

Bases Ecofisiológicas para Manutenção da Qualidade do Trigo



Organizadores
Osmar Rodrigues
Mauro Cesar Celaro Teixeira

Embrapa

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Embrapa Trigo
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento

Bases Ecofisiológicas para Manutenção da Qualidade do Trigo

Organizadores
Osmar Rodrigues
Mauro Cesar Celaro Teixeira

Passo Fundo, RS
2010

Exemplares desta publicação podem ser solicitados à
Embrapa Trigo
Rodovia BR 285, km 294
Caixa Postal, 451
Telefone: 54 3316-5800 - Fax: 54 3316-5801
99001-970 Passo Fundo, RS
Home page: www.cnpt.embrapa.br
E-mail: vendas@cnpt.embrapa.br

Comitê de Publicações

Anderson Santi, Antônio Faganello, Casiane Salete Tibola, Leandro Vargas (Presidente), Leila Maria Costamilan, Lisandra Lunardi, Maria Regina Cunha Martins, Sandra Maria Mansur Scagliusi, Sandro Bonow

Tratamento Editorial: Fátima Maria De Marchi

Capa: Fátima Maria De Marchi

Ficha Catalográfica: Maria Regina Martins

1ª edição

1ª impressão (2010): Tiragem: 1.000 exemplares

Todos os direitos reservados.

A reprodução não-autorizada desta publicação, no todo ou em parte constitui violação dos direitos autorais (Lei nº 9.610).

Bases ecofisiológicas para manutenção da qualidade do trigo. /
organizadores, Osmar Rodrigues, Mauro César Celaro Teixeira.
- Passo Fundo : Embrapa Trigo, 2009.

84 p. ; 21 cm.

ISBN 978-85-7574-028-6

1. Trigo - Melhoramento. 2. Trigo - Biologia vegetal. I. Rodrigues, Osmar, org. II. Didonet, Agostinho Dirceu, org. III. Teixeira, Mauro César Celaro, org. II. Título.

CDD: 633.114

© Embrapa Trigo - 2010

Organizadores

Osmar Rodrigues

Pesquisador, MS

Fisiologia Vegetal

Embrapa Trigo

Rodovia BR 285, km 294

Caixa Postal 451

99001-970 Passo Fundo, RS

E-mail: osmar@cnpt.embrapa.br

Mauro Cesar Celaro Teixeira

Pesquisador, Ph.D.

Fisiologia Vegetal

Embrapa Trigo

Rodovia BR 285, km 294

Caixa Postal 451

99001-970 Passo Fundo, RS

E-mail: mauro@cnpt.embrapa.br

Autores

Osmar Rodrigues

Pesquisador, MS
Fisiologia Vegetal
Embrapa Trigo
Rodovia BR 285, km 294
Caixa Postal 451
99001-970 Passo Fundo, RS
E-mail: osmar@cnpt.embrapa.br

Agostinho Dirceu Didonet

Pesquisador, Dr.
Fisiologia Vegetal
Embrapa Arroz e Feijão
Rodovia Goiânia-Nova Veneza, Km 12
75375-000 Santo Antônio de Goiás, GO
E-mail: didonet@cnpaf.embrapa.br

Mauro Cesar Celaro Teixeira
Pesquisador, Ph.D.
Fisiologia Vegetal
Embrapa Trigo
Rodovia BR 285, km 294
Caixa Postal 451
99001-970 Passo Fundo, RS
E-mail: mauro@cnpt.embrapa.br

Apresentação

Nem todos percebem, pelo menos facilmente, que, quando o assunto é qualidade tecnológica em trigo, em geral, apesar da característica de commodity agrícola deste produto, não se trata de um grão qualquer, mas sim de um ingrediente especial que está entre os mais usados na produção de alimentos no mundo. Essa perspectiva muda o entendimento, ainda não totalmente assimilado, de que, especificamente no caso do trigo, normas de identidade e qualidade, envolvendo classificação vegetal, são fundamentais na operacionalização dos mercados, público e privado, deste cereal.

A história brasileira em qualidade de trigo é, pode-se assim dizer, recente. A Lei nº 8.096, de 21 de novembro de 1990, marca o fim da intervenção estatal no complexo agroindustrial do trigo no Brasil. No seu rastro, vieram as normas de identidade e qualidade do trigo brasileiro. Começando pela Portaria nº 304, de 19 de dezembro de 1990, que classificava o trigo brasileiro como Tipo Único. Depois, em 29 de julho de 1994, foi instituída a Portaria nº 167, que criava quatro classes de trigo (Melhorador, Superior, Intermediário e Comum) e três tipos (Tipos 1, 2 e 3). Na sequência, em 27 de janeiro de 1999, a Portaria nº 167 seria substituída pela Instrução Normativa nº 01, que definia a classificação física do trigo pelos Tipos 1, 2 e 3 (baseados no valor mínimo de peso do hectolitro e no percentual máximo de umidade, matérias estranhas e grãos avariados) e por Classes (Brando, Pão, Melhorador e Outros Usos). Também foi estabelecida a classe Durum), em função dos valores de força geral de glúten (alveografia) e do número de queda (Falling Number). Atualmente (junho de 2010), mantidas a definição de

Classes e Tipos conforme a Instrução Normativa nº 01, a classificação de trigo no Brasil é regulamentada pela Instrução Normativa nº07, de 15 de agosto de 2001. Uma nova classificação do trigo brasileiro, com padrões de qualidade mais aproximados dos praticados pelo mercado, ora está sendo gestada no âmbito do Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento, com vistas à safra de 2011.

O livro **Bases Ecofisiológicas para Manutenção da Qualidade do Trigo** foi organizado em cinco capítulos que tratam da composição proteica dos grãos, do acúmulo de proteína nos grãos em função da disponibilidade nutricional e hídrica, da dormência e a germinação em pré-colheita, da duração do período de crescimento dos grãos e, por último, do potencial de rendimento de grãos em trigo, que, não raro, envolve uma correlação negativa e difícil de ser lidada, quer seja geneticamente ou por meio de práticas de manejo de cultivo, entre rendimento e concentração de proteínas nos grãos. Todos, de uma forma ou de outra, estão relacionados com indicadores de qualidade tecnológica expressos nos valores de força geral de glúten (teste de alveografia), estabilidade (teste de farinografia) e número de queda (Falling Number), que, em última instância, definirão a classe comercial do trigo colhido.

Nossos cumprimentos aos autores, que, livremente, ao ultrapassarem os limites da filiação disciplinar que estão vinculados (Fisiologia Vegetal), produziram uma obra de singular importância para o desenvolvimento da triticultura brasileira, envolvendo as bases fisiológicas e bioquímicas da qualidade tecnológica em trigo e seus relacionamentos com o ambiente e com práticas de manejo de cultivo.

Gilberto R. Cunha
Chefe-Geral da Embrapa Trigo

Prefácio

Os profissionais na área da biologia vegetal têm ciência do efeito das condições climáticas na qualidade dos produtos primários antes da sua colheita. Contudo, não têm a mesma clareza com relação a possibilidade de modificar ou melhorar esta qualidade através da utilização de práticas de manejo durante o cultivo. Por outro lado, o mercado globalizado vem impondo exigências de qualidade forçando a pesquisa no sentido de avançar no conhecimento e no desenvolvimento de tecnologias para melhorar a qualidade dos produtos antes da colheita (qualidade primária). Tal imposição decorre da necessidade de redução dos custos dos produtos finais, após as transformações industriais e, pela demanda do mercado por produtos “naturais”, sem transformações.

Nesse contexto, o presente trabalho pretende contribuir com informações sobre a base ecofisiológica que sustentam a “**qualidade primária**” do trigo, à luz da literatura consultada e, que possam ajudar os estudantes e profissionais na tomada de decisão (práticas de manejos) para obtenção de um produto primário de melhor qualidade. Do ponto de vista da pesquisa, o trabalho traz à discussão algumas possíveis estratégias ecofisiológicas que poderiam contribuir para a melhoria da qualidade do trigo, destinado a panificação. Nes-

se sentido, o trabalho oferece vários tópicos que são revisados no sentido de gerar uma massa de conhecimento básico que permita uma melhor compreensão sobre os aspectos multidisciplinares desse tema tão amplo e importante, que é a qualidade primária do trigo.

Os organizadores

Sumário

Capítulo 1

Composição proteica dos grãos

*Osmar Rodrigues, Agostinho Dirceu Didonet, Mauro
Cesar CelaroTeixeira* 13

Capítulo 2

Disponibilidade nutricional e hídrica

*Osmar Rodrigues, Agostinho Dirceu Didonet, Mauro
Cesar CelaroTeixeira* 25

Capítulo 3

Dormência: germinação em pré-colheita

*Osmar Rodrigues, Agostinho Dirceu Didonet, Mauro
Cesar CelaroTeixeira* 31

Capítulo 4

Duração do período de crescimento dos grãos

*Osmar Rodrigues, Agostinho Dirceu Didonet, Mauro
Cesar CelaroTeixeira* 43

Capítulo 5

Potencial de rendimento de grãos

*Osmar Rodrigues, Agostinho Dirceu Didonet, Mauro
Cesar Celaro Teixeira 47*

Referências Bibliográficas 64

Composição proteica de grãos

*Osmar Rodrigues, Agostinho Dirceu
Didonet, Mauro Cesar CelaroTeixeira*

A composição proteica dos grãos de trigo assume extrema importância, uma vez que 80% dessa proteína constitui o glúten, principal determinante da qualidade dos produtos de panificação e de pastificação. O conteúdo de proteína dos grãos é influenciado por práticas culturais (manejo do solo, fertilidade, tratamentos fitossanitários, época de semeadura, época de colheita) e, em menor grau, pela herança genética da cultivar. Por outro lado, a variação da qualidade proteica entre variedades é uma característica genética. Essas proteínas, localizadas no endosperma do grão de trigo, após a sua síntese no retículo endoplasmático, são depositadas na estrutura proteica durante o crescimento de grãos (PAYNE, 1986), sendo a maioria delas formadoras do glúten e constituem as proteínas de armazenamento. Outras proteínas, cerca de 20% (albuminas e globulinas) do conteúdo total de proteínas dos grãos, possuem funções metabólicas e estruturais, são solúveis em água e estão localizadas no embrião e na periferia do endosperma.

As proteínas encontram-se em maior concentração no em-

embrião (30%) e na camada de aleurona (19,7%), do que no endosperma e pericarpo (4,4%). No endosperma sua concentração aumenta do centro em direção a periferia, cuja concentração média é de 6,2% no endosperma interno, 8,8% no endosperma médio e 13,7% no endosperma externo. Se considerarmos o total de proteína da semente em cada parte do grão (pericarpo, aleurona, endosperma e embrião), o pericarpo possui cerca de 4%, a aleurona 15,5%, o endosperma 72,5% e o embrião 8% do peso total.

A avaliação da qualidade de trigo é realizada verificando-se os potenciais qualitativos e quantitativos de suas proteínas, principalmente das do glúten. O glúten é o responsável pela absorção de água e pela retenção de gás carbônico, conferindo à farinha propriedades que tornarão o produto final de bom volume, textura interna sedosa e granulometria aberta (TIPPLES et al., 1982), características estas que classificam o trigo como de boa qualidade.

Para a obtenção de produtos derivados da farinha de trigo, tais como pães, bolos, bolachas e biscoitos, torna-se importante a avaliação da combinação entre a qualidade e a quantidade de proteínas presente na farinha de trigo. Para a fabricação do pão francês, por exemplo, o teor de proteína ideal, calculado em base seca, situa-se na faixa de 10,5% a 13%; para o pão de forma, a quantidade de proteína é de 11,5% a 14%; para bolachas do tipo crackers, de 8% a 10,5%; para os demais tipos de bolacha, de 7,5% a 9%; para bolos, de 5% a 7,5%; para extração de glúten vital, de 14% a 17%; e para massas curtas, de 8,5% a 10,5% (SCHILLER, 1984). Portanto, o uso está associado ao teor de proteína e, conseqüentemente, os trigos podem ser assim classificados.

Os trigos podem também ser separados quanto à dureza. A dureza de grãos é definida como a dificuldade de desintegração dos grãos quando sobre eles é exercida uma pressão (SIMMONDS, 1974). Assim podem ser classificados como duro (hard), pelo requerimento de mais energia para quebrar o endosperma o que produz um maior número de grânulos de amido fisicamente danificados, durante o processo de moagem. Trigo brando (soft), ao contrário, produz farinha com menor nível de danos no amido. Grânulos de amido danificados absorvem mais água, o que explica a maior absorção de água por farinha de trigo “hard” comparativamente ao trigo “Soft”, para o mesmo nível de proteína no trigo. Assim, esse arranjo de constituintes do grão, como proteínas e amido, bem como seu grau de interação molecular, que confere essas características que permitem classificá-lo dessa forma (POMERANZ & WILLIAMS, 1990; HUEBNER & GAINES, 1992).

Os trigos hexaploides (*Triticum aestivum*) podem também ser classificados em duros, semiduros e brandos, quanto a aptidão para panificação. Assim, os trigos duros e semiduros possuem aptidão para panificação, enquanto os brandos são usados para produção de biscoito. Por outro lado, os trigos tetraplóides (*Triticum durum*) são conhecidos como “duros” ou “candea” com aptidão para produção de macarrão “massas” e possuem o endosperma muito duro “cristalino”. Pela composição química, os trigos duros originam farinhas com alto teor de proteínas, superior ao de trigo brando, sendo este último mais indicado para bolachas e bolos (BORGHI et al., 1997). A diferença entre o trigo duro e o vitroso se deve ao grau de interação entre os componentes químicos do grão (POMERANZ & WILLIAMS, 1990). As fortes ligações

moleculares do trigo verdadeiramente “duro” dificultam a sua ruptura, enquanto grãos apenas vitrosos podem ser rompidos sob pressão, com relativa facilidade. Essa vitrosidade é resultado do índice de refração da luz, influenciado por ligações do tipo “*pontes de hidrogênio*” que ocorrem entre as moléculas componentes do grão (POMERANZ & WILLIAMS, 1990; JIA et al., 1996a). Segundo os mesmos autores, altas doses de nitrogênio e altas temperaturas na fase de maturação dos grãos fazem com que os grãos de trigo adquiram o estado de vitrosidade, independente de o trigo ser brando ou duro.

Estudos da qualidade de proteína de trigo iniciaram por volta de 1745, com o isolamento e a caracterização do glúten de trigo. Contudo, somente a partir de 1924 as proteínas foram classificadas quanto a sua solubilidade em: *albuminas* (baseando-se na sua extração seqüencial em água), *globulinas* (baseando-se na sua extração em solução salina diluída), *prolaminas* (baseando-se na sua extração em mistura álcool-água) e *glutelinas* (baseando-se na sua extração em ácido ou em base diluída). Os termos prolaminas e glutelinas são genéricos aplicáveis pela similaridade na extração da fração de proteínas de todos os cereais. Essa classificação foi, naturalmente, estabelecida antes de se conhecer detalhadamente a estrutura das proteínas.

As *prolaminas*, que ocorrem somente em cereais e em outras gramíneas, são as principais proteínas de reserva nessas plantas, à exceção de aveia e de arroz. Dependendo do tipo de cereal, as *prolaminas* recebem nomes triviais, baseados no nome em latim da planta, como é o caso da *hordeína* da cevada.

As *prolaminas* podem ser extraídas em duas frações, na ausência e na presença de agentes redutores. A primeira fração

(sem agente redutor) corresponde a *prolaminas* definidas quanto a solubilidade. A segunda fração (com agente redutor) consiste em polipeptídios, que não são solúveis em meio álcool-água devido à presença de “*pontes de enxofre*” (pontes de dissulfeto) intercadeias. Embora esse grupo tenha sido inicialmente definido, quanto a solubilidade como *glutelinas*, é atualmente aceito que elas constituem parte da fração das *prolaminas*. Em trigo, especificamente, essas duas frações são chamadas *gliadinas* e *gluteninas* e juntas formam o glúten, uma massa coesiva e viscoelástica (FINNEY et al., 1987; SHEWRY, 1995). Mais precisamente, glúten é o nome genérico dado ao conjunto dessas proteínas insolúveis que possuem a capacidade de formar massa, isto é, quando são misturadas farinha de trigo e água, pode-se observar a formação de uma massa constituída da rede proteica do glúten ligada aos grânulos de amido. No processo de panificação, o glúten retém o gás carbônico produzido durante a fermentação e faz com que o pão aumente de volume. Uma farinha de trigo forte possui, em geral, maior capacidade de retenção de gás carbônico, e uma farinha fraca, por sua vez, apresenta deficiência nessa característica (KENT, 1983; RAO, 1989).

A qualidade do glúten depende da combinação entre elasticidade e extensibilidade e de um preciso balanço dessas propriedades para uma boa panificação. Essa característica (elasticidade) está associada à fração de *gluteninas*, as quais consistem em subunidades de alto peso molecular (HMW-*prolaminas*) e subunidades de baixo peso molecular (LMW-*prolaminas*) ligadas por pontes de dissulfeto intermoleculares. A quantidade desses macropolímeros está também correlacionada com a qualidade de panificação (FIELD et al., 1983). Por outro lado, a viscosidade (extensibilidade) está associa-

da às gliadinas (Gliadinas- Ω) pobres em enxofre e às gliadinas (Gliadinas α e γ) ricas em enxofre, as quais interagem entre si e com polímeros de gluteninas (RAWSON & EVANS, 1970; SUTTON et al., 1990; PRESTON et al., 1991; POPINEAU et al., 1994; STONE et al., 1995) por pontes de hidrogênio e interações hidrofóbicas. A Fig. 1 apresenta um esquema de classificação das proteínas do glúten, baseando-se na sua homologia estrutural e genética.

As prolaminas são caracterizadas pelo alto nível de prolina e glutamina, que junto representam mais da metade do total de nitrogênio do grão. As prolaminas são classificadas em três grupos: a) ricas em enxofre; b) pobres em enxofre; e c) de alto peso molecular (HMW=High molecular weight) (SHEWRY, 1995). Em trigo pão (hexaploide), existem 3, 4 ou 5 subunidades de prolaminas de alto peso molecular, também chamadas subunidades de *gluteninas de alto peso molecular* (SHEWRY, 1995).

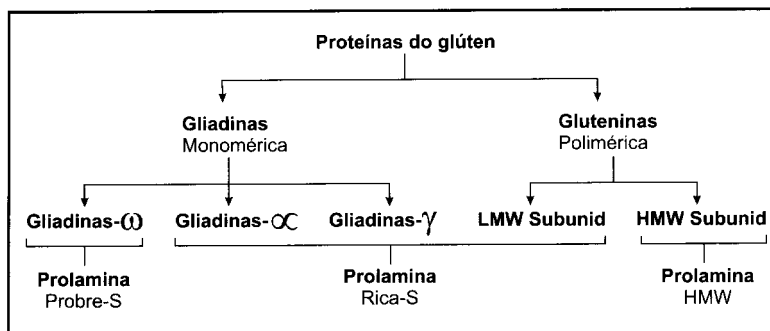


Fig. 1. Classificação funcional e molecular das proteínas do glúten.

As subunidades de alto peso molecular de gluteninas têm

merecido grande atenção, pois a variação alélica em sua composição está associada a diferenças na qualidade de panificação (PAYNE et al., 1987). Devido ao seu alto peso molecular e às suas fortes ligações intermoleculares e interações não covalentes envolvendo pontes de hidrogênio e ligações hidrofóbicas, a *glutenina* é praticamente insolúvel em água (RAO, 1989; CIAFFI et al., 1996). Parece existir uma relação direta entre a insolubilidade das proteínas com o volume do pão (DUPUIS et al., 1996). Os polímeros de glutenina compreendem subunidades proteicas classificadas em dois grupos: um de alto peso molecular e outro de baixo peso molecular, ligadas por pontes sulfidrílicas (McGUIRE & McNEAL, 1974; PRESTON et al., 1991; SHEWRY & TATHAM, 1997). As subunidades de alto peso molecular, e também as inter-relações físico-químicas entre elas, estão relacionadas com a qualidade para panificação. Essa relação pode ser atribuída às diferenças quantitativas entre as subunidades de alto peso molecular ou às diferenças estruturais que influenciam as suas propriedades funcionais (LUKOW & McVETTY, 1991; STONE & NICOLAS, 1996a, 1996b).

Tanto as gliadinas quanto as gluteninas podem ser identificadas através de eletroforese (HUEBNER & BIETZ, 1988). Esses dois tipos de proteínas compreendem aproximadamente 80% do conteúdo proteico da farinha de trigo e, portanto, conferem a estrutura básica da massa. Elas são classificadas de acordo com sua mobilidade eletroforética em gliadinas e em gluteninas de alto e baixo peso molecular (METAKOVSKY et al., 1997; SHOMER et al., 1998).

As subunidades de glutenina de alto peso molecular desempenham um papel importante na formação do glúten e de suas propriedades e portanto, no processo de panificação

(SHEWRY, 1995; SHEWRY & TATHAM, 1997). Porém não é suficiente caracterizar as subunidades de alto peso molecular do ponto de vista qualitativo. É necessário, também, conhecer suas quantidades absolutas e suas proporções relativas para se determinar a qualidade da farinha (SCHROPP & WIESER, 1996). Assim, variações na qualidade de panificação podem ocorrer mesmo para farinhas com iguais conteúdo de glúten. Tais variações podem ser decorrentes do desequilíbrio entre as frações de gliadinas e gluteninas, bem como da presença de determinadas “bandas” de gliadinas e gluteninas.

Payne et al.(1987) identificaram subunidades de gliadinas e gluteninas associadas com a qualidade de panificação:

- a) gluteninas de alto peso molecular (APM), cujos genes que a codificam localizam-se no braço longo (BL) dos cromossomas 1A, 1B e 1D nos locus *Glu A1*, *Glu B1* e *Glu D1*;
- b) gluteninas de baixo peso molecular (BPM) e Gliadinas (ω e γ) cujos genes que a codificam localizam-se no braço curto (BC) dos cromossomas 1A, 1B e 1D no locus *Gli A₁*, *Gli B₁* e *Gli C₁*, e
- c) α -gliadinas e β -gliadinas cujos genes que a codificam estão localizados no braço curto (BC) do cromossoma 6A, 6B e 6C no locus *Gli A₂*, *Gli B₂* e *Gli D₂*. Assim, tais proteínas podem ser manipuladas e recombinadas geneticamente para obtenção de variedades de trigo com melhor qualidade de panificação.

Outros genes, como é o caso do gene localizado nos cromossomas 2D e 7D, têm sido apontados (UHART, 1998) pelo seu efeito melhorador na qualidade de panificação. Por outro

lado, em algumas variedades de trigo outros processos podem ter efeito negativo na qualidade de panificação, como é caso da presença da translocação 1BL/1RS (centeio-trigo), usada no passado como estratégia de incorporação de resistência à ferrugem.

Além das proteínas que compõem o glúten, a qualidade depende também de outras proteínas, lipídios, amido e carboidratos. Dessa forma, as condições de ambiente e de manejo onde se desenvolve a cultura interferem marcadamente na qualidade, através de alterações nas proporções desses componentes (STONE & NICOLAS, 1995b). Assim, nas condições de cultivo de trigo, principalmente na região sul, onde os problemas de qualidade são intensos, em virtude da instabilidade do ambiente, torna-se imprescindível:

- a) o desenvolvimento de tecnologias que amenizem tais problemas e,
- b) o conhecimento do comportamento temporal da deposição dessas proteínas em função dos principais fatores de ambiente que condicionam a qualidade.

Em geral, as condições de ambiente que influenciam a qualidade do grão (STONE et al., 1997) influenciam também na expressão da constituição genética das cultivares (RAO et al., 1993; STONE & NICOLAS, 1996b). Assim, trigo crescido em ambiente favorável produz bom rendimento e boa qualidade de farinha, ocorrendo o contrário quando crescido em ambiente desfavorável, independente de que as cultivares tenham constituição genética similares. Portanto, cultivares classificadas como superiores ou melhoradoras do ponto de vista genético, quando cultivadas em campo, podem não ter capacidade de produzir farinha com características superio-

res para panificação. Esse é o grande problema enfrentado nos últimos anos pela triticultura brasileira e um dos principais motivos de instabilidade nos padrões de qualidade e de prejuízos diretos ao produtor na comercialização.

De maneira geral, a possibilidade de interação entre cultivares e ambiente pode afetar até a moagem e, conseqüentemente, o produto final (FOWLER et al., 1990; HUEBNER & GAINES, 1992; STEVENSON & PRESTON, 1996; METAKOVSKY et al., 1997). Mesmo que as condições do ambiente sejam frequentemente consideradas como fator primário na determinação da qualidade do produto final (GRAYBOSCH & MORRIS, 1990; RAO et al., 1993; STEVENSON & PRESTON, 1996; METAKOVISKY et al., 1997), as variações mais significativas na qualidade se devem às interações do genótipo com o ambiente.

Natureza das gliadinas e gluteninas

A seqüência de aminoácidos nas diferentes cadeias de polipeptídios de gliadinas e de gluteninas, apresentam uma certa similaridade. Estes polipepetídios se apresentam com uma região central dominante contendo uma seqüência repetitiva de aminoácidos, ladeados por seqüências não-repetitivas (N-terminal e C-terminal) (Fig. 2). O comprimento dessas seqüências centrais dominantes, varia entre os tipos de subunidade de proteínas. O N ou C-terminal nessas proteínas podem ser formados por poucos aminoácidos ou por um volume maior de polipeptídios. A seqüência característica

repetitiva na porção central dominante, esta associada com os tipos de subunidades: alfa e gama-gliadinas, LMW-glutenina (Prolaminas de trigo ricas-S), ômega-gliadinas (Prolaminas pobres-S), representada na Fig. 2 pela C-Hordeína de cevada (molécula similar estruturalmente). A porção não-repetitiva C-terminal da alfa e gama-gliadina e LMW-Gliadina são estreitamente relacionadas e compostas por resíduos de cisteína (-SH). Por outro lado, na porção N-terminal apenas a LMW-Gliadina entre as prolaminas ricas em enxofre, contém um resíduo de cisteína que poderia explicar a capacidade desse polipeptídeo para formar polímeros. O C-terminal das prolaminas ricas em enxofre, são longos e constituem cerca de 1/3 a 1/2 das cadeias de polipeptídeos, enquanto o N-terminal é composto por cerca de 5 a 14 aminoácidos de comprimento.

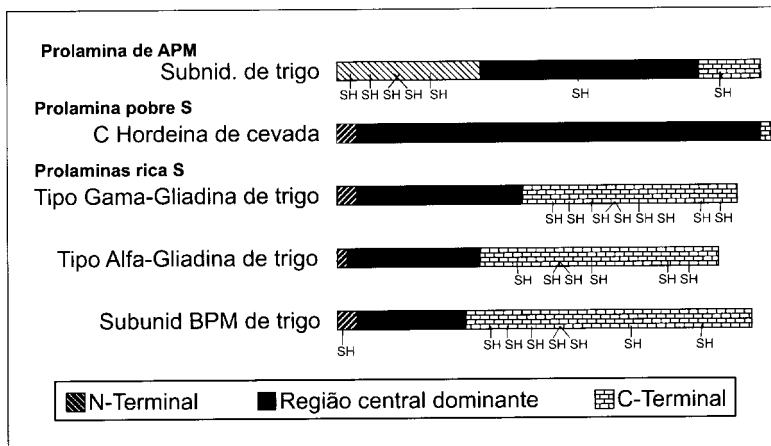


Fig. 2. Característica estrutural de gluteninas e gliadinas destacando o comprimento da região central dominante e a presença de resíduos de aminoácidos de cisteína na porção C e N-terminal.

Fonte: Adaptada de Schofield, 1994.

Disponibilidade nutricional e hídrica

*Osmar Rodrigues, Agostinho Dirceu
Didonet, Mauro Cesar CelaroTeixeira*

O entendimento de como ocorre o acúmulo de proteína nos grãos de trigo e a sua relação com os fatores do meio, principalmente considerando as condições hídricas e nutricionais da planta se tornam relevantes para melhorar a qualidade primária do trigo.

A síntese de proteína de reserva é regulada pela especificidade do tecido, pela taxa de síntese durante o desenvolvimento do grão e pela disponibilidade de nitrogênio. Durante o desenvolvimento do grão alguns grupos de proteínas podem sofrer variação na taxa de síntese, como é o caso de prolaminas em cevada e em centeio. Nessas plantas as prolaminas pobres em enxofre são sintetizadas mais ativamente no início do desenvolvimento do grão e prolaminas ricas em enxofre são sintetizadas mais tarde (RAHMAN et al., 1984). A síntese de proteínas, em resposta à disponibilidade de nitrogênio, e também sua acumulação dependem, em grande parte de fatores genéticos, variando amplamente entre espécies. Assim, normalmente, os cereais possuem menor conteúdo de proteína no grão do que leguminosas. Dentro da mesma es-

pécie, variações ocorrem entre genótipos, e considerando o limite determinado geneticamente a quantidade de proteína produzida é amplamente influenciada por fatores nutricionais e em particular, pela disponibilidade de nitrogênio e de enxofre. O nitrogênio requerido para atender a necessidade proteica deve exceder as exigências estruturais e metabólicas da planta. Também, é exigido um adequado suprimento de enxofre, imprescindível para a síntese de aminoácidos sulfidrílicos.

Em cevada, o aumento da disponibilidade de nitrogênio provoca aumento no conteúdo total de nitrogênio dos grãos e aumento na proporção de hordeínas armazenadas (KIRKMAN et al., 1982). Contudo, a proporção de hordeínas pobres em enxofre (C-Hordeína) na fração de prolaminas aumenta, indicando que o enxofre pode estar sendo limitante. Condição semelhante ocorre em trigo, com a proporção de gliadinas-(1) (pobres em enxofre) em ambientes deficientes em enxofre (WRIGLEY et al., 1980; MOSS et al., 1981). Isso pode ocorrer em condições de campo, com consequências importantes na qualidade dos grãos, pois polímeros de gluteninas são estabilizados por pontes de enxofre (prolaminas de alto peso molecular e ricas em enxofre) que determinam a elasticidade da massa, dificultando a panificação. Nesse sentido, a tecnologia hoje disponível para produção de trigo no Sul do Brasil foi desenvolvida levando-se em consideração somente a produtividade, no que diz respeito à aplicação de fertilizantes nitrogenados. Dessa forma, torna-se necessário o desenvolvimento de tecnologias, principalmente no tocante à fertilização, voltadas para obtenção de trigo de alta qualidade. Assim, para produção com alta qualidade, o uso de enxofre pode representar uma necessidade

para cultivares de trigo modernas e responsivas a acréscimos nitrogênio. Da mesma forma, quando priorizamos a qualidade dos grãos, devemos também atentar para a tecnologia de fertilização nitrogenada no tempo e no espaço.

As fertilizações nitrogenadas próximas à antese, quando o número de grãos já foi definido, resultam em aumento no teor proteico dos grãos, mais do que aumento no rendimento de grãos, melhorando a qualidade da farinha para moagem (MIGUEZ et al., 1997). Esse aumento na oferta de nitrogênio para a cultura de trigo, resulta em acréscimo na qualidade das proteínas que o grão irá apresentar, em especial na fração das gliadinas, enquanto nas frações das gluteninas, albuminas e globulinas há um aumento menos expressivo (BLANCO et al., 1996; CIAFFI et al., 1996; DOMINGUEZ & CEJUDO, 1996).

LUO et al. (2000), estudaram a interação nitrogênio, enxofre e genótipo nos parâmetros de qualidade em trigo. Nesse estudo, os resultados mostraram que; a) o genótipo tem grande influência nos parâmetros reológicos de qualidade, constituindo-se na maior fonte de variação da qualidade, b) a aplicação de nitrogênio aumentou todos os parâmetros de qualidade testados (dureza de grãos, conteúdo de proteína, SDS-sedimentação, propriedades reológicas) e c) aplicação de enxofre não necessariamente otimizou a maioria dos parâmetros de qualidade testados. De maneira geral, tem-se observado que a disponibilidade de nitrogênio afeta principalmente o conteúdo de proteína dos grãos de trigo, enquanto a disponibilidade de enxofre afeta a composição. Portanto, pode-se destacar, dentre as condições de ambiente que afetam sobremaneira a qualidade do produto final, além da já comentada disponibilidade de nitrogênio e enxofre para a cultura, as condições hídricas e as flutuações de temperatura, principalmente

em estádios avançados do desenvolvimento do trigo (JIA et al., 1996a, 1996b; STONE & NICOLAS, 1996a; YUE et al., 2007; JIANG et al., 2009).

A disponibilidade hídrica é fator importante que afeta a qualidade do grão de trigo. O excesso de água, assim como a deficiência hídrica, embora de forma diferente, pode alterar a relação entre as substâncias componentes do grão de trigo e em consequência, a qualidade industrial. Normalmente, plantas que enfrentam estações secas ou períodos de seca reduzem bastante a atividade fotossintética durante esses períodos (SMIKA & GREB, 1973; JIANG et al., 2009), o que tem efeito direto na disponibilidade de estruturas de carbono para a formação de grãos. Uma diminuição no suprimento de água durante o desenvolvimento da planta de trigo mostra uma tendência em aumentar a quantidade total de proteínas na farinha (SMIKA & GREB, 1973; ENTZ & FOWLER, 1988; MOU et al., 1994; ALTENNBACH et al., 2003). Há quase o consenso de que a deficiência hídrica moderada durante o desenvolvimento do grão, por reduzir substancialmente a síntese de carboidratos, resultando em grãos com maior concentração de proteínas, quando comparados com grãos obtidos de plantas de trigo que não foram submetidas a esse estresse. Isso pode implicar também em redução na produção total de proteína. Por exemplo, Daniel & Triboi (2002), encontraram que acréscimos de deficiência hídrica e temperatura após a antese podem aumentar a porcentagem de nitrogênio no grão de 1,8% para 2,6%. Por outro lado, sob condição de adequada suplementação hídrica, de forma que não ocorra limitação em estádios críticos associados tanto a assimilação e translocação de nitrogênio como durante o desenvolvimento dos grãos, irão permitir a produção de trigo com elevado rendimento e

de excelente qualidade industrial (SMIKA & GREB, 1973).

Já, considerando a razão entre as proteínas solúveis e insolúveis, importantes para a panificação, além da influência genética intrínseca a cultivar, os fatores ambientais, especialmente a disponibilidade hídrica também pode alterar de sobremaneira essa razão. Daniel & Triboi (2002) confirmaram que a rápida insolubilização de proteínas no endosperma está associada com a dinâmica da água no grão e que a insolubilização aparece mais cedo quando as plantas estão sob estresse hídrico. Jiang et al. (2009) estudando a acumulação de proteínas de alto peso molecular, encontraram comportamento diferenciado em relação ao estresse hídrico após a antese. Eles também observaram maior conteúdo proteico após maturação fisiológica em plantas que sofreram deficiência hídrica porém, ocorreu diminuição do conteúdo proteico nos grãos em plantas que foram expostas a excesso hídrico após a antese. Também foi constatado que a condição de deficiência hídrica após a antese provoca aumento da acumulação de gluteninas de alto peso molecular nas primeiras fases do enchimento de grãos. No entanto, de forma contrastante o excesso hídrico reduziu a acumulação de proteínas de alto peso molecular durante toda a fase de enchimento de grãos.

Dormência: germinação em pré- colheita

*Osmar Rodrigues, Agostinho Dirceu
Didonet, Mauro Cesar CelaroTeixeira*

A origem da dormência encontra-se na fase de desenvolvimento da semente. Em determinado momento, o desenvolvimento do embrião é alterado pela desidratação. Nesse momento a semente pode estar dormente (dormência primária) ou não dormente. As sementes dormentes não germinam, mesmo que as condições requeridas para tal estejam presentes. As sementes não dormentes germinam, se tais condições forem atingidas. Em algumas espécies, somente água é requerida; em outras, luz, condições específicas de solo e variação de temperatura diurna são também requeridas. Se esses fatores não estão presentes, a germinação é passivamente inibida (pseudo dormência). Após prolongada inibição, a semente pode gradualmente entrar em processo de dormência (dormência secundária).

Normalmente a dormência primária pode ser quebrada por regimes de temperatura, por secamento (pós-maturação) ou por embebição das sementes (estratificação). A estratificação pode também quebrar a dormência secundária (KARSSSEN, 1995). Bouwmeester & Karssen (1993) observaram que, ci-

elos de dormência podem ocorrer em condições de campo, associados com mudanças de temperatura.

Chuvas excessivas e flutuações de temperatura nos estádios mais avançados do desenvolvimento de grãos causam a quebra da dormência das sementes e o desencadeamento do processo de germinação em pré-colheita, comumente chamada “germinação na espiga” (preharvest sprouting-PHS). Esse processo caracteriza-se pela ação conjunta de enzimas proteolíticas e amilolíticas, causando desordem de natureza bioquímica dos grãos com reflexos negativos na qualidade da farinha (McGRATE et al., 1981; NODA et al., 1994; STONE & NICOLAS, 1995b). Além de afetar diretamente a qualidade industrial, a germinação pré-colheita acima de níveis mínimos, devido ao aumento na atividade da alfa-amilase, tem como consequência uma diminuição na funcionalidade geral do grão de trigo (McGRATE et al., 1981). O maior tempo de dormência em trigo é uma característica varietal desejada que pode reduzir os problemas de germinação na espiga. Tal característica pode ser modificada pelo ambiente. Alta temperatura, baixa umidade e fotoperíodo longo durante o desenvolvimento do grão reduzem o nível de dormência em grãos maduros (STRAND, 1989).

As alfa-amilases existem em formas múltiplas ou isoenzimas e podem ser divididas em dois grupos em função do seu PI (Ponto isoelétrico de carga). O primeiro, caracterizado como grupo de PI baixo ou isoenzimas verdes (presente em trigo imaturo) é termolábil. O segundo, representado pela alfa-amilase malte de alto PI ou isoenzimas germinadas (presente em trigo germinado) é termoestável. Ambas alfa-amilases, podem ser distinguíveis por diferenças funcionais e tempo-

rais específicas. A alfa-amilase malte atua nos grânulos intactos de amido, degradando-os até carboidratos de alto peso molecular e oligossacarídeos, enquanto a alfa-amilase verde ataca essas moléculas, produzindo dissacarídeos e monossacarídeos (NISHIKAWA & WATANABE, 1988). A alfa-amilase malte ocorre no início da germinação, e a verde é encontrada e atua nas etapas subseqüentes ao início da germinação e no pericarpo da semente em desenvolvimento. Ambas as amilases são sintetizadas por ativação pelo ácido giberélico, com início logo após a antese (cerca de 14 dias), atingindo o máximo quando as sementes adquirem seu volume final. Já a inibição das amilases é efetuada pelo ácido abscísico, que tem seu ponto de máxima inibição logo após a semente ter atingido seu volume final para que, dessa forma, possa evitar o início do processo de degradação do amido quando a semente ainda possui altos teores de umidade (NISHIKAWA & WATANABE, 1988).

Hagberg (1960, 1961) e Perten (1964) desenvolveram um método simples e rápido para determinar a atividade da Alfa-amilase (Falling Number=FN). Após, esse método tornou-se padrão internacional da AACCC (American Association of Cereal Chemistry) e da ICC (International Association of Cereal Science and Technology) e, atualmente é usado no controle de qualidade de grão. Grãos com baixo Falling Number (FN) devido a alta atividade da Alfa-amilase causam substancial perda econômica devido a baixa qualidade do produto final. Tal prejuízo, atualmente é muito mais expressivo, principalmente devido a alta demanda e automação da atual indústria de produção de alimentos derivados do trigo.

Baixo FN é geralmente associado a Germinação na Espiga, contudo esta associação pode não significar uma relação de

causa e efeito. Nesse sentido, parece existir um consenso entre os cientistas da existência de várias causas adiconais de baixo FN (MARES & MRVA, 2008). Entre essas, o consenso aponta para “Alfa amilase de maturação tardia” (LMA=Late Maturity alfa-amylase) (MARES & MRVA, 1993), também conhecida como alfa-amilase prematura (PMAA) (GALE et al., 1987) ou alfa amilase retida no pericarpo. A LMA ou PMAA é a alfa-amilase (*Isoenzima de alto PI controlada pelo gene Amy-1 localizado no grupo de cromossomas 6A, 6B e 6D*) sintetizada durante o estágio tardio do desenvolvimento dos grãos de trigo, na ausência de germinação na espiga, resultando em grãos maduros com alta alfa-amilase e baixo FN. A LMA parece ser um defeito genético e limitada a genótipos específicos (MARES & GALE, 1990) e, sua expressão ocorre em alguns ambientes ou quando a cultivar é exposta a tratamento de baixa temperatura. Ainda, evidências apontam que a produção de LMA é controlada mais pelo endosperma, do que pelo tecido embrionário (MARES & MRVA, 1993).

O acompanhamento na atividade de alfa-amilase durante o desenvolvimento dos grãos, permitiu verificar a existência de um novo momento de síntese da enzima, coincidindo com o início do processo de desidratação dos grãos, quando o teor de umidade foi de 35-40%. Trabalho descrito com a cultivar mexicana Lerma-52 (Mentana*3/Kenya 324) que mantém baixo FN (267s) revelou que a fonte LMA provém da cultivar recorrente Mentana, pois Kenya 324 mantém muito alto FN. Cabe destacar que Mentana também é um dos pais da cultivar Frontana (Fronteira/Mentana) lançada em 1940, considerada como a principal base genética de tolerância à germinação na espiga, do germoplasma nacional (BASSOI et al., 2006; FRANCO et al., 2009). A LMA deve causar preocupação em

toda a cadeia produtiva do trigo, mas principalmente, na indústria de trigo, pois:

- a) os grãos não apresentam sinais físicos de “danos”;
- b) pela quase inexistência de previsibilidade de sua ocorrência e;
- c) essa fonte de LMA (Lerma 52) tem sido usada extensivamente pelos melhoristas do CIMMYT no México, no desenvolvimento/distribuição de germoplasma ao redor do mundo. Finalmente LMA é completamente independente da Germinação na Espiga e pode se expressar em genótipos tolerantes a germinação na espiga ou dormente (GALE et al., 1990).

A dormência não parece ser a única causa da resistência à germinação na espiga. Derera & Noll (1978) apontam outros elementos e mecanismos que induzem resistência a germinação na espiga. Dentre eles fatores fisiológicos e climáticos são considerados de grande importância. Entre estes podemos citar:

- a) características da palha das espigas;
- b) interrupção do desenvolvimento normal do grão por ataque de doenças e pragas (LADO et al., 1974);
- c) efeito da fertilização nitrogenada na produção de alfa-amilase (CIHA & GOLDSTEIN, 1983);
- d) reduzida capacidade dos grãos de absorverem água (KING & CHADIN, 1983);
- e) remoção de inibidores localizados no pericarpo dos grãos no fim do crescimento dos grãos (EVANS et al., 1975);

- f) maior sensibilidade ao ácido giberélico, induzida por seca (NICHOLLS, 1979);
- g) altas temperaturas no período de enchimento dos grãos (STONE & NICOLAS, 1996a) e;
- h) efeito generalizado nas relações rendimento de grãos/proteínas (TERMAN, 1979).

O ácido abscísico (ABA), sintetizado nos tecidos ao redor do embrião ou suplementado pela planta mãe tem sido apontado como mantenedor do metabolismo do embrião em um estado anabólico. Como grande componente de crescimento e de maturação do embrião, o ABA está também associado à promoção da síntese de proteínas de reserva (KERMODE, 1995) e lipídios (SEO & KOSHIBA, 2002). O principal mecanismo de síntese de ABA parece ser derivado do Fanesil Pirofosfato (composto de 15 Carbonos) (Fig. 3), produzido a partir do IPP (Isopentenil-pirofosfato). Carotenóides e isoprenóides são sintetizados a partir do IPP nos plastídios, os quais são derivados da união entre piruvato + 3PGAL (3P Gliceroladeido) via DXP (1-Desoxi-D-xylulose-5-fosfato), catalisada pela enzima DXS (DXP-sintetase) (Fig. 3). Assim a biossíntese de ABA tem os carotenóides como seus precursores, nos plastídios.

A mobilização da reserva da semente é normalmente um evento pós-germinativo, acompanhado pela síntese e/ou ativação de enzimas hidrolíticas, entre outras. O acúmulo de ABA durante o desenvolvimento da semente de trigo tem sido apontado como a condição que previne a germinação precoce do embrião e a prematura hidrólise da reserva de amido do endosperma em um grão morfológicamente completo, mas imaturo (KING, 1976).

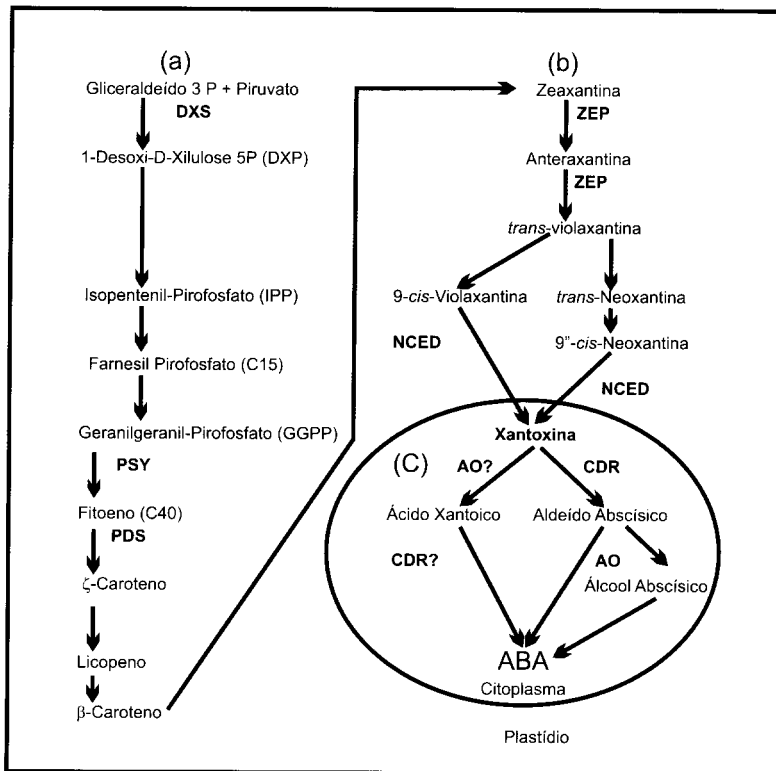


Fig. 3. Rotas de biossíntese de ácido abscísico em plantas (**a**-síntese de precursores de carotenóides em plastídios; **b**-síntese de epoxicarotenóides e sua quebra em plantas; **c**-reações no citoplasma para formação do **ABA**). Enzimas (em negrito) apresentadas na figura com a seguinte abreviação: **AO**(Aldeído oxidase; **DXS**(DXPS-intetase);**PSY**(Fitoeno-sintetase);**PDS**(Fitoeno-desaturase); **ZEP** (Zeaxantina-epoxidase);**NCED** (9-*cis*-epoxicarotenóide-dioxigenase);**CDR** (Cadeia Curta-desidrogenase/reductase).

Fonte: Adaptada de Seo & Koshiba, 2002.

A mobilização do amido do endosperma em cereais é iniciada pela alfa-amilase, induzida por ácido giberélico e cuja for-

mação pode ser inibida por ABA (JACOBSEN & CLOSE, 1991). A enzima pode ser produzida pelas células de aleurona e do embrião, embora no embrião seu papel não esteja bem esclarecido. A produção de alfa-amilase no embrião maduro acompanha a sua germinação, mas em embrião imaturo essa relação entre germinação e produção de alfa-amilase não é aparente (CONFORD et al., 1987). Então, a supressão da formação da enzima em semente imatura não é simplesmente devida à ausência do crescimento germinativo. A concentração endógena de ABA no embrião de trigo é suficiente para inibir a produção de alfa-amilase (GARCIA-MAYA et al., 1990). Dessa forma, a produção de alfa-amilase é induzida quando o ABA é perdido ou eliminado do embrião. Por outro lado, quando restaurado novamente o seu nível no embrião, bloqueia completamente a produção de alfa-amilase de alto PI (pH isoeletrico), mas não bloqueia a de PI baixo (GARCIA-MAYA et al., 1990).

Gale et al.(1983), propuseram que o lento secamento do grão de trigo entre 40% e 20% do conteúdo de umidade, aumenta prematuramente a produção de alfa-amilase e que um aumento no suplemento de nitrogênio para o trigo pode reduzir sua atividade no grão (KETTLEWEL & COOPER, 1993). O mecanismo desse processo não está claro; é possível que esse efeito seja decorrente do efeito do nitrogênio no retardamento da senescência foliar, impedindo que o grão entre em maturação mais cedo, o que implicaria na quebra imediata da dormência e a consequente germinação na espiga.

A síntese de alfa-amilase parece ocorrer ao redor dos 35 dias após a antese, a menos que seja inibida pelo alto nível de ABA. Síntese precoce de alfa-amilase pode ser causada por um defeito no metabolismo do ABA, resultando na iniciação

da germinação na espiga. O subsequente rápido decréscimo no conteúdo de água das sementes paralisa esse processo (NISHIKAWA & WATANABE, 1988). Similar correlação existe entre o nível de ABA e a produção de alfa-amilase no tecido de aleurona de grão de trigo em desenvolvimento (BEWLEY & BLACK, 1994).

A quantidade de ABA no embrião de sementes de trigo suscetível à germinação na espiga é somente 25% menor do que a de cultivar resistente. Entretanto, existe uma grande diferença entre a sensibilidade dessas cultivares ao ABA. Essa diferença é particularmente evidente no período de secamento na maturação da semente, onde o embrião da cultivar suscetível perde a sensibilidade ao ABA quando a semente entra no estágio de dessecação, ao contrário da resistente, que não perde a sensibilidade (WALKER-SIMMONS, 1987).

Fatores de ambiente durante o desenvolvimento da semente são também importantes no estabelecimento da intensidade da dormência (REDDY et al., 1985). Aumento de dormência ocorre em grãos formados sob temperaturas baixas (15 °C) e é correlacionado com a elevada sensibilidade do embrião ao ABA na maturação, na ausência de qualquer diferença aparente no nível do ABA no embrião. Alto nível de dormência também é expresso em ambientes mais quentes e também depende da sensibilidade ao ABA (WALKER-SIMMONS, 1988).

Esse aumento da resposta do embrião de sementes dormentes ao ABA fornece um possível mecanismo para a dormência e vislumbra a possibilidade da existência de uma proteína de dormência. Nesse sentido, uma abundante proteína hidrofílica

(proteínas tipo LEA="late embryogenesis abundant") exibindo regulação temporal durante o desenvolvimento da semente poderia estar envolvida. Essa proteína, tem sido relacionada com tolerância a dessecação (KERMODE, 1995). Assim, o embrião de sementes dormentes em resposta ao ABA, poderia causar aumento da produção de proteína LEA provocando auto-stress osmótico, capaz de sequestrar água e restringir a germinação (MORRIS, et al., 1991).

A mobilização das reservas das sementes pelo embrião, é realizada via giberelina (GA), a qual é transportada do embrião para as células de aleurona. Nestas células (vivas), em resposta ao GA há síntese de alfa-amilase e outras enzimas necessária para hidrólise das reservas do endosperma. Por outro lado, o ABA bloqueia a transcrição do gene indutor de GA e, conseqüentemente, a produção de enzimas. Ainda, diretamente, o ABA tem sido apontado como responsável pelo estímulo a produção de uma proteína específica inibidora de alfa-amilase. O GA libera a dormência, promove a germinação e neutraliza o efeito inibitório do ABA. Etileno e BR (Brassinosteróides) também neutraliza o efeito inibitório do ABA na germinação de sementes, mas na maioria das espécies eles parecem agir após a dormência ter sido liberada pelo GA (KUCERA et al., 2005)

O potencial de germinação na espiga e a dormência de trigo, como pôde ser visto, são influenciados pelo ambiente, pelos estádios de desenvolvimento e pelas práticas de manejo, principalmente adubação nitrogenada. Nesse sentido, estudos devem ser desenvolvidos, para compreensão da interação desses fatores na atividade da alfa-amilase e no conteúdo de umidade dos grãos das principais cultivares de trigo em recomendação, principalmente no Sul do Brasil. Essas infor-

mações poderão servir também como base para o desenvolvimento de sistemas de alerta para redução de riscos, principalmente em regiões onde o momento da maturação e colheita de trigo coincide com grande incidência de chuvas e temperaturas elevadas.

Duração do período de crescimento dos grãos

Osmar Rodrigues, Agostinho Dirceu Didonet, Mauro Cesar CelaroTeixeira

Nas condições normais de cultivo, o trigo se desenvolve em temperaturas mais baixas até o estágio de antese, porém a partir desse estágio as temperaturas médias começam a se elevar, tanto que, no período de enchimento dos grãos ocorrem variações bastante significativas de temperaturas. Caracteristicamente, nesse período ocorrem alternâncias entre temperaturas relativamente altas e temperaturas baixas, que afetam não só a duração do período de enchimento de grãos, mas também a taxa de enchimento, podendo resultar em alterações na qualidade final do grão.

Temperaturas moderadamente altas, entre 20 °C e 30 °C, são bastante comuns nas áreas de cultivo de trigo em todo o mundo e estas ainda são frequentemente intercaladas por curtos períodos de temperaturas muito altas, superiores a 32 °C, principalmente na fase de enchimento de grãos. Essas temperaturas moderadamente altas influenciam na qualidade da farinha, na percentagem de proteínas, na extensibilidade e na força e no volume de massa, ao alterarem as

taxas de acumulação das várias frações proteicas durante o enchimento do grão (STONE & NICOLAS, 1996a). No estágio de antese, a incidência de altas temperaturas resulta em menor rendimento de grãos, não pela redução no número de grãos por unidade de área, mas sim pela variação no peso dos grãos (WARDLAW & MONCUR, 1995).

O tempo de exposição a altas temperaturas durante o período de enchimento do grão também exerce uma influência significativa na composição proteica e nas propriedades farinográficas, uma vez que há uma interação entre genótipos e duração de tempo de estresse térmico (STONE et al., 1995; STONE & NICOLAS, 1996b).

GRAYBOSCH & MORRIS (1990), estudando o efeito da temperatura no desenvolvimento de trigo, apontaram a temperatura entre 12 °C e 15 °C durante o período de enchimento do grão como ideal. A partir desse limite, para cada grau centígrado acima dessa temperatura, há uma queda de 3% a 5% no peso do hectolitro do grão, ocasionando redução no rendimento. Essa redução no rendimento de grãos ocasionada por temperaturas elevadas resulta do efeito da temperatura na redução do período de enchimento de grãos que não é compensado por um aumento correspondente na taxa de crescimento de grãos (STONE et al., 1995, 1997).

Por outro lado, uma queda acentuada de temperatura durante o desenvolvimento do grão de trigo afeta negativamente sua qualidade para panificação, em consequência do decréscimo na qualidade e na quantidade do glúten (STONE et al., 1997). Porém esses efeitos negativos só se manifestam se a queda na temperatura ocorrer quando o grão ainda está imaturo, ou seja, quando a acumulação de massa seca do

grão for inferior a 60% do total (POPINEAU et al., 1994; STONE et al., 1997). Após um período de alta temperatura (estresse térmico), mesmo que as temperaturas se tornem mais baixas, os efeitos negativos do estresse térmico não serão atenuados, nem no rendimento de grãos nem no acúmulo diferenciado das frações proteicas (STONE & NICOLAS, 1996a).

Altas temperaturas e deficiência hídrica têm efeito maior na redução do armazenamento de amido do que o de proteína. Por outro lado, temperaturas baixas provocam maior deposição de amido no grão de trigo, provocando um desequilíbrio nessas duas frações. Assim, proporcionalmente obteremos um menor conteúdo de nitrogênio nos grãos e aumento da porcentagem de grãos com “barriga branca” (grãos opacos devido à presença de espaços aéreos no endosperma – falta de vitrosidade em mais de 50% do endosperma). Os grãos vítreos ou “normais” possuem uma matriz proteica densa e se quebram através dos grânulos de amido, ao passo que os grãos “barriga branca” possuem uma matriz proteica laxa e se quebram através dos espaços intergranulares, mostrando espaços vazios por onde ocorre a difração da luz, conferindo o aspecto de opaco. Esse desequilíbrio ocorre logo após a maturação fisiológica, durante o secamento dos grãos e quando o nível de proteína for inferior a 12% (CANTAMUTTO, 1986). O endosperma do grão de trigo é composto de uma camada de células periféricas, chamada aleurona (rica em substâncias graxas e em compostos nitrogenados), e de um tecido amiláceo parenquimatoso. As células de aleurona não contêm amido, ao contrário do parênquima amiláceo, que contém grãos de amido incluídos numa matriz protoplasmática da qual se obtém o glúten. A quantidade de glúten é maior na periferia, diminuindo à medida que se aproxima do centro

do grão. À medida que os grãos de amido vão se depositando no centro, afastam o glúten para a periferia. Se a deposição de amido ocorre por longo tempo, todo o glúten vai para a periferia, e os espaços entre os grãos de amido permanecem vazios. Nessa situação, os grãos possuem um aspecto farinhoso, branco, nesse tecido. Essa alteração produz uma redução na qualidade comercial com reflexo direto na qualidade industrial (menor conteúdo de glúten na farinha). Por outro lado, se a maturação é acelerada, não propiciando deposição suficiente de amido entre os grânulos nesse tecido, os grãos se apresentam com aspecto vítreo, duro e translúcidos.

Considerando esse aspecto, do ponto de vista da duração do período de enchimento de grãos em função da temperatura, seria interessante que esse período fosse o mais curto possível sem prejudicar a deposição/balanço de proteínas e o peso dos grãos. Do ponto de vista do peso de grão (rendimento de grãos), resultados obtidos na Embrapa Trigo (RODRIGUES, 2003) evidenciam que esse limite de temperatura máxima situa-se em torno de 19 °C, a partir do qual a redução do período de crescimento de grãos não é compensada pelo aumento das taxas de crescimento. Contudo, do ponto de vista de uma adequada relação entre deposição de amido e deposição/balanço de proteínas, não se tem informações sobre tais temperaturas limite. Essas informações serão fundamentais na composição de tecnologias para um manejo mais adequado da cultura, servindo ainda de base para o desenvolvimento de estratégias para zoneamentos de risco.

Potencial de rendimento de grãos

Osmar Rodrigues, Agostinho Dirceu Didonet, Mauro Cesar CelaroTeixeira

O conteúdo de proteína nos grãos é fator determinante da qualidade de panificação. A qualidade de panificação do trigo, é diretamente relacionada com a concentração total de proteína dos grãos. Como consequência, a concentração de proteína dos grãos é um dos critérios mais importante para o estabelecimento do preço do trigo. Por essa razão, esse fator tem sido considerado em muitos estudos de fisiologia e de melhoramento para a geração de cultivares de trigo com alta concentração de proteína nos grãos (CPG). Entretanto, tal característica tem sido muito difícil de ser obtida, devido a correlação negativa entre o rendimento de grãos e conteúdo de proteína (AUSTIN et al., 1980; LÖFFLER & BUSCH, 1982; COX et al., 1985; LÖFFLER et al., 1985; HEITHOLT et al., 1990; LOWLOR, 2002; TRIBOI & TRIBOI-BLONDEL, 2002).

Várias são as causas dessa relação negativa entre rendimento de grãos de trigo e conteúdo de proteínas. Contudo, não se tem ainda um consenso sobre o assunto. Uma corrente aponta a origem genética como causa dessa relação negativa (McNEAL et al., 1972), enquanto outras atribuem-na ao ambiente (BHATIA & RABSON, 1976; KIBITE & EVANS, 1984).

A reduzida concentração de nitrogênio nos grãos das cultivares mais produtivas, tem como causa a superior habilidade dessas cultivares em particionar fotoassimilados aos grãos e a ausência de um melhoramento equivalente na remobilização de compostos nitrogenados até os grãos em crescimento (McNEAL et al., 1978). Bhatia & Rabson (1976) apontam que a competição entre carboidratos e proteínas, tanto por energia como por estruturas de carbono, pode ser responsável por essa relação negativa. Apesar de muitos autores terem atribuído que a causa dessa relação inversa é genética, Kibite & Evans (1984) e Dalling (1985) apontam que são os fatores do ambiente que produzem a diluição de proteínas, por aumentarem a participação de compostos não nitrogenados. Associado a isso, existe ampla evidência que o transporte de carbono “ C “ para os grãos dos cereais é independente do transporte de nitrogênio “ N “ (BARNIEX, 2007), e que os processos de síntese de carboidratos e proteínas são também independentes.

Terman (1979) observou que o fato de cultivares possuírem altos teores de proteína nos grãos em um dado nível de potencial de rendimento, poderia ser devido a sua maior absorção de nitrogênio ou à partição de nitrogênio dos órgãos vegetativos para os grãos.

Kramer (1979) aborda outra possibilidade para explicar a relação inversa entre rendimento de grãos e qualidade dos órgãos de colheita em trigo. Nesse estudo, sugeriu que a relação inversa poderia ser explicada primariamente por meio do índice de colheita. Contudo, resultados obtidos na Embrapa Trigo (RODRIGUES, 2003) com as cultivares BR 23, BRS 49 e BRS 120 evidenciaram que o IC não foi correlacionado significativamente com o teor de proteína nos grãos, ao contrá-

rio do que se esperava em função da diluição do teor de proteína (Fig. 4 e 5). A falta de correlação observada nesse estudo sugere que a eficiência de partição de N pode ser aumentada sem a consequente redução do índice de colheita.

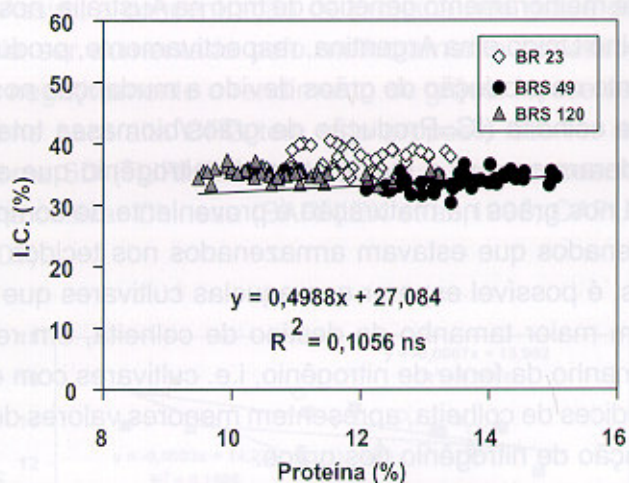


Fig. 4. Relação entre o índice de colheita e o teor de proteína nos grãos de cultivares de trigo em 1999.

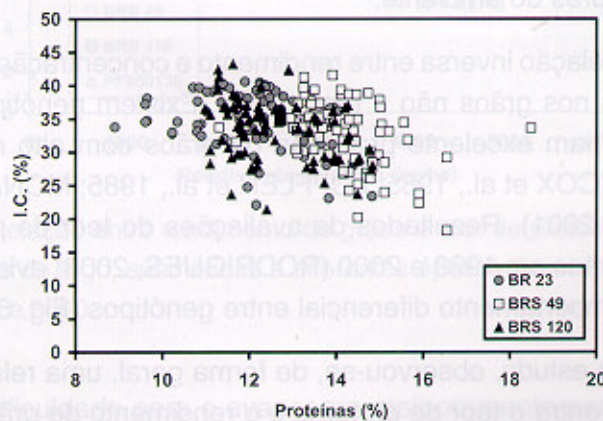


Fig. 5. Relação entre índice de colheita e teor de proteína nos grãos em cultivares de trigo em 2000.

Ao contrário da evolução do melhoramento genético do trigo no Sul Brasil (RODRIGUES et al., 2007), estudos realizados por Perry & d'Antuono (1989), Cox et al. (1988), Austin et al. (1989) e Slafer & Andrade (1989) apontaram que os programas de melhoramento genético de trigo na Austrália, nos EUA, no Reino Unido e na Argentina, respectivamente, produziram aumento na produção de grãos devido a mudanças nos índices de colheita ($IC = \text{Produção de grãos} / \text{biomassa total}$). Se considerarmos que a maior parte do nitrogênio que se encontra nos grãos na maturação é proveniente de compostos nitrogenados que estavam armazenados nos tecidos vegetativos, é possível esperar que aquelas cultivares que apresentam maior tamanho do destino de colheita, em relação ao tamanho da fonte de nitrogênio, i.e. cultivares com elevados índices de colheita, apresentem menores valores de concentração de nitrogênio nos grãos.

Miezan et al. (1977) concluíram que os fatores genéticos influem sobre a concentração de nitrogênio no grão, tanto quanto os fatores do ambiente.

A correlação inversa entre rendimento e concentração de proteínas nos grãos não é regra geral. Existem genótipos que combinam excelente produção de grãos com alto nível de CPG (COX et al., 1985; LÖFFLER et al., 1985; MONAGHAN et al., 2001). Resultados de avaliações do teor de proteína nos grãos em 1999 e 2000 (RODRIGUES, 2003) evidenciam tal comportamento diferencial entre genótipos (Fig. 6).

Nesse estudo, observou-se, de forma geral, uma relação inversa entre o teor de proteína e o rendimento de grãos (Fig. 6) na linhagem PF 950136, apesar do maior período vegetativo dessa linhagem e, portanto, maior capacidade de redução de

nitrogênio. Nas demais cultivares, esse efeito foi pouco pronunciado, destacando-se a cultivar BRS 119 em que o teor de proteína dos grãos não foi alterado significativamente em função da redução do rendimento de grãos (efeito de diluição). Assim, a concentração de proteína nos grãos de trigo poderia ser aumentada pelo melhoramento genético, sem afetar negativamente o rendimento de grãos. Nesse sentido, um gene para alta CPG tem sido proposto ocorrer no cromossoma 5D (TURNER et al., 2004) e no cromossoma 7B de uma cultivar Chinesa (BARNIEX et al.,1998; CAPUTO et al.,2001).

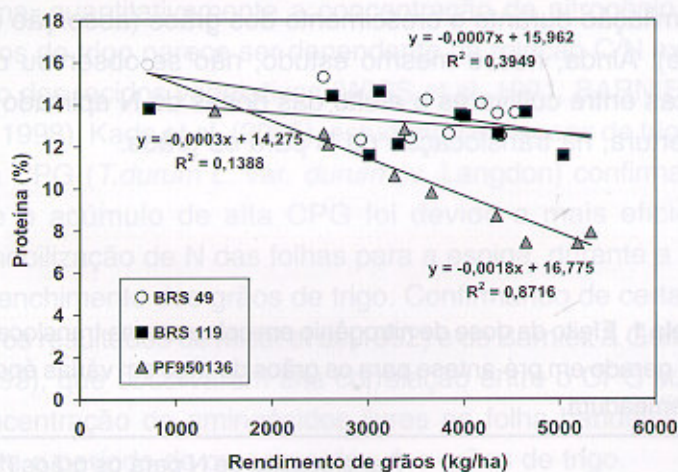


Fig. 6. Relação entre rendimento de grãos e teor de proteína em cultivares de trigo, submetidas a diferentes épocas de semeadura em 1999 e 2000.

Outra dificuldade para o avanço no melhoramento para alto CPG em trigo, é falta de entendimento dos processos bioquímicos e fisiológicos que comandam o acúmulo e

remobilização de N para os grãos. A maior parte do nitrogênio acumulado nos grãos de trigo, ocorre antes da antese e após, é remobilizado para espiga durante o período de enchimento de grãos, onde é usado para síntese de proteínas (TRIBOI & TRIBOI-BLONDEL, 2002). Estudos realizados na Embrapa Trigo (RODRIGUES, 2003), para avaliar o efeito da aplicação de nitrogênio em cobertura na qualidade industrial dos grãos de trigo, em cultivares (BR 23, BRS 49 e BRS 120) caracterizadas para diferentes usos (pão e biscoito), apontaram que, aproximadamente, 2/3 do N dos grãos de trigo são derivados de N assimilado antes da antese e translocado para os grãos (Tabela 1). O restante do nitrogênio (1/3) tem sua origem da assimilação durante o crescimento dos grãos (absorção corrente). Ainda, nesse mesmo estudo, não se observou diferenças entre cultivares e efeito das doses de N aplicado em cobertura, na translocação de N para os grãos.

Tabela 1. Efeito da dose de nitrogênio em cobertura na translocação de N gerado em pré-antese para os grãos de trigo em várias épocas de semeadura.

N (kg/ha)	Translocação de N para os grãos (%)		
	BR 23	BRS 49	BRS 120
0	76 a*	59 a	79 a
30	68 a	65 a	76 a
60	65 a	63 a	73 a
90	75 a	68 a	68 a

* Médias seguidas pelas mesmas nas colunas, não diferem estatisticamente ($p < 0,05$).

Assim, podemos resumir a origem do conteúdo de N dos grãos em duas fontes principais:

- a) nitrogênio absorvido durante o período de crescimento de grãos (Absorção corrente) e,
- b) o nitrogênio reduzido até antese e translocado para os grãos (DALLING et al., 1976; DALLING, 1985; SAVIN & SLAFER, 1991).

Esta translocação de N para a espiga, acontece via aminoácidos produzidos pela ação de enzimas proteolíticas que hidrolisam as proteínas das folhas (VIERSTRA, 1996). Dessa forma, quantitativamente a concentração de nitrogênio nos grãos de trigo parece ser dependente da relação C/N exportado dos tecidos vegetativos (WISS et al., 1991; BARNIEX et al., 1998). Kade et al. (2005), estudando linhagens de trigo de alta CPG (*T.durum* L. var. *durum* cv. Langdon) confirmaram que o acúmulo de alta CPG foi devido a mais eficiente remobilização de N das folhas para a espiga, durante a fase de enchimento dos grãos de trigo. Confirmando de certa forma os resultados de Millet et al. (1992) e de Barniex & Guitman (1993), que observaram alta correlação entre o CPG com a concentração de aminoácidos livres na folha bandeira, durante o período de crescimentos dos grãos de trigo.

Do ponto de vista do manejo do cultivo, o aumento do teor de proteínas nos grãos tem sido obtido por meio da aplicação de fertilizantes nitrogenados (McNEAL et al., 1971) e do melhoramento genético (LÖFFLER et al., 1985).

Em condições de campo, a disponibilidade de nitratos durante os últimos estádios de crescimento da cultura de trigo é reduzida (DALLING, 1985). Dessa forma, a cultura acumula

maior proporção de nitrogênio durante o seu ciclo, nos estádios anteriores à antese e, em seguida, uma grande proporção desse nitrogênio é translocada aos grãos (DESAI & BHATIA, 1978; RODRIGUES et al., 2000). Nessa condição, se o rendimento de grãos não variar, os incrementos de nitrogênio produzirão aumento na concentração desse elemento nos órgãos de colheita. Por outro lado, se as condições de ambiente são mais favoráveis ao crescimento reprodutivo do trigo e a disponibilidade de nitrogênio é reduzida, ocorre um efeito de “diluição” do conteúdo de nitrogênio nos grãos e a correspondente redução na concentração de proteínas e qualidade da farinha. Assim, qualquer fator de ambiente que afete a produção de grãos também afeta a concentração de proteína dos grãos (CPG). Devido a essa importante interação entre as condições de ambiente e a concentração final de proteína nos grãos (CPG), tem sido proposto que mais da metade da CPG é determinada pelo ambiente e somente uma pequena proporção é determinada por fatores genéticos (TRIBOI & TRIBOI-BLONDEL, 2002). Portanto, muito importante é a relação entre essas duas frações, para uma precisa análise da evolução da qualidade.

Por outro lado, se a disponibilidade de nitrogênio é alta, podemos observar um aumento tanto no rendimento de grãos quanto na concentração de proteínas nos grãos. Estudos apresentados por Uhart (1998) apontam que aplicações de 100 kg/ha de N permitiu quase duplicar o rendimento de grãos em trigo, com um aumento paralelo no conteúdo de proteína dos grãos, no peso do hectolitro, na redução da porcentagem de grãos com “barriga branca”, no aumento da porcentagem de glúten úmido e no aumento do W (W=força do glúten). Da mesma forma, resultados obtidos na Embrapa

Trigo, mostram que com aplicação de até 90 kg/ha de nitrogênio em cobertura (RODRIGUES, 2003), as cultivares BR 23, BRS 120 e BRS 49 produziram um aumento de cerca de 30% no rendimento de grãos (Tabela 2), 8% no teor de proteínas (Tabela 3) e de 16% na força de glúten (Tabela 4), a exceção, nesse último parâmetro, da cultivar BR 23.

Tabela 2. Dose de nitrogênio em cobertura no desempenho produtivo de cultivares de trigo, independente da época de semeadura em 1999.

N (kg/ha)	Rendimento de grãos (kg/ha)		
	BR 23	BRS 49	BRS 120
0	3.324 c*	2.896 c	3.245 d
30	3.845 b	3.530 b	3.863 c
60	4.287 a	3.937 a	4.340 b
90	4.563 a	4.215 a	4.665 a

* Médias seguidas pelas mesmas letras nas colunas, não diferem estatisticamente ($p < 0,05$).

Tabela 3. Dose de nitrogênio em cobertura no teor de proteína do grão, em cultivares de trigo, independente da época de semeadura em 1999.

N (kg/ha)	% de proteína		
	BR 23	BRS 49	BRS 120
0	11,70 b*	12,90 b	10,3 c
30	11,70 b	13,30 ab	10,3 c
60	12,03 b	13,60 a	10,8 b
90	12,85 a	13,90 a	11,4 a

* Médias seguidas pelas mesmas letras nas colunas, não diferem estatisticamente ($p < 0,05$).

Tabela 4. Dose de nitrogênio em cobertura na força de glúten (W) de cultivares de trigo, independente da época de semeadura em 1999.

N (kg/ha)	Força de glúten (W)		
	BR 23	BRS 49	BRS 120
0	116 a*	173 b	126 b
30	116 a	183 b	135 ab
60	112 a	187 ab	140 ab
90	112 a	205 a	151 a

*Médias seguidas pelas mesmas letras nas colunas, não diferem estatisticamente ($p < 0,05$).

A partição de nitrogênio influi diretamente na concentração de nitrogênio nos grãos (JOHNSON et al., 1967; GALLAGHER et al., 1983; DAY et al., 1985), pois, quanto maior o índice de colheita de nitrogênio, maior será também a concentração desse elemento nos grãos. Nesse sentido, à medida em que se atrasa o fornecimento de nitrogênio após o estágio de espiguetas terminal (NERSON et al., 1980), aumenta-se a translocação de nitrogênio aos grãos. Assim, a disponibilização de nitrogênio após a antese pode ser de importância para o aumento da proteína no grão. Muitos estudos avaliaram esse aspecto (AUSTIN et al., 1977; COX et al., 1985; HARPER et al., 1987), contudo a assimilação de nitrogênio em estágios de desenvolvimento avançados implicaria em maiores custos, pelo requerimento adicional de fertilizantes à cultura (BHATIA & RABSON, 1976). Contudo, aplicações foliares de até 30 kg/ha na antese permitiram aumentar 1,2 a 1,4 o teor de proteína dos grãos de trigo, correspondendo a um aumento médio de 11,5% no total de proteína dos grãos (Tabela 5).

Tabela 5. Efeito da dose de nitrogênio (via foliar) na antese no teor de proteína dos grãos de trigo em 1999.

Nitrogênio (kg/ha)	(%) proteína
0	10,3 c*
10	10,6 c
20	11,0 b
30	11,5 a

*Médias seguidas pelas mesmas letras na coluna não diferem estatisticamente ($p < 0,05$).

Além do aumento no teor de proteína pela utilização tardia de nitrogênio (antese), maior valor de MS-SDS também foi observado (Tabela 6). Contudo, tal comportamento não foi observado para valores de W pela aplicação tardia de nitrogênio (Tabela 7). O marcante efeito da aplicação na antese de nitrogênio no aumento do teor de proteína (Tabela 5) sem o correspondente aumento no W, pode estar indicando o aumento de proteína não-glúten. Corroborando esses resultados, não se observou correlação entre W e SDS (Figura 7). Esse resultado ressalta, o cuidado que devemos ter no manejo de N nas plantas, quando da utilização de teste de sedimentação como critério de seleção para qualidade de panificação.

Tabela 6. Efeito da dose de nitrogênio (via foliar) na antese no volume de sedimentação de proteína (SDS Teste) dos grãos de trigo em 1999.

Nitrogênio (kg/ha)	Teste MS-SDS
0	9,4 b
10	10,1 ab
20	9,9 b
30	11,0 a

* Médias seguidas pelas mesmas na coluna não diferem estatisticamente ($p < 0,05$).

Tabela 7. Efeito da dose de nitrogênio (via foliar) na antese na força de glúten dos grãos de trigo em 1999.

Nitrogênio (kg/ha)	Força de glúten W
0	109 a
10	109 a
20	113 a
30	119 a

* Médias seguidas pelas mesmas na coluna não diferem estatisticamente ($p < 0,05$).

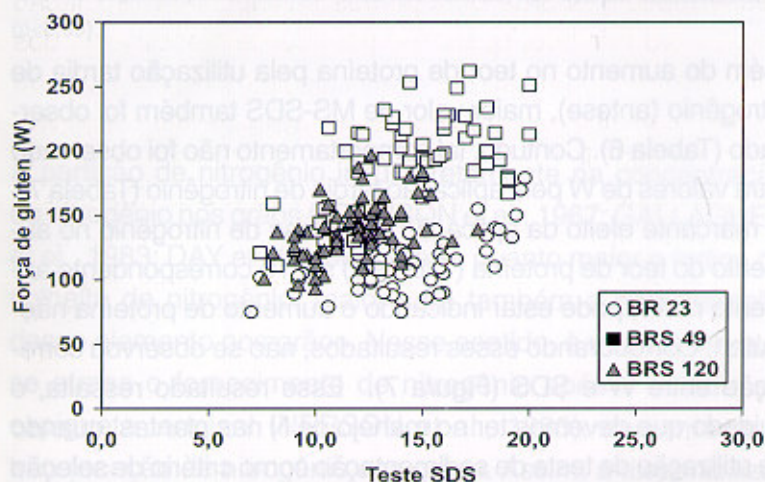


Fig.7. Relação entre força de glúten e teste de SDS em cultivares de trigo submetidos a diferentes doses de nitrogênio em 1999.

O aumento no teor de proteína dos grãos pode estar limitado, pelo mecanismo de transporte de N para os grãos, dependendo do nível de fertilizantes nitrogenados aplicado. Após adição de alta quantidade de N, o CPG alcança um máximo e permanece estável, enquanto a concentração de N na palha segue aumentando, evidenciando inibição no processo de

remobilização de N. O aumento na fertilização de N não é acompanhado pelo mesmo aumento na absorção de N pela cultura (TRIBOI & TRIBOI-BLONDEL, 2002). Portanto com alta fertilização nitrogenada, o transporte de N para os grãos é muito ineficiente (BARNIEX, 2007) e grande parte desse N permanece na palha, provocando baixo índice de colheita de N e baixa eficiência de uso. Barniex (2007) em revisão sobre os mecanismo de regulação da concentração de proteínas nos grãos, propôs um modelo para explicar tal regulação. Nesse modelo aborda dois pontos principais de regulação (Fig. 8). No primeiro, quando o período de crescimento dos grãos ocorre em um solo com deficiência de N (absorção de N não pode satisfazer a demanda de N da planta) o que provoca uma deficiência na produção de citocininas, induzindo com isso a degradação das proteínas das folhas. Em decorrência dessa proteólise, os aminoácidos são exportados para a espiga via floema, onde são usados para síntese de proteínas nos grãos. Nessa condição, como o acúmulo de carbono é pouco afetado pela deficiência de N, ocorre em decorrência decréscimo CPG. Por outro lado, quando o crescimento dos grãos ocorre em ambiente em que a disponibilidade de N do solo é alta, o sistema de absorção de N (Nitrato) das raízes é inibido (GLASS et al., 2002), devido a alta concentração de aminoácidos no tecido. Alguns aminoácidos especificamente, inibem a transcrição de alguns genes dos transportadores de nitratos nas membranas, enquanto que a deficiência ativa-os (GLASS et al., 2002). O nível de aminoácidos livres no floema funciona como um sinal para as raízes, indicando o nível de N da planta, ativando ou inibindo a absorção de N. Nessa situação, ocorre baixa absorção de N (Nitrato) apesar sua alta disponibilidade no solo. Isto resulta em baixa redução de N e a exportação de aminoácidos para o floema é limitada (Fig. 8).

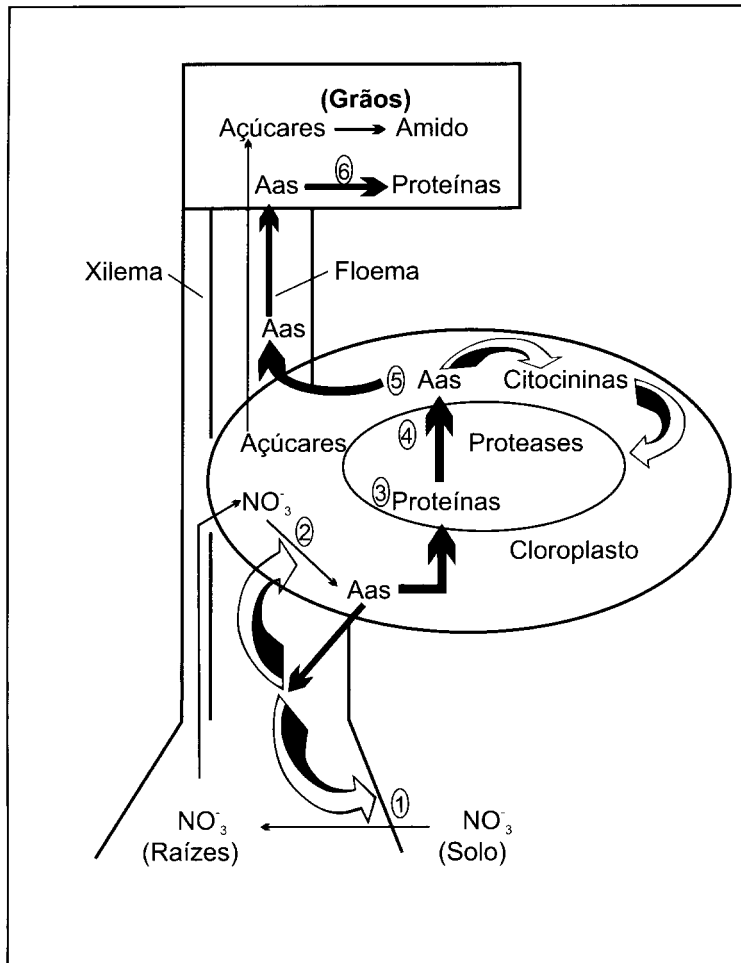


Fig. 8. Representação esquemática dos pontos de regulação no metabolismo de nitrogênio para o acúmulo de proteína nos grãos. Setas lineares indicam fluxo de açúcar e nitrato. Setas em bloco negro indicam fluxo de aminoácidos. Setas em bloco branco indicam provável ponto de regulação: (1) absorção de NO_3^- , (2) redução de NO_3^- , (3) síntese de proteína, (4) hidrólise de proteína, (5) exportação de aminoácidos para o floema e (6) síntese de proteína nos grãos.

Fonte: Adaptada de Barniex, 2007.

O alto nível de N da planta aumenta a concentração de citocininas (FORDE, 2002) que impede a senescência foliar e a degradação das proteínas. Conseqüentemente, a exportação de aminoácidos livres permanece baixa, e a concentração de aminoácidos e a relação C/N no floema, não decresce. Assim, finalmente o CPG permanece no seu nível, enquanto o conteúdo de N palha aumenta, decrescendo o índice de colheita de N.

O aumento no teor de proteínas dos grãos pode também estar limitado pela biomassa antes da antese, principalmente nas cultivares em que o aumento do potencial de produção de grãos foi obtido por meio do aumento no índice de colheita. Considerando que a biomassa total é pouco variável e que o rendimento de grãos nas cultivares modernas tem sido atribuído, pelo menos em parte, ao aumento do índice de colheita, então, maiores índices, nessas condições, produzem um decréscimo nos órgãos vegetativos proporcional ao aumento nos órgãos de colheita. Assim sendo, uma elevação na taxa de crescimento antes da antese poderia aumentar a capacidade da cultura em absorver e reduzir nitrogênio, impedindo a redução do teor de proteína nos grãos pela diluição por carboidratos. Um possível caminho para aumentar a produção de biomassa seria através do aumento da quantidade de radiação interceptada e da eficiência de uso desta pela cultura de trigo. Isso poderia ser obtido mediante práticas de distribuição de genótipos específicos no tempo e no espaço, em regiões climaticamente distintas.

Considerando que o rendimento de grãos é um dos fatores mais importantes no que tange a redução do custo de produção de trigo, fator decisivo para que tenhamos competitividade e sustentabilidade em nosso sistema de produção, então, não

podemos, pelo menos a curto prazo, desviar nossa atenção para obtenção de tecnologia para produção de altos rendimentos de trigo com melhor qualidade. Portanto, aumentar a quantidade de nitrogênio absorvido/reduzido e sua partição para o crescimento de grãos poderia ser uma possível estratégia para aumentar o conteúdo de proteínas nos grãos, sem impor restrição ao potencial de rendimento de grãos.

Dessa forma, torna-se necessário conhecer e caracterizar nossas cultivares com respeito à partição e ao acúmulo de nitrogênio na biomassa, pois efeito positivo seria esperado entre índice de colheita de nitrogênio e conteúdo total de nitrogênio no grão, principalmente quando não existem diferenças na quantidade total de nitrogênio absorvido. Nesse aspecto, a seleção por elevado índice de colheita de nitrogênio poderia representar um avanço para melhorar a concentração de nitrogênio nos grãos de trigo. Contudo, tal possibilidade necessita ser confirmada nas condições de cultivo do sul do Brasil.

Como a quantidade de nitrogênio absorvido parece depender da taxa de crescimento do tecido, ou seja, depende da biomassa produzida principalmente antes da antese, estratégias de aumento de biomassa antes da antese poderiam representar um mecanismo de aumento do teor de proteína nos grãos sem representar redução no rendimento. Nesse sentido, semeaduras antecipadas (abril e maio nas condições de Passo Fundo-RS), aproveitando as temperaturas mais elevadas, comparativamente a junho e julho, poderiam induzir maiores taxas de redução de nitrato (RODRIGUES et al., 1994) representando uma maior utilização do nitrogênio disponível e conseqüente acúmulo na biomassa. Por outro lado, essa condição poderia ser potencializada pelo uso de

material genético com resposta à vernalização, pois assim teríamos um período vegetativo maior para produção de fotossintatos e assimilação de nitrogênio e, conseqüentemente maiores chances de escape da ocorrência de geadas na floração.

Referências Bibliográficas

ALTENBACH, S. B.; DUPONT, F. M.; KOTHARI, K. M.; CHAN, R.; JOHNSON, E. L.; LIEU, D. Temperature, water and fertilizer influence the timing of key events during grain development in a US spring wheat. **Journal of Cereal Science**, London, v. 37, p. 9-20, 2003.

AUSTIN, R. B.; BINGHAM, J.; BLACKWELL, R. D.; EVANS, L. T.; FORD, M. A.; MORGAN, C. L.; TAYLOR, M. Genetic improvements in winter wheat yield since 1900 and associated physiological changes. **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 94, p. 675-689, 1980.

AUSTIN, R. B.; EDRICH, J. A.; FORD, M. A.; BLACKWELL, R. D. The fate of dry matter, carbohydrates and ^{14}C lost from the leaves and stems of wheat during grain filling. **Annals of Botany**, London, v. 41, p. 1309-1321, 1977.

AUSTIN, R. B.; FORD, M. A.; MORGAN, C. L. Genetic improvement in the yield of winter wheat: A further evaluation. **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 112, p. 295-301, 1989.

BARNEIX, A. J.; FATTA, N.; KADE, M.; PFLÜGER, L.; SUAREZ, E. Y. The short arm of chromosome 7B affects grain protein concentration in wheat. **Cereal Research Communications**, Szeged, v. 26, p. 101-106, 1998.

BARNEIX, A. J.; GUITMAN, M. R. Leaf regulation of the nitrogen concentration in the grain of wheat plants. **Journal Experimental Botany**, London, v. 44, p. 1607-1612, 1993.

BARNEIX, A. J. Physiology and biochemistry of source-regulated protein accumulation in the wheat grain. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 164, p. 581-590, 2007.

BASSOI, M. C.; FLINTHAM, J.; RIEDE, C. R. Analysis of preharvest sprouting in three Brazilian wheat populations. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 41, n. 4, p. 583-590, 2006.

BEWLEY, J. D.; BLACK, M. **Seeds physiology of development and germination**. 2. ed. New York: Plenum Press, 1994. 445 p.

BHATIA, C. R.; RABSON, R. Bioenergetic consideration in cereal breeding for protein improvement. **Science**, Washington, DC, v. 194, p. 1418-1421, 1976.

BLANCO, A.; GIOVANNI, C. de; LADDOMADA, B.; SCIANCALEPORE, A.; SIMEONE, R.; DEVOS, K. M.; GALE, M. D. Quantitative trait loci influencing grain protein content in tetraploid wheats. **Plant Breeding**, Berlin, v. 115, p. 310-316, 1996.

BORGHI, B.; CORBELLINI, M.; MINOIA, C.; PALUMBO, M. M.; DI FONZO, N.; PERENZIN, M. Effects of Mediterranean climate on wheat bread-making quality. **European Journal of Agronomy**, Amsterdam, v. 6, p. 145-154, 1997.

BOUWMEESTER, H. J.; KARSSSEN, C. M. The effect of environmental condition on the annual dormancy patterns of seeds of *Spergula arvensis*. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 71, p. 64-73, 1993.

CANTAMUTTO, M. A.; MOKEL, F. E.; GALLEZ, L. M.; GULLACE, G. D. Influencia de la fertilización nitrogenada sobre el "lavado" del grano de trigo. **Revista de la Facultad de Agronomía**, Buenos Aires, v. 61/62, p. 131-141, 1985/1986.

CAPUTO, C.; FATTA, N.; BARNIEX, A. J. The export of amino acid to the floem is altered in wheat plants lacking the short arm of chromosome 7B. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 52, p. 1761-1768, 2001.

CIAFFI, M.; TOZZI, L.; BORGHIT, B.; CORBELLINI, M.; LAFIANDRA, D. Effect of heat shock during grain filling on the gluten protein composition of bread wheat. **Journal of Cereal Science**, London, v. 24, p. 91-100, 1996.

CIHA, A. J.; GOLDSTEIN, W. A. Effects of fertility and rain simulation during grain fill on protein content, starch quality, and alpha-amylase activity in winter wheat. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PRE-HARVEST SPROUTING IN CEREALS, 3., 1983, Boulder, CO, USA. **Proceedings...** Boulder: Westview-Press, 1983. p. 72-78.

CONFORD, C. A.; BLACK, M.; DAUSSANT, J.; MURDOCH, K. M. Alfa amylase production by premature wheat (*Triticum aestivum*). **Journal of Experimental Botany**, London, v. 38, p. 277-285, 1987.

COX, C. M.; QUALSET, C. O.; RAINS, D. W. Genetic variation for nitrogen assimilation and translocation in wheat. I. Dry matter and nitrogen accumulation. **Crop Science**, Madison, v. 25, p. 430-435, 1985.

COX, T. S.; SHROYER, J. P.; BEM-HUI, L.; SEARS, R. G.; MARTIN, T. J. Genetic improvement in agronomic traits of hard red winter wheat cultivars from 1919 to 1987. **Crop Science**, Madison, v. 28, p. 756-760, 1988.

DALLING, M. J. The physiological basis of nitrogen redistribution during grain filling in cereal. In: SCRADER, L.; HOWEL, R. (Ed.). **Exploration of physiological and genetic variability to enhance crop productivity**. Rockland Madison: American Society of Plant Physiologists, 1985. p. 55-71.

DALLING, M. J.; BOLAND, G.; WILSON, J. H. Relation between acid proteinase activity and redistribution of nitrogen during grain development in wheat. **Australian Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 3, p. 721-730, 1976.

DANIEL, C.; TRIBOI, E. Changes in wheat protein aggregation during grain development: effects of temperatures and water stress. **European Journal of Agronomy**, Amsterdam, v. 16, p. 1-12, 2002.

DAY, G. E.; PULSEN, G. M.; SEARS, R. G. Nitrogen relation in winter wheat cultivars differing in grain protein percentage and stature. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 8, p. 555-566, 1985.

DERERA, N. F.; NOLL, J. S. Genetic improvement for sprouting tolerance in white wheats. In: INTERNATIONAL CEREAL AND BREAD CONGRESS, 6., 1978, Winnipeg. **Abstracts...** St. Paul: American Association of Cereal Chemists, 1978.

DESAI, R. M.; BHATIA, C. R. Nitrogen uptake and nitrogen harvest index in durum wheat cultivars varying in their grain protein concentration. **Euphytica**, Wageningen, v. 27, p. 561-566, 1978.

DOMINGUEZ, F.; CEJUDO, F. J. Characterization of the endoproteases appearing during wheat grain development. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 112, p. 1211-1217, 1996.

DUPUIS, B.; BUSHUK, W.; SAPIRSTEIN, H. D. Characterization of acetic acid soluble and insoluble fractions of glutenin of bread wheat. **Cereal Chemistry**, St. Paul, v. 73, n. 1, p. 131-135, 1996.

ENTZ, M. H.; FOWLER, D. B. Critical stress periods affecting productivity of no-till winter wheat in western Canada. **Agronomy Journal**, Madison, v. 80, p. 987-992, 1988.

EVANS, M.; BLACK, M.; CHAPMAN, J. Induction of hormone sensitivity by dehydration is one positive role for drying in cereal seed. **Nature**, London, v. 258, p. 144-145, 1975.

FIELD, J. M.; SHEWRY, P. R.; MIFLIN, B. J. Solubilization and characterization of wheat gluten proteins: correlations between the amount of aggregated proteins and baking quality. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, London, v. 34, p. 370-377, 1983.

FINNEY, K. F.; YAMAZARI, W. T.; JOUNGS, V. L.; RUBENTHALER, G. L. Quality of hard, soft and durum wheats. In: HEYNE, E. G. (Ed.). **Wheat and wheat improvement**. 2. ed. Madison: American Society of Agronomy - Crop Science Society of America - Soil Science Society of America, 1987.

p. 677-748. (ASA. Agronomy, 13).

FORDE, B. G. The role of long-distance signalling in plants responses to nitrate and other nutrients. **Journal Experimental Botany**, London, v. 53, p. 39-43, 2002.

FOWLER, D.B.; BRYDON, J. DARROCH, B.A ; ENTZ, M.H.; JOHNSTON, A.M. Environmental and genotype influence on grain protein concentration of wheat and rye. **Agronomy Journal**, v.82, p.655-664, 1990.

FRANCO, F. de A.; PINTO, R. J. B.; SCAPIM, C. A.; SCHUSTER, I.; VIGANO, J.; MARCHIORO, S.; BRACCINI, A. de L. Pré-esfriamento para superação da dormência de sementes de trigo colhidas na época da aturidade. **Revista Brasileira de Sementes**, Brasília, DF, v. 31, n. 2, p. 245-252, 2009.

GALE, M. D.; FLINTHAM, J. E.; MARES, P. Applications of molecular and biochemical markers in breeding for low alpha-amylase wheats. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PRE-HARVEST SPROUTING IN CEREALS, 5., 1990, Boulder, CO, USA. **Proceedings...** Boulder: Westvie Press, 1990. p. 167-175.

GALE, M. D.; LAW, C. N.; CHOJECKI, A. J.; KEMPTON, R. A. Genetic control of alfa-amylase production in wheat. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, NY, v. 64, p. 309-316, 1983.

GALE, M. D.;SALTER, A. M.; LENTON, J. R. The induction of germination alpha-amylase during wheat grain development in unfavourable weather conditions. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PRE-HARVEST SPROUTING IN

CEREALS, 4., 1987, Boulder, CO, USA. **Proceedings...**
Boulder: Westvie Press, 1987. p. 273-282.

GALLAGHER, L. W.; SOLIMAN, K. M.; RAINS, D. W.;
QUALSET, C. O.; HUFFAKER, R. C. Nitrogen assimilation
in comon wheat differing in potential nitrate reductase
activity and tissue nitrate concentration. **Crop Science**,
Madison, v. 23, p. 913-919, 1983.

GARCIA-MAYA, M.; CHAPMAN, J. M.; BLACK, M. Regulation
of alfa-amylase formation and gene expression in the
developing wheat embryo. Role of abscisic acid, on the
osmotic environment and gibberelin. **Planta**, New York, v.
181, p. 296-303, 1990.

GLASS, A. D. M.; BRITTO, D. T.; KAISER, B. N.;
KINGHORN, J. R.; KRONZUCKER, H. J.; KUMAR, A. The
regulation of nitrate and ammonium transport systems in
plants. **Journal Experimental Botany**, London, v. 53, p.
855-864, 2002.

GRAYBOSCH, R. A.; MORRIS, R. An improved SDS-PAGE
method for the analysis of wheat endosperm storage
proteins. **Journal of Cereal Science**, London, v. 11, p. 201-
212, 1990.

HAGBERG, S. A rapid method for determining alpha-
amylase activity. **Cereal Chemistry**, St. Paul, v. 37, p. 218,
1960.

HAGBERG, S. Simplified method for determining alpha-
amylase activity. **Cereal Chemistry**, St. Paul, v. 38, p. 202-
203, 1961.

HARPER, L. A.; SHARPE, R. R.; LANGDALE, G. W.; GIDDENS, J. E. Nitrogen cycle in a wheat crop: soil, plant and aerial nitrogen transport. **Agronomy Journal**, Madison, v. 79, p. 965-973, 1987.

HEITHOLT, J. J.; CROY, L. I.; MANESS, N. O.; NGUYEN, H. T. Nitrogen partitioning in genotypes of winter wheat differing in grain N concentration. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 23, p. 133-144, 1990.

HUEBNER, F. R.; BIETZ, J. A. Quantitative variation among gliadins of wheats grown in different environments. **Cereal Chemistry**, St. Paul, v. 65, n. 4, p. 362-366, 1988.

HUEBNER, F. R.; GAINES, C. S. Relation between wheat kernel hardness, environment, and gliadin composition. **Cereal Chemistry**, St. Paul, v. 69, n. 2, p. 148-151, 1992.

JACOBSEN, J. V.; CLOSE, T. J. Control of transient expression of chimaeric genes by gibberellic acid and abscisic acid in protoplast prepared from mature barley aleurone layers. **Plant Molecular Biology**, Dordrecht, v. 16, p. 713-724, 1991.

JIA, Y. Q.; FABRE, J. L.; AUSSÉNAC, T. Effects of growing location on response of protein polymerisation to increased nitrogen fertilisation for the common wheat cultivar Soissons: relationship with some aspects of the breadmaking quality. **Cereal Chemistry**, St. Paul, v. 73, p. 526-532, 1996a.

JIA, Y. Q.; MASBOU, V.; AUSSÉNAC, T.; FABRE, J. L.; DEBAEKE, P. Effects of nitrogen fertilisation and maturation conditions on protein aggregates on the breadmaking quality

of Soissons, a common wheat cultivar. **Cereal Chemistry**, St. Paul, v. 73, p. 123-130, 1996b.

JIANG, D.; YUE, H.; WOLLENWEBER, B.; TAN, W.; MU, H.; BO, Y.; DAI, T.; JING, Q.; CAO, W. Effects of post-anthesis drought and waterlogging on accumulation of high-molecular-weight glutenin subunits and glutenin macropolymers content in wheat grain. **Journal of Agronomy and Crop Science**, Madison, v. 195, p. 89-97, 2009.

JOHNSON, V. A.; MATTERN, P. J.; SCHMIDT, J. W. Nitrogen relations during spring growth in varieties of *Triticum aestivum* L. differing in grain protein content. **Crop Science**, Madison, v. 7, p. 664-667, 1967.

KADE, M.; BARNIEX, A. J.; OLMOS, S.; DUBCOVSKY, J. Nitrogen uptake and remobilization in tetraploid langdon durum wheat and a recombinant substitution line with the high grain protein gene *Gpc-B1*. **Plant Breeding**, Berlin, v. 124, p. 343-349, 2005.

KARSSSEN, C. M. Hormonal regulation of seed development, dormancy, and germination studied by genetic control. In: KIGEL, J.; GALILI, G. (Ed.). **Seed development and germination**. New York: Marcel Dekker, 1995. p. 333-350.

KENT, N. L. **Technology of cereals on introduction for students of food science and agriculture**. 3. ed. Oxford: Pergamon Press, 1983. 221 p.

KERMODE, A. R. Regulatory mechanisms in the transition from seed development to germination: interactions between the embryo and the seed environment. In: KIGEL,

J.; GALILI, G. (Ed.). **Seed development and germination**. New York: Marcel Dekker, 1995. p. 273-332.

KETTLEWEL, P. S.; COOPER, J. M. Field studies on alfa-amylase activity of wheat grain in the absence of sprouting: relationship with grain drying rate and with nitrogen fertilizer application. In: WALKER-SIMMONS, M. K.; RIED, J. L. (Ed.). **Pre-harvest sprouting in cereal**. St. Paul: American Association of Cereal Chemists, 1993. p. 354-361.

KIBITE, S.; EVANS, L. E. Causes of the negative correlation between grain yield and grain protein concentration in common wheat. **Euphytica**, Wageningen, v. 33, p. 801-810, 1984.

KING, R. W. Abscisic acid in developing wheat grain and its relationship to grain growth and maturation. **Planta**, New York, v. 132, p. 43-51, 1976.

KING, R. W.; CHADIN, H. Ear wetting and pre-harvest sprouting of wheat. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PRE-HARVEST SPROUTING IN CEREALS, 3., 1983, Boulder, CO, USA. **Proceedings...** Boulder: Westview-Press, 1983. p. 36-42.

KIRKMAN, M. A.; SHEWRY, P. R.; MIFLIN, B. J. The effect of nitrogen nutrition on the lysine content and protein composition of barley seeds. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, London, v. 33, p. 115-127, 1982.

KRAMER, T. Environmental and genetic variation for protein content in winter wheat (*Triticum aestivum* L.). **Euphytica**, Wageningen, v. 28, p. 209-218, 1979.

KUCERA, B.; COHN, M. A.; LEUBNER-METZGER, G. Plant hormone interaction during seed dormancy release and germination. **Seed Science Research**, Oxon, v. 15, p. 281-307, 2005.

LADO, P.; RASI-CCALDOGNO, F.; COLOMBO, R. Promoting effect of usicocin on seed germination. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 31, p. 149-152, 1974.

LAWLOR, D. W. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. **Journal Experimental Botany**, London, v. 53, p. 789-799, 2002.

LÖFFLER, C. M.; BUSCH, R. H. Selection for grain protein, grain yield, and nitrogen partitioning efficiency in hard red spring wheat. **Crop Science**, Madison, v. 22, p. 591-595, 1982.

LÖFFLER, C. M.; RAUCH, T. L.; BUSCH, R. H. Grain and plant protein relationships in hard red spring wheat. **Crop Science**, Madison, v. 25, p. 521-524, 1985.

LUKOW, O. M.; McVETTY, P. B. E. Effect of cultivar and environment on quality characteristics of spring wheat. **Cereal Chemistry**, St. Paul, v. 68, n. 6, p. 597-601, 1991.

LUO, C.; BRANLARD, G.; GRIFFIN, W. B.; MCNEIL, D. L. The effect of nitrogen and sulfur fertilization and their interaction with genotype on wheat glutenins and quality parameters. **Journal of Cereal Science**, London, v. 31. p. 185-194, 2000.

MARES, D. J.; GALE, M. D. Control of alpha-amylase synthesis in wheat grain. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PRE-HARVEST SPROUTING IN CEREALS, 5., 1990, Boulder, CO, USA. **Proceedings...** Boulder: Westvie Press, 1990. p. 183-194.

MARES, D. J.; MRVA, K. Late maturity alpha-amylase in wheat. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PRE-HARVEST SPROUTING IN CEREALS, 6., 1992, Coeur d'Alene, Idaho, USA. **Pre-harvest sprouting in cereals 1992**. St Paul: American Association of Cereal Chemists, 1993. p. 178-184.

MARES, D.; MRVA, K. Late-maturity alpha-amylase: low falling number in wheat in the absence of preharvest sprouting. **Journal of Cereal Science**, London, v. 47, p. 6-17, 2008.

McGRATE, A. J.; NIELSEN, M. T.; PAULSEN, G. M.; HEYNE, E.G. Preharvest sprouting and (alfa-amylase activity in hard red and hard white winter wheat cultivars. **Cereal Chemistry**, St. Paul, v. 58, n. 5, p. 424-428, 1981.

McGUIRE, C. F.; McNEAL, F. H. Quality response of 10 hard red spring wheat cultivars to 25 environments. **Crop Science**, Madison, v. 14, p. 175-178, 1974.

McNEAL, F. H.; BERG, M. A.; BROWN, P. L.; McGUIRE, C. F. Productivity and quality response of five spring wheat genotypes, *Triticum aestivum*, L., to nitrogen fertilizer. **Agronomy Journal**, Madison, v. 63, p. 908-910, 1971.

McNEAL, F. H.; BERG, M. A.; McGUIRE, C. F. Grain and planta relationships in eight spring wheat crosses, *Triticum*

aestivum, L. **Crop Science**, Madison, v. 12, p. 599-601, 1972.

McNEAL, F. H.; McGUIRE, C. F.; BERG, M. A. Recurrent selection for grain protein content in spring wheat. **Crop Science**, Madison, v. 18, p. 779-782, 1978.

METAKOVSKY, E. V.; ANNICCHIARICO, P.; BOGGINI, G.; POGNA, N. E. Relationship between gliadin alleles and dough strength in Italian bread wheat cultivars. **Journal of Cereal Science**, London, v. 25, p. 229-236, 1997.

MIEZAN, K.; HEYNE, E. G.; FINNEY, K. F. Genetic and environmental effects on the grain protein content in wheat. **Crop Science**, Madison, v. 17, p. 591-593, 1977.

MIGUEZ, F.; SIQUIER, A. M.; CAYOL, M.; DOMINGUEZ, M.; MARTINEZ, H. M.; ROGER, A. F.; FIRPO, L.; LAFUENTE, M.; LUZURIAGA, L.; MARIANI, F.; MAYER, F.; NEGRI, R.; VAGO, M.; ZAPIOLA, A. Efecto de la fertilización nitrogenada tardía sobre el contenido de proteínas en grano de trigo. **Revista de Ciencias Agraria y Tecnología de los Alimentos**, Buenos Aires, v. 15, p. 4-8, 1997.

MILLET, E.; ZACCAI, M.; FELDMAN, M. Paternal and maternal effects on grain wheat and protein percentages in crosses between hexaploid and tetraploid high protein and low protein wheat genotypes. **Genome**, Ottawa, v. 35, p. 257-260, 1992.

MONAGHAN, J. M.; SNAPE, J. W.; CHOJECKI, A. J. S.; KETTLEWELL, P. S. The use of grain protein deviation for identifying wheat cultivars with high grain protein concentration and yield. **Euphytica**, Wageningen, v. 122, p. 309-317, 2001.

MORRIS, C. F.; ANDERBERG, R. J.; GOLDMARK, P. J.; WALKER-SIMMONS, M. K. Molecular cloning and expression of abscisic acid-responsive genes in embryos of dormant wheat seeds. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 95, p. 814-821, 1991.

MOSS, H. J. ; WRIGLEY, C.W.; MacRITCHIE, F.; RANDALL, P.J. Sulphur and nitrogen fertilizer effects on wheat. III- Influence on grain quality. **Australian Journal of Agricultural Research**, v.32, p.213-226, 1981.

MOU, B.; KRONSTAD, W. E.; SAULESCU, N. N. Grain filling parameters and protein content in selected winter wheat populations: II. Associations. **Crop Science**, Madison, v. 34, p. 838-841, 1994.

NERSON, H.; SIBONY, M.; PINTHUS, J. M. A scale for the assessment of the developmental stage of the wheat spike. **Annals of Botany**, London, v. 45, p. 203-204, 1980.

NICHOLLS, P. B. Induction of sensitivity to gibberellic acid in developing wheat caryopses: effect of rate of disiccation. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 6, p. 229-240, 1979.

NISHIKAWA, K.; WATANABE, Y. Change in activity of alpha-amylase in developing and germinating wheat seed. In: INTERNATIONAL WHEAT GENETICS SYMPOSIUM, 7., 1988, Cambridge. **Proceedings...** Cambridge: Institute of Plant Science Research, 1988. p. 597-602.

NODA, K.; KAWABATA, C.; KAWAKAMI, N. Response of wheat grain to ABA and imbibition at low temperature. **Plant**

Breeding, Berlin, v. 113, p. 53-57, 1994.

PAYNE, P. I. Varietal improvement in the bread-making quality of wheat contributions from biochemistry and genetics, and future prospects from molecular biology. In: DAY, P. (Ed.). **Biotechnology and crop improvement and protection**. Cambridge: British Crop Protection Council, 1986. p. 69-81. (BCPC Monograph n. 34).

PAYNE, P. I.; NIGHTINGALE, N. A.; KRATTINGER, A. F.; HOLT, L. The relationship between HMW glutenin subunit composition and the bread-making quality of British-grown wheat varieties. **Journal of the Science and Food Agriculture**, London, v. 40, p. 51-65, 1987.

PERRY, M. W.; D'ANTUONO, M. F. Yield improvement and associated characteristics of some Australian spring wheat cultivars introduced between 1860 and 1982. **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v. 40, p. 457-472, 1989.

PERTEN, H. Application of the falling number method for evaluating alpha-amylase activity. **Cereal Chemistry**, St. Paul, v. 41, p. 127-140, 1964.

POMERANZ, Y.; WILLIAMS, P. C. Wheat hardness: its genetic, structural, and biochemical background, measurement and significance. **Advances in Cereal Science and Technology**, St. Paul, v. 10, p. 471-544, 1990.

POPINEAU, Y.; CORNEC, M.; LEFEBVRE, J.; MARCHYLO, B. Influence of high Mr glutenin subunits on glutenin polymers and rheological properties of gluteins and gluten

subfraction of near-isogenic lines of wheat Sicco. **Journal of Cereal Science**, London, v. 19, p. 231-241, 1994.

PRESTON, K. R.; KILBORN, R. H.; MORGAN, B. C.; BABB, J. C. Effects of frost and immaturity on the quality of a Canadian hard red spring wheat. **Cereal Chemistry**, St. Paul, v. 68, n. 2, p. 133-138, 1991.

RAHMAN, S.; KREIS, M.; FORDE, B. G.; SHEWRY, P. R.; MIFLIN, B. J. Hordein-gene expression during development of the barley endosperm. **Biochemistry Journal**, Ottawa, v. 223, p. 315-322, 1984.

RAO, A. C. S.; SMITH, J. L.; JANDHYALA, V. K.; PAPENDICK, R. I.; PARR, J. F. Cultivar and climatic effects on the protein content of soft white winter wheat. **Agronomy Journal**, Madison, v. 85, p. 1023-1028, 1993.

RAO, S. C. Regional environment and cultivar effects on the quality of wheat straw. **Agronomy Journal**, Madison, v. 81, p. 939-943, 1989.

RAWSON, H. M.; EVANS, L. T. The pattern of grain growth within the ear of wheat. **Australian Journal of Biological Sciences**, Victoria, v. 23, p. 753-764, 1970.

REDDY, L. V.; METZGER, R. J.; CHING, T. M. Effect of temperature on seed dormancy of wheat. **Crop Science**, Madison, v. 25, p. 455-458, 1985.

RODRIGUES, O. **Ecofisiologia para manutenção da qualidade do trigo**. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2003. Não paginado. (Embrapa Trigo. Projeto Manejo para manu-

tenção da qualidade do trigo visando os diversos usos.
Subprojeto 04.1999.368.01. Relatório Final.

RODRIGUES, O.; DIDONET, A. D.; ADIERS, R. C.;
MINUSSI, I. C. P. Atividade da redutase do nitrato em trigo. II.
Efeito da temperatura ambiente. In: REUNIÃO NACIONAL
DE PESQUISA DE TRIGO, 17., 1994, Passo Fundo. **Resu-
mos...** Passo Fundo: EMBRAPA-CNPT, 1994. p. 47.

RODRIGUES, O.; DIDONET, A. D.; GOUVEA, J. A. A.; SOARES,
R. de C. Nitrogen tranlocation in wheat inoculated with
Azospirillum and fertilized with nitrogen. **Pesquisa Agropecuária
Brasileira**, Brasília, DF, v. 35, n. 7, p. 1473-1481, 2000.

RODRIGUES, O.; LHAMBY, J. C. B.; DIDONET, A. D.;
MARCHESE, J. A. Fifty years of wheat breeding in Southern
Brazil: yield improvement and associated changes. **Pesqui-
sa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 42, n. 6, p.
817-825, 2007.

SAVIN, R.; SLAFER, G. A. Shading effects on the yield of an
Argentina wheat cultivar. **Journal of Agricultural Science**,
Cambridge, v. 116, p. 1-7, 1991.

SCHILLER, G. W. Bakery flour specifications. **Cereal
Foods World**, St. Paul, v. 28, p. 647-651, 1984.

SCHOFIELD, J. D. Wheat protein: structure and functionality
in milling and breadmaking. In: BUSHUK, W.; RASPER, V. F.
(Ed.). **Wheat production, properties and quality**. London:
Chapman & Hall, 1994. p. 73-106.

SCHROPP, P.; WIESER, H. Effects of high molecular
weight subunits of glutenin on the rheological properties of

wheat gluten. **Cereal Chemistry**, St. Paul, v. 73, n. 3, p. 410-413, 1996.

SEO, M.; KOSHIBA, T. Complex regulation of ABA biosynthesis in plantas. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 7, p. 41-48, 2002.

SHEWRY, P. R. Cereal seed storage protein. In: KIGEL, J.; GALILI, G. **Seed development and germination**. New York: Marcel Dekker, 1995. p. 45-72.

SHEWRY, P. R.; TATHAM, A. S. Disulphide bonds in wheat gluten proteins. **Journal of Cereal Science**, London, v. 25, p. 207-227, 1997.

SHOMER, I.; LOOKHART, G. L.; VASILIVER, R.; BEAN, S. Ultrastructure of consecutively extracted and flocculated gliadins and glutenins. **Journal of Cereal Science**, London, v. 27, p. 27-36, 1998.

SIMMONDS, D. H. Chemical basis of hardness and vitreosity in the wheat kernel. **Baker's Digest**, Beloit, v. 63, p. 16-129, 1974.

SLAFER, G. A.; ANDRADE, F. H. Genetic improvement in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) yield in Argentina. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 21, p. 289-296, 1989.

SMIKA, D. E.; GREB, B. W. Protein content of winter wheat grain as related to soil and climatic factors in the semiarid central great plains. **Agronomy Journal**, Madison, v. 65, p. 433-436, 1973.

STEVENSON, S. G.; PRESTON, K. R. Flow field-flow fractionation of wheat proteins. **Journal of Cereal Science**, London, v. 23, p. 121-131, 1996.

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

STONE, P. J.; NICOLAS, M. E. Comparison of sudden heat stress with gradual exposure to high temperature during grain filling in two wheat varieties differing in heat tolerance. I. Grain growth. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 22, p. 935-944, 1995a.

STONE, P. J.; NICOLAS, M. E. Effect of timing of heat stress during grain filling on two wheat varieties differing in heat tolerance. I. Grain growth. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 22, p. 927-934, 1995b.

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

STONE, P. J.; NICOLAS, M. E. Varietal differences in mature protein composition of wheat resulted from different rates of polymer accumulation during grain filling. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 23, p. 727-737, 1996b.

STONE, P. J.; NICOLAS, M. E.; WARDLAW, I. F. The influence of recovery temperature on the effects of a brief heat shock on wheat. II. Fractional protein accumulation during grain growth. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 23, p. 605-616, 1995.

STRAND, E. Studies on seed dormancy in small grain species. **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 3, p. 85-99, 1989.

SUTTON, K. H.; HAY, R. L.; MOUAT, C. H.; GRIFFIN, W. B. The influence of environment, milling and blending on assessment of the potential breadbaking quality of wheat by RP-HPLC of glutenin subunits. **Journal of Cereal Science**, London, v. 12, p. 145-153, 1990.

TERMAN, G. L. Yields and protein content of wheat grain as affected by cultivar, N, and environmental growth factors. **Agronomy Journal**, Madison, v. 71, p. 437-440, 1979.

TIPPLES, K. H.; PRESTON, K. R.; KILBORN, R. H. Implications of the term "strength" as related to wheat and flour quality. **Baker's Digest**, Beloit, p. 16-20, 1982.

TRIBOI, E.; TRIBOI-BLONDEL, A. M. Productivity and grain or seed composition: a new approach to an old problem. **European Journal Agronomy**, Amsterdam, v. 16, p. 163-186, 2002.

TURNER, A. S.; BRADBURNE, R. P.; FISH, L.; SNAPE, J. W. New quantitative trait loci influencing grain texture and protein content in bread wheat. **Journal of Cereal Science**, London, v. 40, p. 51-60, 2004.

UHART, S. A. Trigo pan. In: AGUIRREZÁBAL, L. A. N.; ANDRADE, F. H. (Coord.). **Calidad de productos agrícolas**: bases ecofisiológicas, genéticas y de manejo agronómico. Balcarce: INTA, 1998. p. 28-70.

VIERSTRA, R. D. Proteolysis in plants: mechanisms e function. **Plant Molecular Biology**, Dordrecht, v. 32, p. 275-302, 1996.

WALKER-SIMMONS, M. ABA levels and sensitivity in developing wheat embryos of sprouting resistant and susceptible cultivar. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 84, p. 61-66, 1987.

WALKER-SIMMONS, M. Enhancement of ABA sensitivity in wheat embryos by high temperature. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 11, p. 769-775, 1988.

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

WRIGLEY, C. W.; DU CROS, D. L.; ARCHERE, M. J.; DOWNIE, P. G.; ROXBURG, C. M. The sulfur content of wheat endosperm proteins and its relevance to grain quality. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 7, p. 55-766, 1980.

YUE, H.; JIANG, D.; DAI, T.; QIN, X.; JING, Q.; CAO, W. Effect of nitrogen application rate on content of glutenin macropolymer and high molecular weight glutenin subunits in grains of two winter wheat cultivars. **Journal of Cereal Science**, London, v. 45, p. 248-256, 2007.