GIG1 e ANL2 induziram florescimento mais tardio, enquanto que as fontes PEF1, ANN1, ANN2, PET2 e ANL2 produziram plantas mais altas. A fonte EXI1 atua positivamente no teor de óleo (+4%), enquanto que PEF1 e ANN2 reduziram significativamente o rendimento de grãos. Segundo o autor, a tendência de gerar mais caracteres negativos que positivos pode estar relacionada à origem das linhagens parentais, melhoradas (para valor 'per se' e capacidade de combinação) no citoplasma PET1. Assim, linhagens desenvolvidas com citoplasmas PET1 têm sido beneficiadas pelo longo trabalho de melhoramento, gerando uma interação ótima entre os genótipos nucleares e o citoplasma *H. petiolaris* de Leclercq. Serieys (1992) sugere que com a introdução dessas fontes de CMS nos programas de melhoramento, parece ser possível isolar interações núcleo-citoplasmática com melhor valor agrônômico.

Petrov (1992) avaliou o efeito de várias fontes de citoplasma macho-estéril na qualidade do girassol e verificou que o citoplasma PET-2 não tem efeito depressivo em caracteres biológicos e econômicos e pode, assim, ser usado para a produção de híbridos de girassol. Esse resultado é discordante com o obtido por Serieys (1992). Petrov (1992) observou, também, que o citoplasma ANN1 afetou altura de planta e rendimento de grãos e o citoplasma ANT1 afetou altura de planta e diâmetro de capítulo. O uso desses citoplasmas na produção de híbridos deve ser utilizado dentro de certos limites. Por outro lado, Serieys (1996) verificou que os citoplasmas ANN1, BOL1 e ANL1 aumentaram rendimento de grãos. CMS BOL1 aumentou, também, conteúdo de óleo.

Resistência a herbicidas

As plantas daninhas competindo com a cultura do girassol podem provocar perdas entre 20 a 75% do rendimento de aquênios (Chubb & Friesen, 1985). Em estudos de cadastramento fitossociológico de plantas daninhas

na cultura do girassol, realizados em estados dos Cerrados brasileiros, Brighenti et al. (2003) verificaram que das dez espécies com maior índice de importância relativa, sete foram dicotiledôneas, destacando-se *Ageratum conyzoides*, *Chamaesyce hirta*, *Bidens* sp. e *Euphorbia heterophylla*. Apesar dos danos provocados pelas plantas daninhas, apenas dois herbicidas apresentam registro para a cultura no Brasil, o trifluralin e o alachlor (MAPA, 2005). Como esses herbicidas possuem alguma eficácia sobre um número reduzido de plantas daninhas dicotiledôneas, o controle dessas espécies é um dos principais problemas no sistema brasileiro de produção do girassol (Adegas, 2005). Mesmo em outros países, existem poucos herbicidas disponíveis para o controle de plantas daninhas de folha larga em girassol.

Em 1998, no entanto, foram descobertos biótipos de girassol resistentes aos herbicidas inibidores da enzima acetolactato sintetase (ALS) (Al-Khatib et al., 1998), em uma população do girassol silvestre (*H. annuus* L. silvestre) em campos de soja, no Estado de Kansas, tratados com imazethapyr durante sete anos consecutivos. A enzima ALS, também conhecida como acetohidróxiácido sintase (AHAS), cataliza a primeira etapa da biosíntese dos aminoácidos de cadeia ramificada, valina, leucina e isoleucina (Shaner et al., 1984). Os herbicidas inibidores de ALS, incluindo as imidazolinonas e as sulfoniluréias, são muito eficientes no controle das principais plantas daninhas dicotiledôneas, sendo largamente utilizados para esse fim em outras culturas, como soja e milho (Adegas, 2005).

Espécies resistentes aos herbicidas inibidores de ALS apresentam mutação de ponto em genes que codificam essa enzima, reduzindo a sua sensibilidade aos herbicidas (Jander et al., 2003). Portanto, não são transgênicos. Contudo, dependendo do aminoácido que sofreu mutação e a sua posição na enzima, bem como ao número de cópias de gene do biótipo mutante, pode haver resposta diferencial do biótipo a diferentes herbicidas inibidores (Vidal, 1997; Al-Khatib et al., 1999).

Após a sua descoberta em plantas de girassol silvestre, a resistência a imidazolinonas foi transferida com sucesso para uma linhagem endogâmica de girassol cultivado, HA 425. Bruniard & Miller (2001) estudaram a herança de resistência ao herbicida imazamox em HA 425, com base nas taxas de segregação de plantas em F_2 (3:9:4 resistente:intermediário:suscetível) e populações 'testcross' (1:1:1:1 intermediário mais (I+):intermediário menos (I-):suscetível mais (S+):suscetível menos (S-)) (Tabelas 3 e 4). Eles observaram que essa resistência foi controlada por dois fatores, um gene principal apresen-

Tabela 3. Genótipo, fenótipo e taxa fenotípica para herança de resistência ao herbicida imazamox em girassol, explicada por um modelo de um gene com dominância parcial (Imr1) e um segundo gene modificador (Imr2) em populações F₂.

Genótipo (taxa)	Fenótipo	Taxa fenotípica
Imr1, Imr1, Imr2, Imr2 (1)	Resistente	3
Imr1, Imr1, Imr2, imr2 (2)	Resistente	
Imr1, imr1, Imr2, Imr2 (2)	Intermediário	9
Imr1, imr1, Imr2, imr2 (4)	Intermediário	
Imr1, Imr1, imr2, imr2 (1)	Intermediário	
Imr1, imr1, imr2, imr2 (2)	Intermediário	
imr1, imr1, Imr2, Imr2 (1)	Suscetível	4
imr1, imr1, Imr2, imr2 (2)	Suscetível	
imr1, imr1, imr2, imr2 (1)	Suscetível	

Tabela 4. Genótipo, fenótipo e taxa fenotípica para herança de resistência ao herbicida imazamox em girassol, explicada por um modelo de um gene com dominância parcial (Imr1) e um segundo gene modificador (Imr2) em populações 'testcross'.

Genótipo (taxa)	Fenótipo (subclasses)	Taxa fenotípica
Imr1, imr1, Imr2, imr2 (1)	Intermediário (+)	1
Imr1, imr1, imr2, imr2 (1)	Intermediário (-)	1
imr1, imr1, Imr2, imr2 (1)	Suscetível (+)	1
imr1, imr1, imr2, imr2 (1)	Suscetível (-)	1

tando dominância incompleta (Imr1) e um segundo gene (Imr2) com um efeito modificador quando o gene principal está presente. A Resistência no girassol pode somente ser obtida com a homozigose (Imr1, Imr1, Imr2, Imr2) dos dois genes em uma linhagem endogâmica ou em um híbrido. Híbridos completamente resistentes requerem que os dois parentais tenham fatores de resistência. Resultados similares foram obtidos por Adegas (2005) cruzando três linhagens americanas resistentes às imidazolinonas, IMI R Early (multicapitulada de ciclo precoce), IMI R Late (multi-capitulada de ciclo semi-precoce) e IMI B (unicapitulada), com duas linhagens da Embrapa Soja, o HA 30379NW22 e o RHA 89V2396/5321.

Resistência a doenças

Alternaria

A mancha de *Alternaria* (*Alternaria* spp.) é uma doença muito importante no Brasil, especialmente na região sul do país. O controle químico não é recomendado devido à dificuldade em obter cobertura foliar completa por aplicação foliar de fungicidas e de entrada de maquinários. Assim, o controle da doença através de resistência é altamente desejável, devido a aspectos econômicos. Contudo, a base genética de cultivares é estreita e genes de resistência são escassos (Oliveira et al., 2004). Resistência à mancha de *Alternaria* tem sido encontrada em algumas espécies de *Helianthus*, como *H. hirsutus*, *H. pauciflorus* (= *H. rigidus*), *H. tuberosus*, *H. simulans*, *H. mollis*, *H. maximiliani*, *H. divaricatus*, *H. occidentalis* (dipóide), *H. decapetalus*, *H. resinusus* (Morris et al., 1983; Ravikumar et al., 1995; Prabakaran & Sujatha, 2000). O uso dessas espécies como fonte de resistência requer hibridação com *H. Annuus*. Isto é difícil devido a essas espécies serem, geralmente, tetraplóides ou hexaplóides, enquanto que o girassol cultivado é diplóide. (Seiler & Rieseberg, 1997).

Prabakaran & Sujatha (2000) realizaram cruzamentos entre girassol e espécies silvestres na tentativa de obter genótipos resistentes de girassol à mancha de *Alternaria*. As espécies diplóides *H. mollis* e *H. divaricatus* foram compatíveis com o girassol. Investigações citológicas em híbridos obtidos do cruzamento entre o girassol e *H. simulans* revelaram anormalidades meióticas, resultando em alta esterilidade do pólen. Híbridos interespecíficos entre tetraplóides e diplóides foram triplóides, mostrando completa esterilidade. Os hexaplóides foram altamente compatíveis com o girassol, mas os híbridos tetraplóides resultantes foram fracamente férteis. Cultura de antera tem sido utilizada para reduzir o nível de ploidia. Os diplóides obtidos têm sido utilizados em retrocruzamentos para desenvolver linhagens endogâmicas em programas de melhoramento na Índia.

Podridão branca

A podridão branca (*Sclerotinia sclerotiorum*) é uma das doenças mais difíceis de ser combatida, pois o controle químico é difícil, não econômico e muito danoso ao ambiente. A resistência a *Sclerotinia* é poligênica, com predomínio de efeito gênico aditivo (Castano et al, 1993). O patógeno pode atacar todas as partes da planta (podridão basal, na porção mediana da

haste e no capítulo) e um genótipo que é resistente a uma forma de ataque é, geralmente, suscetível à outra forma. Estudos indicam que há pouca relação entre o controle genético da resistência à infecção do micélio da raiz e o controle genético da infecção do ascósporo do capítulo (Tourvieille & Vear, 1990).

Embora haja muitos métodos fáceis e rápidos de se avaliar a resistência a essa doença, nenhuma linhagem resistente tem sido encontrada. Contudo, assim como para mancha de *Alternaria*, espécies silvestres são fontes promissoras de genes para resistência a *Sclerotinia*. Degener et al. (1999) avaliaram 41 linhagens derivadas de cruzamentos interespecíficos com HA 89. Linhagens derivadas de *H. argophyllus* e *H. tuberosus* tiveram menores lesões na haste e podem ser recomendadas para uso em programas de melhoramento genético.

A patogenicidade da *Sclerotinia* é complexa. É conhecido que enzimas que degradam componentes da parede celular e a produção de ácido oxálico estão associados ao desenvolvimento da doença (Jurgens et al., 1994). Uma linhagem vinda da espécie silvestre *H. argophyllus*, 28R, parece conter não somente alguns fatores de resistência contra a infecção basal e a do capítulo, mas também, uma resistência específica ao ácido oxálico (Baldini et al., 2000). Recentemente, o gene oxalato oxidase (OxOx) tem sido usado para aumentar o nível de resistência no girassol cultivado nos Estados Unidos, onde a forma transgênica dessa planta parece aumentar significativamente a resistência a essa doença pela degradação do ácido oxálico (Burke & Rieseberg, 2003).

O girassol produz compostos fenóis solúveis quando a base da haste, haste, folhas, pecíolos ou hipocótilos são infectados por *S. sclerotiorum*. Tem sido sugerido que compostos fenólicos estão envolvidos na resistência a *Sclerotinia*. Bazzalo et al. (1985) mostraram que o ácido isoclorogênico é particularmente ativo em limitar a extensão do fungo. O acúmulo de polímeros fenólicos tais como melanina ou lignina reforça a parede celular da planta, podendo limitar a penetração do fungo (Bazzalo et al., 1987). Além disso, a impregnação da parede celular por compostos fenólicos esterificados aumenta a resistência pela modificação das propriedades da parede celular, a qual não é reconhecida pelas enzimas despolimerizantes produzidas pelo fungo (Bazzalo et al., 1985).

Hemery-Tardin et al. (1998) sugerem que os compostos fenólicos em plantas de girassol sadias podem ser usados como marcadores de resistência a *Sclerotinia* em folhas e capítulos, em programas de melhoramento genético. Seu envolvimento no mecanismo de resistência parece estar relaciona-

do com a parte da planta infectada: o conteúdo total é maior em capítulos e o componente 9 (um ácido fenólico), em folhas. Tomando-se como hipótese que o componente 9 é um inibidor de crescimento de *Sclerotinia*, os autores sugerem que um nível baixo de resistência é devido a um nível baixo do componente 9, tanto em plantas infectadas quanto nas sadias. A resistência moderada resulta de uma alto conteúdo do componente 9, formado pós-infecção, e um nível alto de resistência pode ser explicada pelos altos níveis desse composto, pré e pós-infecção.

Míldio

Atualmente, foram observados, pelo menos, 15 raças de míldio (*Plasmopara halstedii*) em girassol (Tourvieille de Labrouhe et al. (2003), citado por Vear et al., 2003). Essas raças têm sido controladas por genes maiores, denominados *Pl*. Muitos desses genes têm sido reunidos em agrupamentos. Os genes Pl_1 , Pl_2 , Pl_6 e Pl_7 foram reunidos em um mesmo grupo por (Roeckel-Drevet et al., 1996) e os genes Pl_5 e Pl_8 , por Radwan et al. (2002). Embora a resistência à raça específica seja altamente efetiva é muito difícil prover controle satisfatório quando o aumento do número de raças é levado em consideração. A procura de novas fontes ou resistência, particularmente aquelas com base em reações raça-não-específica, pode ajudar a vencer o ataque de *Plasmopara halstedii* em girassol (Virány, 1996).

Referências

- ADEGAS, F.S. **Girassol (*Helianthus annuus* L.) resistente às imidazolinonas:** obtenção de genótipo e manejo de plantas daninhas. 2005. 98f. Tese (Doutorado em Agronomia) - Universidade Estadual de Londrina, Londrina.
- ALBA, E.; BENVENUTI, A.; TUBEROSA, R.; VANNOZZI, G.P. A path coefficient analysis of some yield components in sunflower. **Helia**, Novi Sad, v.2, p.25-29, 1979.
- AL-KHATIB, K.; BAUMGARTNER, J.R.; PETERSON, D.E.; CURRIE, R.S. Imazethapyr resistance in common sunflower (*Helianthus annuus*). **Weed Science**, Lawrence, v.46, n.4, p.403-407, 1998.
- AL-KHATIB, K.; BAUMGARTNER, J.R.; CURRIE, R.S. Survey of common sunflower resistance to ALS-inhibiting herbicides in northeast Kansas. In: SUNFLOWER RESEARCH WORKSHOP, 21., 1999, Bismark. **Proceedings...** Bismark: National Sunflower Association, 1999. p.210-215.

ALVAREZ, D.; LUDUENA, P.; FRUTOS E. Correlation and causation among sunflower traits. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 13., 1992, Pisa. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1992. p.957-962.

ANASHCHENKO, A.V. The initial material for sunflower heterosis breeding. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 6., 1974, Romania. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1985. p.391-393.

ANASHCHENKO, A.V.; DUKA, M.V. Study of the genetic system of CMS-Rf in sunflower (*Helianthus annuus* L.) III. Restoration of male fertility in the CMS₁-based hybrids. **Genetika**, Moscow, v.21, p.2005-2010. 1985.

BALDINI, M.; TURI, M.; VISCHI, M.; VANNOZZI, G.P.; OLIVIERI, A.M. Evaluation of genetic variability for *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de bary resistance in sunflower and utilization of associated molecular markers. **Helia**, Novi Sad, v.25, n.36, p.177-190, 2000.

BAZZALO, M.E.; HEBER, E.M.; DELPERO MARTINEZ, M.A.; CASO, O.H. Phenolic compounds in stems of sunflower plants inoculated with *Sclerotinia sclerotiorum* and their inhibitory effects on this fungus. **Journal of Phytopathology**, Berlin, v.122, p.322-332, 1985.

BAZZALO, M.E.; HEBER, E.M.; CASO, O.H. Factores físicos y localización anatômica de compuestos fenólicos em relação com a tolerância Del tallo Del girasol (*Helianthus annuus*) frente a *Sclerotinia sclerotiorum*, causal de la podredumbre basal. **Boletín Sociedad Argentina Botánica**, Buenos Aires, v. 25, p.197-212, 1987.

BEDOV, S. A study of combining ability for oil and protein contents in seed of different sunflower inbreds. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 11., 1985, Mar del Plata. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1985. p.675-682.

BERRETTA DE BERGER, M.; MILLER, J.F. Estudio genético de seis fuentes de estatura reducida de planta en girassol. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 11., 1985, Mar del Plata. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1985. p.651-657.

BRIGHAM, R.D.; YOUNG, J.K. Genetic potencial of dwarf sunflower hybrids in Texas. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 11., 1985, Mar del Plata. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1985. p.787-788.

BRIGHENTI, A.M.; CASTRO, C.; GAZZIERO, D.L.P.; ADEGAS, F.S.; VOLL, E. Cadastramento fitossociológico de plantas daninhas na cultura do girassol. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília-DF, v.38, n.5, p.651-657, 2003.

- BRUNIARD, J.M.; MILLER, J.F. Inheritance of imidazolinone-herbicide resistance in sunflower. **Helia**, Novi Sad, v.24, n.35, p.11-16, 2001.
- BURKE, J.M.; RIESEBERG, L.H. Fitness effects of transgenic disease resistance in sunflower. **Science**, Washington, v.300, p.1250, 2003.
- BURLOV, V.V. Utilization of male sterility in sunflower breeding for heterosis. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 6., 1974, Bucharest. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1974. p.353-360.
- CASTANO, F.; HEMERY-TARDIN, D.; TOURVIEILLE, D.; VEAR, F. The inheritance and biochemistry of resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* leaf infections in sunflower (*Helianthus annuus* L.) **Euphytica**, Dordrecht, v. 58, p.209-219, 1993.
- CECCONI, F.; PUGLIESI, S.; BARONCELLI, S.; ROCCA, M. Genetic analysis for some agronomical characters of a sunflower (*Helianthus annuus* L.) diallel cross. **Helia**, Novi Sad, v.10, n.21, p.21-27, 1987.
- CECCONI, F.; GAETANI, M.; LENZI, C.; DURANTE, M. The sunflower dwarf mutant dw1: effects of gibberelic acid treatment. **Helia**, Novi Sad, v.25, n.36, p.161-166, 2002.
- CHERVET, B.; VEAR, F. Etude des relations entre la precocite du tournesol et son rendement, as teneur en huile, son developpement et as morphologie. **Agronomie**, Paris, v.10, p.51-56, 1990.
- CHRISTOV., M. A new source of cytoplasmic male sterility in sunflower originating from *Helianthus argophyllus*. **Helia**, Novi Sad, v.13, p.55-61, 1990.
- CHRISTOV., M. New sources of male sterility and opportunities for their utilization in sunflower hybrid breeding. **Helia**, Novi Sad, v.15, n.16, p.41-48, p.1992.
- CHUBB, W.O.; FRIESEN, G.H. Wild oat interference in sunflower. **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, v.65, n.1, p.219-222, 1985.
- DEGENER, J.; MELCHINGER, A.E.; HAHN, V. Interspecific hybrids as source of resistance to *Sclerotinia* and *Phomopsis* in sunflower breeding. **Helia**, Novi Sad, v.22, n.30, p.49-60, 1999.
- DEWEY, D.R.; LU, K.H. A correlation and path coefficient analysis of components of crested wheatgrass seed production. **Agronomy Journal**, Madison, v.51, n.9, p.515-518, 1959.
- DOMINGUEZ, J.; MILLER, J.F. Evaluation and genetic studies of F₁ sunflower hybrids between sets of lines selected in USA and Spain. In: INTERNATIONAL

SUNFLOWER CONFERENCE, 12., 1988, Novi Sad. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1988. p.424-428.

DUA, R.P.; YADAVA, T.P. Genetics of seed yield and its components in sunflower (*Helianthus annuus* L.). In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 11., 1985, Mar del Plata. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1985. p.627-632.

EL-HITY, M.A. Some aspects of the inheritance of seed oil content in sunflower. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 12., 1988, Novi Sad. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1988. p.471.

EL-HITY, M.A. Genetical Analysis of some agronomic characters in sunflower (*Helianthus annuus* L.). In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 13., 1992, Pisa. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1992. p.1118-1128.

ENNS, H.; DORRELL, D.G.; HOES, J.A.; CHUBB, W.O. Sunflower research, a progress report. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 4., 1970, Memphis. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1970. p.162-167.

FERERES, E.; GIMENEZ, C.; FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, J. Genetic variability in sunflower cultivars under drought. I. Yield relationships. **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v.37, p.573-582, 1986.

FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, J.; KNOWLES, P.F. Inheritance of self-incompatibility in wild sunflower. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 8., 1978, Minneapolis. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1978. p.484-489.

FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, J.; JIMENEZ, A.; DOMINGUEZ, J.; GARCIA, J.M.; GARCES, R.; MANCHA, M. Genetic analysis of the oleic acid content in cultivated sunflower (*Helianthus annuus* L.). **Euphytica**, Dordrecht, v.41, n.1, p.39-51, 1989.

FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, J.; MUNÓZ-RUZ, J.; GOMEZ-ARNAU, J. Influence of genes for high oleic acid on agronomic characters of sunflower. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 13., 1992, Pisa. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1992. p.1037-1042.

FICK, G.N. Sunflower breeding and genetics. In: Carter, J.F. **Sunflower Science and Technology**. Madison: ASA, CSSA, and SSSA, 1978. p.279-337.

FICK, G.N. Inheritance of high oleic in the seed oil of sunflower. In: SUNFLOWER RESEARCH WORKSHOP, 6., 1984, Bismarck. **Proceedings...** Bismarck: National Sunflower Association, 1984. p.9.

FICK, G.N.; CAROLINE, J.J.; AUWARTER G.E.; DUHIGG, P.M. Agronomic

characteristics and field performance of dwarf sunflower hybrids. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 11., 1985, Mar del Plata. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1985. p.739-742.

FOLEY, B.J.; HANZEL, J.J. Inheritance of morphological traits conferring bird resistance/tolerance to sunflower. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 9., 1986, Torremolinos. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1986. p.2.

FULLER, M.; DIAMOND, J.; APPLEWHITE, T. High oleic safflower oil. Stability and chemical modification. **Journal of the American Oil Chemists' Society**, Champaign, v.44, p.264-267, 1967.

FURGALA, B.; MUSSEN, E.C.; NOETZEL, D.M.; ROBINSON, R.G. Observations on nectar secretion in sunflower. In: SUNFLOWER RESEARCH WORKSHOP, 1., 1976, Fargo. **Proceedings...** Bismark: National Sunflower Association, 1976. p.11-12.

GEORGE, D.L.; SHEIN, S.E.; KNOWLES, P.F. Compatibility, autogamy and environmental effects on seedset in selected sunflower hybrids and their inbred parents. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 9., 1980, Torremolinos. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1980. p.140-146.

GIRIRA, K.; VIRUPAKSHAPPA, K. Heterotic effect for seed yield and component characters in sunflower over seasons. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 13., 1992, Pisa. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1992. p.1043-1047.

HAGEN, M.M.; HANZEL, J.J. Inheritance of bird resistant traits in sunflower. In: SUNFLOWER RESEARCH WORKSHOP, 14., 1992, Fargo. **Proceedings...** Bismarck: National Sunflower Associations, 1992. p.4-5.

HEATON, T.C.; COLE, G.S.; MARTIN, B.A. A cytoplasmic determinant for low levels of saturated fatty acids in sunflowers oil. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 13., 1992, Pisa. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1992. p.1065-1071.

HEISER, C.B. Variation and subspeciation in the common sunflower (*Helianthus annuus*). **The American Midland Naturalist**, Indiana, v.51, p.287-305, 1954.

HEISER, C.B. Registration of Indiana-1 CMS sunflower germoplasm. **Crop Science**, Madison, v.22, p.1089, 1982.

HEMERY-TARDIN, M.C.; TOURVIELLE DE LABROUHE, D.; JAY, M.; LEDOIGT, G. Effect of infection by *Sclerotinia* spp. on the phenolic metabolism of sunflower capitula and leaves. **Helia**, Novi Sad, v.21, n.29, p.19-32, 1998.

HOCKETT, E.A.; KNOWLES, P.F. Inheritance of branching in sunflowers, *Helianthus annuus* L. **Crop Science**, Madison, v. 10, p. 432-436, 1970.

IUORAS, M.; VRANCEANU, A.C.; BERVILLE, A. Cytoplasm – Nucleus relationships in the CMS pollen fertility restoration in Fundulea 1 (ANT-1) CMS of sunflower. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 13., 1992, Pisa. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1992. p.1072-1077.

IVANOV, P.; STOYANOVA, Y. Results from sunflower breeding directed to obtaining gene materials of high protein content in the kernel. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 8., 1978, Minneapolis. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1978. p.441-448.

IVANOV, P.; PETAKOV, D.; NIKOLOVA, V.; PENTCHEV, E. Sunflower breeding for high palmitic acid content in the oil. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 12., 1988, Novi Sad. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1988. p.463-465.

JAN, C.C. The inheritance of early maturity and short-stature of a *H. annuus* line. In: SUNFLOWER RESEARCH WORKSHOP, 9., 1986, Bismarck. **Proceedings...** Bismarck: National Sunflower Association, 1986. p.13.

JAN, C. C.; GULYA, T. J. Two new sources of cytoplasmic male-sterility from wild *H. annuus* L. In: SUNFLOWER RESEARCH WORKSHOP, 10., 1988, Bismarck. **Proceedings...** Bismarck: National Sunflower Association, 1988. p.7.

JAN, C.C.; ZHANG, T.X.; MILLER, J.F.; FICK, G.N. Fertility restoration and utilization of a male-sterile *H. rigidus* cytoplasm. In: SUNFLOWER RESEARCH WORKSHOP, 16., 1994, Fargo. **Proceedings...** Bismarck: National Sunflower Association, 1994. p.70-71.

JANDER, G.; BAERSON, S.R.; HUDAK, J.A.; GONZALEZ, K.A.; GRUYS, K.J.; Last, R. Ethylmethanesulfonate saturation mutagenesis in *Arabidopsis* to determine frequency of herbicide resistance. **Plant Physiology**, Rockville, v.131, n.1, p.139-146, 2003.

JOCIC, S.; SKORIC, D. The components of genetic variability for bract length, width and number in sunflower (*Helianthus annuus* L.). In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 14., 1996, Beijing/Shenyang. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1996. p.168-173.

JURGENS, M.; HEPLER, L.H.; RIVERS, B.A.; HEPLER, P.K. BAPTA-calcium buffers modulate cell plate formation in stamen hairs of *Tradescantia*: evidence for calcium gradients. **Protoplasma**, Vienna, v.183, p.86-99, 1994.

KESTELOOT, J.A.; MARCELLÁN, O.N. Effects of mono and polycephaly in sunflower yield. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 13., 1992,

Pisa. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1992. p.1087-1092.

KESTELOOT, J.A.; HEURSEL, J.; PAUWELS, F.M. Estimation of the heritability and genetic variation in sunflower (*Helianthus annuus* L.). **Helia**, Novi Sad, v.8, p.17-20, 1985.

KINMAN, M.L. Breeding for lipid and amino acid composition in sunflower. **Journal of American Oil Chemists' Society**, Champaign, v.49, p.36-37, 1972.

KINMAN, M.L. New developments in the USDA and state experiment station sunflower breeding programs. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 4., 1970, Memphis. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1970. p.181-183.

KLOCZOWSKI, Z. Breeding of oil sunflower in Poland. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 5., 1972, Clermont-Ferrand. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1972. p.258-261.

KOVÁČIK, A.; SKALOUD, V. Contribution to defining the inheritance of earliness in sunflower and the method of its exploitation in breeding. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 8., 1978, Minneapolis. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1978. p.437-440.

KOVÁČIK, A.; SKALOUD, V. Results of inheritance evaluation of agronomically important traits in sunflower. **Helia**, Novi Sad, v.13, n.13, p.41-46, 1990.

KOVÁČIK, A.; SKALOUD, V.; VLCKOVA, V. Evaluation of relation between the yield of achenes and yield components in hybrid sunflower breeding. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 9., 1980, Torremolinos. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1980. p.362-368.

KURAL, A.; MILLER, J.F. The inheritance of male fertility restoration of the PET2, G1G1 e MAX1 sunflower cytoplasmic male sterility sources. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 13., 1992, Pisa. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1992. p.1107-1112.

LAKSHMANRAO, N.G.; SHAMBULINGAPPA, K.G.; KUSUMAKUMARI, P. Studies on path-coefficient analysis in sunflower. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 11., 1985, Mar del Plata. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1985. p.733-735.

LAY, C.L.; KHAN, S.F. Inheritance of plant height in six sunflower crosses. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 11., 1985, Mar del Plata. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1985. p.721-725.

LECLERCQ, P. Une stérilité cytoplasmique chez le tournesol. **Annales de L'amélioration des Plantes**, Paris, v.19, p.99-106. 1969.

LECLERCQ, P. La sterilité mâle cytoplasmique du tournesol. I. Premières études sur la restauration de la fertilité. **Annales de L'amélioration des Plantes**, Paris, v.21, p.45-54, 1971.

LOFGREN, J.R.; NELSON, L. Breeding for self-compatibility in sunflower. In: SUNFLOWER RESEARCH WORKSHOP, 2., 1977, Fargo. **Proceedings...** Bismarck: National Sunflower Association, 1977. p.2-4.

LOW, A. Maternal and paternal effects on the oil content of cypselas in F_1 seed. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 10., 1982, Surfers Paradise. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1982. p.244-247.

MAPA. **Agrofit- consulta de produtos formulados**. Disponível em: <http://www.agricultura.gov.br/agrofit_cons>. Acesso em: 15 julh. 2005.

MARINKOVIC, R. Inheritance of seed number per sunflower head in F_1 generation and components of genetic variability. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 9., 1980, Torremolinos. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1980. p.347-355.

MERRIEN, A. Some aspects of sunflower crop physiology. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 13., 1992, Pisa. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1992. p.481-498.

MERRIEN, A.; BLANCHET, R.; GELFI, N.; RELIER, J.P.; ROLLIER, M. Pathways of yield elaboration in sunflower under various water stresses. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 10., 1982, Surfers Paradise. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1982. p.11-14.

MILLER, J.F.; FICK, G.N. The genetics of sunflower. In: SCHEITER, A.A. **Sunflower Technology and Production**. Wisconsin: ASA-CSSA-SSSA, 1997. p.441-495.

MILLER, J.F.; HAMMOND, J.J. Inheritance of reduced height in sunflower. **Euphytica**, Dordrecht, v.53, p.131-136, 1991.

MILLER, J.F.; WOLF, S.L. Registration of three cytoplasmic male-sterile and three restorer sunflower oil. **Crop Science**, Madison, v.31, p.500, 1991.

MILLER, J.F.; HAMMOND, J.J.; RAATH, W.W. Comparison of inbred vs. Single-cross testers and estimation of genetic effects in sunflower. **Crop Science**, Madison, v.20, p.703-706, 1980.

MILLER, J.F.; FICK, G.N.; ROATH, W.W. Relationships among traits of inbreds and hybrids of sunflower. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 10., 1982, Surfers Paradise. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1982. p.675-682.

MILLER, J.F.; ZIMMERMAN, D.C.; VICK, B.A. Genetic control of high oleic acid content in sunflower oil. **Crop Science**, Madison, v. 27, p.923-926, 1987.

MORRIS, J.B.; YANG, S.M.; WILSON, L. Reaction of *Helianthus* species to *Alternaria helianthi*. **Plant Disease**, Saint Paul, v.67, p.539-540, 1983.

MOUTOUS, J.E.; ROATH, W.W. Genetica de altura de planta en girasol (*Helianthus annuus* L.). In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 11., 1985, Mar del Plata. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1985. p. 633-638.

OLIVEIRA, M.F. DE; NETO, A.T.; LEITE, M.V.B.C.; CASTIGLIONI, V.B.R.; ARIAS, C.A.A. Mutation breeding in sunflower for resistance to *Alternaria* leaf spot. **Helia**, Novi Sad, v.27, n.41, p.41-50, 2004.

OMRAN, A.O.; ABDEL-ZAHAB, A.A.; HAIKAL, M.A.. Evalu of sunflower cultivars. Heritability and variability of metric traits. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 7., 1976, Krasnodar. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1976. p.361-375.

ORTEGON-MORALES, A.S.; ESCOBEDO-MENDOZA, A.; VILLARREAL, L.Q. Combining ability of sunflower (*Helianthus annuus* L.) lines and comparison among parent lines and hybrids. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 13., 1992, Pisa. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1992. p.1178-1193.

PATHAK, R.S. Yield components in sunflower. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 6., 1974, Bucharest. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1974. p.271-281.

PETAKOV, D. Application of Griffing's methods in determination of combining ability of sunflower self-pollinated lines. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 13., 1992, Pisa. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1992. p.1205-1210.

PETROV, P. Effect of various cytoplasmic male sterility sources (CMS) on some sunflower qualities. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 13., 1992, Pisa. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1992. p.1211-1215.

PIQUEMAL, G.; MOURET, J. Contribution a l'amélioration génétique de la frutification du Tournesol (*Helianthus annuus* L.). Variation du taux de frutification des fleurs selon leur emplacement et leur orientation. **Annales de L'amélioration des Plantes**, Paris, v.30, p.175-190, 1980.

POGGENPOEL, S.J. Studies of isogenic sunflower restorer lines and their hybrids. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 11., 1985, Mar

del Plata. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1985. p.573-576.

PRABAKARAN, A.J.; SUJATHA, M. Breeding for *Alternaria* resistance in sunflower: approaches for introgression from wild sunflowers. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 15., 2000, Toulouse. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 2000. p.O31-O36.

PUTT, E.D. Observations on morphological characters and flowering processes in the sunflower (*Helianthus annuus* L.). **Scientific Agriculture**, Ottawa, v.21, p.167-179, 1940.

PUTT, E.D. Recessive branching in sunflower. **Crop Science**, Madison, v.4, p.444-445, 1964.

PUTT, E.D. Heterosis, combining ability, and predicted synthetics from a diallel cross in sunflower (*Helianthus annuus* L.). **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, v.46, p.59-67, 1966.

PUTT, E.D.; HEISER, C.B. Jr. Male sterility and partial male sterility in sunflower. **Crop Science**, Madison, v.6, p.165-168, 1966.

PUTT, E.D.; CRAIG, B.M.; CARSON, R.B. Variation in composition of sunflower oil from composite samples and single seeds of varieties and inbred lines. **Journal of American Oil Chemists' Society**, Champaign, v.46, p.126-129, 1969.

RADWAN, O.; BOUZIDI, M-F.; VEAR, F.; PHILIPPON, J.; TOURVIEILLE DE LABROUHE, D.; NICOLAS, P.; MOUZEYAR, S. Identification of non-TIR-NBS-LRR markers linked to the P15/P18 locus for resistance to downy mildew in sunflower. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v.106, p.1438-1446, 2002.

RAVIKUMAR, R.L.; DODDAMANI, I.K.; KULKARNI, M.S. Reaction of selected gerplasm lines and *Helianthus tuberosus* derived introduction to *Alternaria helianthi*. **Helia**, Novi Sad, v.18, p.67-71, 1995.

ROATH, W.W.; HAMMOND, J.J.; MILLER, J.F. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 10., 1982, Surfers Paradise. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1982. p.247-249.

ROBERTSON, J.A.; MORRISON, W.H.; WILSON, R.L. Effects of planting location and temperatures on the oil content and fatty composition of sunflower seeds. **Agricultural Research**, Washington, v.3, p.1-9, 1979.

ROECKEL-DREVET, P.; GAGNE, G.; MOUZEYAR, S.; GENTZBITTEL, L.; PHILLIPON, J.; NICOLAS, P.; TOURVIEILLE DE LABROUHE, D.; VEAR, F., 1996. Colocation of downy mildew (*Plasmopara halsteddi*) resistance genes in sunflower (*Helianthus annuus* L.). **Euphytica**, Dordrecht, v.91, p.225-228, 1996.

ROSS, A.M. Some morphological characters of *Helianthus annuus* L., and their relationship to the yield of seed and oil. **Scientific Agriculture**, Ottawa, v.19, p.372-379, 1939.

RUSSELL, W.A. A study of the inter-relationships of seed yield, oil content, and other agronomic characters with sunflower inbred lines and their top crosses. **Canadian Journal of Agricultural Science**, Ontario, v.33, p.291-314, 1953.

SAMMATARO, D.; FLOTTUM, P.K.; ERICKSON, E.H. Factors contributing to honeybee preferences in sunflower varieties. In: SUNFLOWER RESEARCH WORKSHOP, 6., 1984, Bismarck. **Proceedings...** Bismarck: National Sunflower Association, 1984. p.20-21.

SANDU, I.; VRANCEANU, V.; CRAICIU, D.; BALANA, I.; PACUREANU, M. Inheritance of branching types in sunflower. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 14., 1996, Beijing/Shenyang. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1996. p.140-144.

SARNO, R.; LETO, C.; CARRUBBA, A.; CIBELLA, R. Correlation between some yield factors in sunflower. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 13., 1992, Pisa. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1992. p.366-389.

SCHMIDT, L.; MARQUARD, R.; FRIEDT, W. Status and prospects of breeding high oleic acid sunflowers for central Europe. **Fat Science Technology**, Leinfelden, v.91, p.346-349, 1989.

SCHUSTER, W. **Inbreeding and heterosis in sunflower (*Helianthus annuus* L.)**. Giessen: Wilhelm Schmitz Verlag, 1964. p.135.

SEGALA, A.; SEGALA, M.; PIQUEMAL, G. Recherches en vue d'améliorer le degré d'autogamie des cultivars de tournesol. I. L'autocompatibilité pollinique. **Annales de L'amélioration des Plantes**, Paris, v.30, p.151-159, 1980.

SEILER, G.J. Interrelation of fatty acids in oil of wild annual sunflower (*Helianthus annuus* L.). In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 11., 1985, Mar del Plata. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1985. p.529-534.

SEILER, G.J.; RIESEBERG, L.H. Systematics, origin, and germplasm resources of the wild and domesticated sunflower. In: Schneiter, A.A. **Sunflower Technology and Production**. Madison: American Society of Agronomy, p.21-65. 1997.

SERIEYS, H. Wild *Helianthus* species, a potential source of androsterilities. In: EUCARPIA MEETING ON THE SUNFLOWER, 2., 1984, Leningrad. **Proceedings...** Wageningen: Agricultural Center, 1984. p.16-21.

SERIEYS, H. FAO Progress report of the working group "Identification, study and utilization in breeding programs of new CMS sources". In: Consultation of the European Cooperative Research Network on Sunflower, 7., 1991, Pisa. **Proceedings...** Pisa: FAO, 1991. p.11-13.

SERIEYS, H. Cytoplasmic effects on some agronomical characters in sunflower. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 13., 1992, Pisa. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1992. p.1245-1250.

SERIEYS, H. Report on the activities of the FAO working group: "Identification, study and utilization in breeding programs of new CMS sources". In: FAO Technical Meeting on Sunflower, 1., 1994, Montpellier. **Proceedings...** Montpellier: FAO, 1994, p.20-23.

SERIEYS, H. Identification, study and utilization in breeding programs of new CMS sources. **Helia**, Novi Sad, v.19, p.144-160, 1996.

SHABANA, R. Genetic variability of sunflower varieties and inbred lines. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 6., 1974, Bucharest. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1974. p.263-269.

SHANER, D.L.; ANDERSON, P.C.; STIDHAM, M.A. Imidazolinones, potent inhibitors of acetohydroxyacid synthase. **Plant Physiology**, Baltimore, v.75, n.3, p.545-546, 1984.

SIMPSON, B.W.; MCLEOD, C.M.; GEORGE, D.L. Selection for high linoleic acid content in sunflower (*Helianthus annuus* L.). **Australian Journal of Experimental Agriculture**, Victoria, v.29, p.233-239, 1989.

SINDAGI, S.S. Productivity of sunflower hybrids. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 7., 1976, Krasnodar. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1976. p.152-161.

SINDAGI, S.S.; RAO, A.P.K.; SEETHARAM, A. Analisis in sunflower (*H. annuus* L.). Components of Genetic Variation. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 9., 1980, Torremolinos. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1980. p.41-45.

SKALOUD, V.; KOVÁČIK, A. Findings on sunflower self-fertility in connection with line hybridization. **Helia**, Novi Sad, v.17, n.20, p.13-20. 1994.

SKALOUD, V.; KOVÁČIK, A. Contribution to the evaluation of self-fertile lines of sunflower-genetic interpretation. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 14., 1996, Beijing/Shenyang. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1996. p.31-37.

SKORIC, D. Correlation among the most important characters of sunflower in F1 generation. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 6., 1974,

Bucharest. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1974. p.283-289.

SKORIC, D. Mode of inheritance of oil content in sunflower seed of F₁ generation and components of genetic variability. p. 376-388. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 7., 1976, Krasnodar. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1976. p.376-388.

SKORIC, D. Mode of inheritance of LAI in F₁ generation of different sunflower inbreds. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 11., 1985, Mar del Plata. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1985. p.683-689.

SOARE, G.; VRÂNCEANU, A.V. Inheritance of self-fertility in sunflower. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 14., 1996, Beijing/Shenyang. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1996. p.134-139.

SOLDATOV, K.I. Chemical mutagenesis in sunflower breeding. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 7., 1976, Krasnodar. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1976. p.352-357.

SOLTANI, E.; ARSHI, Y. Correlation between oil content and 1000 kernel weight and their narrow sense heritability on sunflower variety (Zarja) in dry farming conditions. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 12., 1988, Novi Sad. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1988. p.497.

STANOJEVIC, D.; NEDELJKOVIĆ, S.; JOVANOVIĆ, D. Oil and protein concentration in seed of diverse high-protein inbred lines of sunflower. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 13., 1992, Pisa. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1992. p.1263-1268.

STOENESCU, F. Genetics. In Vranceanu, A.V. **Floarea-soarelui**. Bucuresti: Academiei Republicii Socialiste, 1974. p.92-125.

TATUM, L.A. The southern corn leaf blight epidemic. **Science**, Local, v.171, p.1113-1116, 1971.

TOLMACHOV, V.V. Sunflower plants with reduced height. In: Tikhonov, O., Bochkarev, N., Dyakov, A.B. **Sunflower biology, plant breeding and production technology**. Moscow: Agropromizdat, 1991. p.44-45.

TOURVIELLE, D.; VEAR, F. Heredity of resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* in sunflower. III Study of reactions to artificial infection of roots and cotyledons. **Agronomie**, Paris, v.10, p.323-330, 1990.

TYAGI, A.P. Association and path analysis of yield components and oil percentage in sunflower (*Helianthus annuus* L.). In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 11., 1985, Mar del Plata. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1985. p.807-812.

VEAR, F.; PHAM-DELEGUE, M.; TOURVIEILLE DE LEBROUHE, D.; MARILLEAU, R.; LOUBLIER, Y.; METAYER, M. LE; DOUAULT, P.; PHILIPPON, J.P. Genetical studies of nectar and pollen production in sunflower. **Agronomie**, Paris, v.10, p.219-231, 1990.

VEAR, F.; TOURVIEILLE DE LABROUHE, D.; MILLER, J.F. Inheritance of the wide-range downy mildew resistance in the sunflower line RHA 419. **Helia**, Novi Sad, v.26, n.39, p.19-24, 2003.

VIDAL, R.A. **Herbicidas**: mecanismos de ação e resistência de plantas. Porto Alegre: R.A. Vidal, 1997. 165p.

VIRÁNY, F. Identification of new *Plasmopora halstedii* races and their impact on sunflower breeding and production. **Helia**, Novi Sad, v.19, p.37, 1996.

VIRUPAKSHAPPA, K.; RAVIKUMAR, R.L.; SEETHARAM, A.; GOWDA, J. Identification of maintainer and restorer for some new sources of cytoplasmic sterility. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 13., 1992, Pisa. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1992. p.1291-1300.

VRANCEANU, A.V. **Sunflower**. [S.l.]: Academy of România Socialist Republic, 1974. 332p.

VRANCEANU, A.V.; STOENESCU, F.M. Pollen fertility restore gene from cultivated sunflower (*Helianthus annuus* L.). **Euphytica**, Dordrecht, v.20, p.536-541, 1971.

VRANCEANU, A.V.; STOENESCU, F.M.; SCARLAT, A. The influence of different genetic and environmental factors on pollen self-compatibility in sunflower. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 8., 1978, Minneapolis. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1978. p.453-465.

VRANCEANU, A.V.; STOENESCU, F.M.; IUORAS, M. A correlation between self-fertility and the melliferous index in sunflower. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 11., 1985, Mar del Plata. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1985. p. 697-702.

VRANCEANU, A.V.; IUORAS, F.M.; STOENESCU, F.M. A contribution to the diversification of the CMS sources in sunflower. **Helia**, Novi Sad, v.9, p.21-25. 1986.

WEISHENGA, D. Effect of the bracteal leaf on yield of grain in sunflower. **Helia**, Novi Sad, v.14, n.14, p.73-78, 1991.

WHELAN, E.D.P. A new source of cytoplasmic male sterility in sunflower. **Euphytica**, Dordrecht, v.29, p.33-46, 1980.

WHELAN, E.D.P.; DEDIO, W. Registration of sunflower germoplasm composite crosses CMG-1, CMG-2, and CMG-3. **Crop Science**, Madison, v.20, p.832, 1980.

WOLF, S.L.; MILLER, J.F. Fertility restoration response of various sunflower cytoplasms. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 11., 1985, Mar del Plata. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1985. p.549-552.

WRIGHT, S. Correlation and causation. **Journal of Agricultural Research**, Washington, v.20, p.557-585, 1921.

ZHAO-CHENG, X.; DUO, L.; GUI-ZHI, W.; JIE, Q. Applied theory of relative heritability to calculate the heterosis of sunflower. In: INTERNATIONAL SUNFLOWER CONFERENCE, 12., 1988, Novi Sad. **Proceedings...** Paris: International Sunflower Association, 1988. p.484-488.

ZIMMERMAN, D.C.; FICK, G.N. Fatty acid composition of sunflower (*Helianthus annuus* L.) oil as influenced by seed position. **Journal of American Oil Chemists' Society**, Champaign, v. 50, p.273-275, 1973.

