

## VARIABILIDADE GENÉTICA E HERANÇA DA TOLERÂNCIA À TOXICIDADE DO ALUMÍNIO EM AVEIA<sup>1</sup>

CARLOS DANILO SÁNCHEZ-CHACÓN<sup>2</sup>, LUIZ CARLOS FEDERIZZI<sup>3</sup>, SANDRA CRISTINA KOTHE MILACH<sup>4</sup> e MARCELO TEIXEIRA PACHECO<sup>5</sup>

RESUMO - Vinte e um genótipos de aveia (*Avena sativa* L.) do programa de melhoramento da Universidade Federal do Rio Grande do Sul foram avaliados quanto à reação ao alumínio (Al) tóxico em solução nutritiva. Os níveis de Al testados foram 5, 10, 15, 20 e 30 g kJ<sup>-1</sup>, e o recrescimento da raiz foi medido depois de 48 horas sob a ação do metal. A variabilidade fenotípica foi observada a partir de 10 g kJ<sup>-1</sup>; em 20 g kJ<sup>-1</sup> foram discriminados genótipos tolerantes e sensíveis. As bases genéticas da tolerância ao Al foram estudadas nas gerações P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>, F<sub>1</sub> e F<sub>2</sub>, em nove cruzamentos entre genótipos tolerantes x sensíveis. Foi observado nas populações segregantes que a tolerância foi condicionada por um gene, de efeito dominante. A herdabilidade no sentido amplo foi moderada a elevada, permitindo que a seleção de indivíduos homozigotos tolerantes possa ser realizada em gerações precoces, acompanhada de teste de progênie. Por ser um método de relativa facilidade e rapidez, a seleção de germoplasma tolerante ao Al pode ser parte integrante da rotina dos programas de melhoramento de aveia.

Termos para indexação: *Avena sativa*, raízes, genótipos, germoplasma, seleção.

### GENETIC VARIABILITY AND INHERITANCE OF ALUMINUM TOXICITY TOLERANCE IN OAT

ABSTRACT - Twenty-one oat (*Avena sativa* L.) genotypes from the Universidade Federal do Rio Grande do Sul breeding program, in Brazil, were evaluated for their reaction to aluminum (Al) toxic levels in nutrient solutions. The Al levels tested were 5, 10, 15, 20 and 30 g kJ<sup>-1</sup>. The root regrowth was evaluated after 48 hours in presence of Al. Phenotypic variability was observed at 10 g kJ<sup>-1</sup> and upper levels. Two groups were clearly distinguished at 20 g kJ<sup>-1</sup> level, one of tolerant and the other of sensitive genotypes. The genetic bases of Al tolerance were determined on P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>, F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub> generations of nine crosses among tolerant x sensitive genotypes. The tolerant response was conditioned by one gene with dominant effect. The wide sense heritability was intermediate to high, allowing selection of tolerant genotypes in early generations, followed by progeny test to identify homozygous lines. The results of this study suggest that the hydroponic method is reliable for screening germplasm to Al toxicity and may be used in the routine of oat breeding programs.

Index terms: *Avena sativa*, breeding methods, roots, genotypes, germplasm, selection.

## INTRODUÇÃO

O alumínio, em concentrações excessivas na solução do solo, causa alterações morfológicas, fisiológicas e bioquímicas nas plantas de muitas culturas, cujos efeitos variam entre espécies e cultivares. Redução no crescimento do sistema radicular (Kinraide, 1991), alterações na divisão celular e replicação do DNA no ciclo mitótico, diminuição da permeabilidade e da respiração radicular; interferência na absorção, transporte e utilização de nutrientes (Foy & Fleming, 1978), são os mais importantes efeitos da toxicidade.

<sup>1</sup> Aceito para publicação em 20 de dezembro de 1999.

Extraído da tese de doutorado apresentada pelo primeiro autor à Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre, RS.

<sup>2</sup> Eng. Agrôn., Dr., Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel (FAEM), Universidade Federal de Pelotas (UFPEL), Campus Universitário, Caixa Postal 354, CEP 96010-900 Pelotas, RS. E-mail: sanchez@ufpel.tche.br

<sup>3</sup> Eng. Agrôn., Ph.D., Prof. Titular, Dep. de Plantas de Lavoura, Faculdade de Agronomia, UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 7712, Caixa Postal 776, CEP 91501-970 Porto Alegre, RS. E-mail: federizi@vortex.ufrgs.br

<sup>4</sup> Eng. Agrôn., Ph.D., Prof. Adjunto, UFRGS. E-mail: milach@vortex.ufrgs.br

<sup>5</sup> Eng. Agrôn., M.Sc., Prof. Assistente, UFRGS. E-mail: marpac@vortex.ufrgs.br

A reação das plantas ao Al pode ser detectada e medida por meio de diferentes parâmetros em testes no campo, em casa de vegetação ou em laboratório. Para estabelecer diferenças entre genótipos quanto à reação ao Al tóxico, medições do peso seco da parte aérea e das raízes (Foy, 1974), da translocação de P das raízes para a parte aérea (Salinas & Sanchez, 1976), comprimento das raízes (Fleming & Foy, 1968; Kerridge et al., 1971), comprimento relativo da raiz (Lafever et al., 1977; Floss, 1992) e recrescimento de raízes (Camargo & Oliveira, 1981; Dornelles, 1994) mostraram-se eficientes. Kerridge & Kronstad (1968), utilizando diferentes parâmetros, não encontraram diferenças na discriminação para tolerância.

Um método fácil, eficiente e confiável é o teste de plântulas em cultura hidropônica com Al, utilizando soluções nutritivas, em laboratório. Medindo o recrescimento da raiz após o tratamento com Al na solução é possível discriminar fenotipicamente os genótipos como tolerantes ou sensíveis (Camargo & Oliveira, 1981; Dornelles, 1994).

A variabilidade da tolerância ao Al é controlada geneticamente, e os mecanismos da herança são diferentes entre espécies e cultivares. Em vários genótipos de trigo, a herança foi relatada como simples, condicionada por um gene dominante (Kerridge & Kronstad, 1968) e por um gene simples localizado no cromossomo 4DL da cultivar BH 1146 (Riede & Anderson, 1996). Já a tolerância observada em outros genótipos mostrou herança complexa, indicando a presença de vários genes (Camargo & Oliveira, 1981; Nodari et al., 1982; Aniol, 1990; Lagos et al., 1991). Hanson & Kamprath (1979) e Ferreira et al. (1997), trabalhando com soja e arroz, respectivamente, indicaram que o caráter deve ser de natureza quantitativa, controlado por vários genes. As diferenças de tolerância em linhagens de milho obedecem à ação de diferentes alelos em um loco simples (Rhue et al., 1978). Em cevada, a herança deste caráter é simples (Reid et al., 1969), causada por um gene de ação dominante (Minella & Sorrels, 1992). Embora a base genética ainda não esteja determinada em aveia, variabilidade fenotípica observada entre espécies e entre genótipos indica a possibilidade de progresso no melhoramento de aveia para tolerância ao Al tóxico (McLean & Gilbert, 1927; Long et al., 1973; Tanaka et al., 1984; Bilski & Foy, 1987; Foy et al., 1987; Floss et al., 1997).

Este trabalho foi desenvolvido em duas etapas com objetivos de determinar a concentração de Al mais adequada para discriminar os genótipos tolerantes e sensíveis e caracterizar o germoplasma elite de aveia do programa de melhoramento da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, e estudar a herança e o modo de ação gênica que regulam a tolerância ao Al em aveia.

## MATERIAL E MÉTODOS

Genótipos de aveia, desenvolvidos no programa de melhoramento genético de aveia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), foram selecionados para esta investigação com base nas suas características agrônomicas, resistência a moléstias e rendimento de grãos. Os 21 genótipos avaliados e suas respectivas genealogias estão apresentados na Tabela 1.

A identificação da variabilidade fenotípica no germoplasma, quanto à tolerância ao Al em laboratório, foi realizada a partir de três experimentos, em 1994 (experimento 1), 1995 (experimento 2) e 1996 (experimento 3).

A determinação da concentração mais apropriada para separar o germoplasma como tolerante ou sensível e a identificação dos genótipos quanto à reação de sensibilidade ao Al foram feitas no Laboratório de Cultura de Tecidos do Departamento de Plantas de Lavoura da Faculdade de Agronomia da UFRGS. A metodologia utilizada foi a descrita por Camargo & Oliveira (1981) e Dornelles (1994).

Sementes de cada um dos genótipos foram descascadas e desinfestadas em uma solução de hipoclorito de sódio de 20% de produto comercial, por aproximadamente 15 minutos, e lavadas repetidamente com água destilada para retirar o excesso do produto desinfestante. A seguir, foram colocadas em placas de Petri, sobre papel de germinação umedecido, e levadas ao refrigerador a aproximadamente 5°C, onde permaneceram por 10 dias. A seguir, foram transferidas para câmara de crescimento com 25°C a 30°C, por dois dias, para as sementes iniciarem a germinação.

Seis sementes germinadas de cada um dos genótipos, com raiz de aproximadamente 2 mm, foram colocadas em fileira sobre uma tela de plástico adaptada à tampa de um recipiente de 8,3 L de capacidade, contendo solução nutritiva completa, de modo a ficarem em contato permanente com a solução.

Os recipientes com as soluções foram colocados em banho-maria em tanque metálico de 2,00 x 1,00 x 0,40 m, com água a uma temperatura de 25 ± 1°C, aquecida mediante sistema de resistências elétricas e com iluminação artificial permanente. Cada recipiente foi ligado a um siste-

ma de arejamento, para a dotação do oxigênio necessário ao desenvolvimento normal do sistema radicular.

Dois tipos de solução iônica foram utilizados: a) solução nutritiva completa, cuja composição final foi:  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  4 mM;  $\text{MgSO}_4$  2 mM;  $\text{KNO}_3$  4 mM;  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  0,435 mM;  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  0,5 mM;  $\text{MnSO}_4$  2 mM;  $\text{CuSO}_4$  0,3  $\mu\text{M}$ ;  $\text{ZnSO}_4$  0,8  $\mu\text{M}$ ;  $\text{NaCl}$  30  $\mu\text{M}$ ;  $\text{Fe-EDTA}$  10  $\mu\text{M}$ ;  $\text{NaMoSO}_4$  0,10  $\mu\text{M}$ ;  $\text{H}_3\text{BO}_3$  10  $\mu\text{M}$ , e b) solução tratamento, que foi constituída de solução nutritiva diluída dez vezes em água, sem P, para evitar uma possível precipitação do  $\text{Al}^{3+}$ , e o  $\text{Fe}^{3+}$  utilizado foi na forma de  $\text{FeCl}_3$ , em substituição ao  $\text{Fe EDTA}$ . Nesta solução, foi acrescentado o Al para formar os diferentes tratamentos: 5, 10, 15 e 20 g  $\text{kJ}^{-1}$  de  $\text{Al}^{3+}$  (experimento 1); 5, 10, 20 e 30 g  $\text{kJ}^{-1}$  de  $\text{Al}^{3+}$  (experimento 2); e 5, 10 e 20 g  $\text{kJ}^{-1}$  de  $\text{Al}^{3+}$  (experimento 3). A fonte de Al utilizada foi  $\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3 \cdot 18\text{H}_2\text{O}$ . O pH nas duas soluções foi ajustado com HCl e mantido em 4,0 diariamente.

As telas com as sementes germinadas foram colocadas sobre a solução nutritiva (sem Al), onde permaneceram por 48 horas. Após esse período, foram transferidas para os recipientes com a solução tratamento (com Al) por mais

48 horas. Finalmente, retornaram à solução nutritiva, permanecendo por 72 horas. A avaliação para a caracterização da tolerância/sensibilidade foi feita pela medição do comprimento da raiz principal após o recrescimento de cada plântula a partir do ponto de dano causado pela toxicidade do  $\text{Al}^{3+}$ .

Genótipos de aveia selecionados com base nos resultados obtidos na primeira etapa de avaliação foram utilizados para o estudo das bases genéticas do caráter tolerância ao Al. Como tolerantes ao  $\text{Al}^{3+}$ , foram selecionados os genótipos UFRGS 10, UFRGS 17 e UFRGS 93605, e como sensíveis, os genótipos UFRGS 16, UFRGS 911715 e UFRGS 93598-6. Para os testes de herança, foi utilizado o nível de 20 g  $\text{kJ}^{-1}$  de Al na solução tratamento.

As populações segregantes foram obtidas mediante cruzamentos artificiais entre genótipos tolerantes e sensíveis, realizados no campo experimental da Estação Experimental Agrônômica da UFRGS, localizada em Eldorado do Sul, RS.

Os genitores masculinos foram os genótipos tolerantes, e os femininos, os sensíveis. Os cruzamentos foram realizados na forma de delineamento genético fatorial ou

**TABELA 1. Genótipos de aveia utilizados nos experimentos em 1994, 1995 e 1996.**

Genótipo	Genealogia
UFRGS 4	DAL / CDA 292
UFRGS 10	C1217 X // Coronado / BCLA
UFRGS 14	80SA65 // Cor <sup>2</sup> / CTZ <sup>3</sup> / Pendek / ME1563
UFRGS 15	Cor <sup>2</sup> / CTZ <sup>3</sup> / Pendek / ME1563 / C16CRpx / C7512 / SRpx / 74C8014
UFRGS 16	CP16CRpx / C7512 / SRpx / 74C8014
UFRGS 17	Cor <sup>2</sup> / CTZ <sup>3</sup> / Pendek / ME1563 // 76-29 / 76-23 / 75-28 / CI833
UFRGS 90787	UFRGS 884087 / UFRGS 15
UFRGS 881971	Desconhecida
UFRGS 884020	Cocker 81C72 // Cor <sup>2</sup> / CTZ <sup>3</sup> / Pendek / ME 1563
UFRGS 884021	Cocker 81C72 // Cor <sup>2</sup> / CTZ <sup>3</sup> / Pendek / ME 1563
UFRGS 884077	Cor <sup>2</sup> / CTZ <sup>3</sup> / Pendek / ME1563 / C16CRpx / C7512 / SRpx / 74C8014
UFRGS 898065	Cocker 81C72 // Cor <sup>2</sup> / CTZ <sup>3</sup> / Pendek / ME 1563
UFRGS 901707	Cor <sup>2</sup> / CTZ <sup>3</sup> / Pendek / ME1563 // 76-29 / 76-23 / 75-28 / CI833
UFRGS 911715	UFRGS 86A1194-2 / UFRGS 8
UFRGS 911740	UFRGS 884087 / UFRGS 881517
UFRGS 912098	Sel. UFRGS 898065
UFRGS 93506	UFRGS 881920 / UFRGS 15
UFRGS 930584	UFRGS 15 / UFRGS 8
UFRGS 93598-6	UFRGS 15 / UFRGS 881920
UFRGS 93600-4	UFRGS 15 / UFRGS 881920
UFRGS 93605	UFRGS 15 / UFRGS 881920

Desenho II, sendo desenvolvidas nove populações  $F_1$ . As sementes obtidas a partir desses cruzamentos e mais os genótipos parentais foram preparados e avaliados no laboratório, seguindo a metodologia descrita anteriormente, com solução tratamento de 20 g  $\text{kJ}^{-1}$  de  $\text{Al}^{3+}$ . As plântulas  $F_1$ , após a avaliação, foram transplantadas para área telada para obtenção da geração  $F_2$ , que posteriormente foi avaliada da mesma forma.

As populações segregantes obtidas foram: população 1: UFRGS 93605 x UFRGS 16; população 2: UFRGS 10 x UFRGS 16; população 3: UFRGS 17 x UFRGS 16; população 4: UFRGS 93605 x UFRGS 93598-6; população 5: UFRGS 10 x UFRGS 93598-6; população 6: UFRGS 17 x UFRGS 93598-6; população 7: UFRGS 93605 x UFRGS 911715; população 8: UFRGS 10 x UFRGS 911715; população 9: UFRGS 17 x UFRGS 911715.

A análise da variância e a comparação das médias pelo teste de Duncan a 5% foram feitas para estabelecer as diferenças entre genótipos e níveis de Al tóxico. Com a finalidade de obter normalidade na distribuição dos dados, foi realizada a transformação pela raiz quadrada ( $\sqrt{x+1}$ ), contudo, nas tabelas, os valores se apresentam como originalmente obtidos. A comparação das médias dos genitores nos diferentes cruzamentos foi feita pelo teste t (Steel & Torrie, 1980).

A distribuição de frequência, a partir dos dados de recrescimento de comprimento de raiz observados na geração  $F_2$  de cada um dos cruzamentos, foi feita através do agrupamento das observações em 15 classes fenotípicas, com intervalos de 3,0 mm.

Para estimar a ação gênica e o número de genes envolvidos, as frequências observadas foram testadas contra as diferenças esperadas para um gene diferenciando genótipos tolerantes e sensíveis, e verificadas pelo teste de  $\chi^2$  (Steel & Torrie, 1980).

As variâncias genéticas nas populações  $F_1$  e seus respectivos genitores foram estimadas, utilizando o delineamento fatorial ou Desenho II, modelo aleatório de acordo com Comstock & Robinson (1952). Comparativamente ao Dialélico, este desenho caracteriza-se principalmente por admitir para sua análise um maior número de genitores categorizados como masculinos ou femininos, possibilitando obter-se estimativas da capacidade geral de combinação (CGC) e, conseqüentemente, da variância aditiva, de maneira independente. A variância, resultante da dominância, foi calculada diretamente a partir dos quadrados médios observados (Tabela 2).

As variâncias de ambiente (VE), variância fenotípica (VF) e variância genética (VG) foram estimadas para as gerações fixas  $P_1$ ,  $P_2$  e  $F_1$ , e a geração segregante  $F_2$  de cada

um dos cruzamentos realizados, pelo método proposto por Allard (1960):

$$VE = (VP_1 + VP_2 + VF_1)/3$$

$$VF = VF_2$$

$$VG = VF - VE$$

onde,

$VP_1$ ,  $VP_2$ ,  $VF_1$  e  $VF_2$  representam as variâncias das gerações  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$  e  $F_2$ , respectivamente.

A herdabilidade no sentido amplo ( $h^2_a$ ), para o caráter estudado em todos os cruzamentos, foi calculada pelo método descrito por Allard (1960):

$$h^2_a = [VF_2 - (VP_1 + VP_2 + VF_1)/3]/VF_2.$$

A herdabilidade no sentido restrito ( $h^2_r$ ) foi estimada para os genitores tolerantes (t) e sensíveis (s) de maneira independente, segundo o modelo descrito por Comstock & Robinson (1952):

$$h^2_{rt} = 4\sigma^2_t / \sigma^2_p$$

$$h^2_{rs} = 4\sigma^2_s / \sigma^2_p$$

$$\sigma^2_p = \sigma^2_t + \sigma^2_s + \sigma^2_{ts} + \sigma^2_w$$

onde,

$\sigma^2_t$  é a variância dos genitores tolerantes;

$\sigma^2_s$  é a variância dos genitores sensíveis;

$\sigma^2_p$  é a variância fenotípica;

$\sigma^2_w$  é a variância entre os indivíduos.

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

### Caracterização fenotípica de genótipos de aveia quanto à tolerância ao Al tóxico

O germoplasma escolhido apresentou variabilidade fenotípica quanto à tolerância à toxicidade do Al, nos três experimentos realizados.

No experimento 1 ocorreu uma diminuição no recrescimento da raiz principal, em todos os genótipos, com o incremento dos níveis de Al na solução. Entre 5 e 10 g  $\text{kJ}^{-1}$ , houve redução média de 19% no comprimento da raiz; entre 5 e 15 g  $\text{kJ}^{-1}$ , 38%, e entre 5 e 20 g  $\text{kJ}^{-1}$  a diminuição foi de 59% (Tabela 3).

O nível de 20 g  $\text{kJ}^{-1}$  foi o que estabeleceu maior número de classes fenotípicas e melhor discriminou o germoplasma (Tabela 3).

De maneira similar, no experimento 2 foi verificada redução no tamanho das raízes de 23% entre os níveis de 5 e 10 g  $\text{kJ}^{-1}$  de  $\text{Al}^{3+}$ , porcentual que foi maior entre os níveis de 5 e 20 g  $\text{kJ}^{-1}$  (42%) e bem superior entre 5 e 30 g  $\text{kJ}^{-1}$ , com 70% de redução. O melhor ponto de discriminação, pelo grau de sensibilidade do germoplasma estudado, ocorreu novamente na

concentração de 20 g kJ<sup>-1</sup> de Al. Já o emprego de 30 g kJ<sup>-1</sup> de Al diminuiu o recrescimento radicular em todos os genótipos, principalmente naqueles de maior tolerância, mostrando ser um nível inadequado para boa diferenciação da tolerância ao Al tóxico (Tabela 3).

No experimento 3 foi confirmada a reação ao Al dos genótipos testados nos experimentos 1 e 2. Assim, foi observada diminuição no recrescimento de raiz em proporção inversa ao aumento das concentrações em todos os genótipos; entre 5 e 10 g kJ<sup>-1</sup> houve redução de 23% e entre 5 e 20 g kJ<sup>-1</sup> a redução foi de 40% (Tabela 3). Os genótipos revelaram consistentemente a mesma tendência já observada, e a melhor discriminação entre tolerância e sensibilidade ocorreu na concentração de 20 g kJ<sup>-1</sup> de Al (Tabela 3).

Os resultados obtidos nesses experimentos revelaram que a toxicidade do Al, medida pela capacidade de recrescimento radicular, aumentou de maneira proporcional ao incremento das concentrações em todos os genótipos, e a magnitude do efeito foi maior nos níveis superiores, sendo possível distinguir de melhor maneira a reação de tolerância e sensibilidade. Trabalhos com aveia, utilizando outros parâmetros de medição e germoplasma diferentes dos aqui utilizados, mostraram diferenciação fenotípica de sensibilidade e tolerância em diferentes concentrações (McLean & Gilbert, 1927; Floss, 1992). Entretanto, neste estudo, a concentração de 20 g kJ<sup>-1</sup> de Al discriminou melhor os genótipos, sendo identificados como tolerantes UFRGS 93605, UFRGS 10 e UFRGS 17, que tiveram o recrescimento da raiz

igual a média mais o desvio-padrão respectivo, e como sensíveis, os genótipos UFRGS 911740, UFRGS 884020, UFRGS 16, UFRGS 93598-6 e UFRGS 911715, com valores iguais a média menos o desvio-padrão respectivo; aqueles que se encontraram entre esses extremos foram considerados como intermediários.

A metodologia para selecionar genótipos tolerantes em soluções nutritivas e ambientes controlados tem sido utilizada em diferentes espécies com algumas variações. Neste estudo, o método utilizado em trigo (Camargo & Oliveira, 1981; Dornelles, 1994) foi validado em aveia, observando-se a sua adequação na discriminação de genótipos com reação diferencial ao Al.

#### Herança da tolerância à toxicidade do Al

##### Distribuição de frequências

A amplitude da distribuição das observações permitiu estabelecer 15 classes fenotípicas com intervalos de 3 mm. Os valores de recrescimento da raiz, após o tratamento com 20 g kJ<sup>-1</sup> de Al, distribuíram-se de maneira diferenciada entre os genótipos, com amplitude de 4,0 a 36,0 mm para os genótipos parentais tolerantes, e de 1,0 a 15,0 mm para os sensíveis. As médias de recrescimento de raiz entre os genitores tolerantes e sensíveis apresentaram grandes diferenças, sendo os valores superiores encontrados para os genótipos tolerantes. Entre os genótipos parentais, UFRGS 17 mostrou as maiores médias e também a mais ampla variação, o genótipo UFRGS 93605 teve a menor média e foi o mais está-

**TABELA 2.** Componentes da variância para o delineamento genético **Desenho II, modelo aleatório.**

Causas da variação	Graus de liberdade	Componentes da variância	Covariância dos genitores <sup>1</sup>
Repetição (r)	(r - 1)		
Genitor tolerante (t)	(t - 1)	$\sigma^2 + r\sigma_{ts}^2 + r\sigma_t^2$	$\sigma^2 + r\text{Cov}(mi_t) / t$
Genitor sensível (s)	(s - 1)	$\sigma^2 + r\sigma_{ts}^2 + r\sigma_s^2$	$\sigma^2 + r\text{Cov}(mi_s) / s$
t x s	(t - 1)(s - 1)	$\sigma^2 + r\sigma_{ts}^2$	$\sigma^2 + r[\text{Cov}(ii) - \text{Cov}(mi_t) - \text{Cov}(mi_s)] / ts$
Erro	(r - 1)(ts - 1)	$\sigma^2$	$\sigma^2$

<sup>1</sup> Cov(mi): covariância de meios-irmãos para genitores tolerantes e sensíveis; Cov(ii): covariância de irmãos inteiros entre genitores tolerantes x sensíveis.

**TABELA 3. Recrescimento médio de raízes (mm) de genótipos de aveia, após o tratamento com quatro concentrações de alumínio em solução nutritiva, nos três experimentos realizados. Faculdade de Agronomia, UFRGS<sup>1</sup>.**

Genótipo	Concentração de alumínio (g kJ <sup>-1</sup> )				
	5	10	15	20	30
Experimento 1					
UFRGS 10	20,2aAB	18,4abA	14,7bcA	11,3cA	-
UFRGS 17	18,8aABC	14,9bABCDE	14,2bcAB	11,0cAB	-
UFRGS 912098	21,9aA	14,3bABCDEF	12,6bcABC	9,9cABC	-
UFRGS 884077	17,8aABCDE	15,4abABCDE	12,9bAB	9,7cABC	-
UFRGS 15	19,2aAB	16,2bABC	11,6cABC	8,6dABCD	-
UFRGS 898065	20,5aAB	17,0bAB	13,3cAB	8,3dBCDE	-
UFRGS 901707	17,6aABCDE	16,4aABC	11,6bBCD	8,5cBCDE	-
UFRGS 14	15,4aCDEF	11,6abFG	10,4bcBCDE	7,8cCDE	-
UFRGS 4	17,7aABCDE	17,6aAB	13,4bAB	7,1cCDEF	-
UFRGS 90787	14,8aDEF	9,3bGH	8,2bcEF	6,9cDEF	-
UFRGS 881971	13,8aEFG	12,2aDEF	8,6bDEF	5,7cEF	-
UFRGS 884021	17,7aABCDE	15,6aABCD	7,7bF	5,1cFG	-
UFRGS 911740	16,7aBCDE	13,9bCDEF	10,6cBCDE	3,5dG	-
UFRGS 884020	14,8aDEF	11,9bEFG	9,2cDEF	3,4dG	-
UFRGS 16	11,9aG	8,5aH	4,8bcG	3,7bG	-
UFRGS 911715	13,2aFG	7,9bH	3,7cG	1,8dH	-
Médias	17,0±4,7a	13,8±4,3b	10,5±3,7c	7,0±3,3d	-
CV (%) <sup>2</sup>	15,8	17,5	20,3	26,8	-
Experimento 2					
UFRGS 93605	15,2aA	13,8abA	-	12,2bA	4,5cA
UFRGS 93506	16,0aA	12,2bAB	-	10,6bA	6,2cA
UFRGS 930584	14,5aAB	11,7bAB	-	10,1bA	5,0cA
UFRGS 93600-4	13,5aAB	10,4bB	-	5,4cB	2,6dB
UFRGS 93598-6	12,0aB	6,2bC	-	3,2cC	2,7cB
Médias	14,2±4,1a	11,0±3,8b	-	8,3±3,6c	4,2±2,8d
CV (%) <sup>2</sup>	15,4	18,5	-	24,1	34,6
Experimento 3					
UFRGS 17	14,3aAB	13,0aA	-	11,5aA	-
UFRGS 93605	14,2aAB	11,8aAB	-	11,1aA	-
UFRGS 10	15,5aA	13,7abA	-	10,0abA	-
UFRGS 912098	14,1aAB	12,5aA	-	9,5bA	-
UFRGS 93506	13,7aAB	10,1bBC	-	9,3bA	-
UFRGS 911715	13,1aAB	9,0bC	-	6,8bB	-
UFRGS 93600-4	11,6aBC	8,8aC	-	5,2bBC	-
UFRGS 16	9,4aC	6,5bD	-	5,0bC	-
UFRGS 93598-6	13,5aAB	6,1bD	-	4,6bC	-
Médias	13,3±4,1a	10,2±3,1	-	8,1±2,1c	-
CV (%) <sup>2</sup>	17,5	16,4	-	20,5	-

<sup>1</sup> Em cada experimento, médias seguidas de mesma letra, maiúscula na coluna e minúscula na linha, não diferem entre si a 5% de probabilidade, pelo teste de Duncan.

<sup>2</sup> O coeficiente de variação corresponde aos valores transformados.



vel, e UFRGS 10 teve comportamento intermediário. No grupo dos genótipos sensíveis, não houve variação significativa no recrescimento da raiz (Tabela 4).

A distribuição de frequências dos valores de recrescimento de raiz nas progênes  $F_1$ , quando comparada com os respectivos genitores, localizou-se entre as classes determinadas pelos pais tolerantes e sensíveis, sendo mais próximas do pai tolerante em todas as populações. O que está em conformidade com as expectativas mendelianas para um gene e dois alelos, e que permite sugerir que a dominância seja o principal modo de ação gênica, não sendo encontrados em nenhuma situação alelos recessivos determinando a tolerância ao AI tóxico.

Na geração  $F_2$  houve ampla variabilidade fenotípica no recrescimento das raízes após a exposição ao AI. As frequências distribuíram-se nas classes de 1,0 a 44,0 mm, variando entre os diferentes cruzamentos, cuja intensidade média na maioria deles foi muito próxima ou superior à média de recrescimento dos genótipos parentais tolerantes. O comportamento observado nas gerações fixas, conforme comentado, estabeleceu claramente a possibilidade de esperar uma resposta qualitativa para o caráter em estudo. A distribuição de frequências nas nove populações  $F_2$  mostrou uma tendência bimodal demarcada entre as classes de 8 a 14 mm em todos os cruzamentos (Tabela 4).

A hipótese de poucos genes maiores com efeito de dominância serem os responsáveis no controle da tolerância ao AI foi verificada pela forma da variação do recrescimento radicular encontrada em todas as populações  $F_2$ . A variação observada teve características de descontinuidade, e a frequência da distribuição do recrescimento de raízes entre os alelos contrastantes mostrou uma tendência bimodal, o que é um indício de haver um gene responsável na expressão do caráter (Tabela 4). A diminuição de alelos recessivos em relação à tolerância na proporção de  $\frac{1}{4}$  para  $\frac{3}{4}$ , que ocorreu com alta probabilidade (Tabela 5), pode contribuir na confirmação de que a diferença entre a tolerância e a sensibilidade do AI em aveia deva-se realmente a um gene, independentemente da diferença na expressão da tolerância, especialmente entre genótipos caracterizados como tolerantes. Esses resultados indicam que a diferença entre

genótipos tolerantes e sensíveis ao AI tóxico, no germoplasma de aveia da UFRGS, seja controlada por um gene. Entretanto, em virtude do pequeno número de plantas analisadas em cada geração segregante, não é possível descartar a hipótese de o caráter ser governado por dois genes fortemente ligados. Trabalhos que vêm sendo realizados com populações maiores pretendem elucidar esses aspectos. Em aveia, o sistema de controle genético da tolerância ao AI parece ser similar ao encontrado em trigo e cevada (Kerridge & Kronstad, 1968; Camargo & Oliveira, 1981; Lagos et al., 1991; Minella & Sorrels, 1992).

#### Ação gênica

A análise da variância dos genitores e seus híbridos  $F_1$  (Tabela 6) mostrou que apenas a interação tolerantes x sensíveis foi significativa, mas os efeitos tanto dos genótipos tolerantes quanto dos sensíveis não foram significativos. Os quadrados médios dos genitores tolerantes foram bem superiores aos observados nos genitores sensíveis.

De acordo com o modelo aleatório do Desenho II, utilizado para determinar a natureza da variação observada, foram estimados os componentes, a aditividade e dominância, bem como as variâncias genética e ambiental e a herdabilidade no sentido restrito (Tabela 2).

A variação fenotípica encontrada na geração  $F_1$  foi explicada pela alta contribuição da variância genética, estimada independentemente para os pais tolerantes e sensíveis, que resultou mais expressiva que a variância ambiental. A aditividade foi um importante componente alélico, principalmente dos genótipos tolerantes em relação aos sensíveis, porém não foi suficientemente expressiva essa manifestação, fazendo com que a herdabilidade no sentido restrito fosse baixa, o que indica dificuldades para identificar e selecionar indivíduos homocigotos tolerantes nas primeiras gerações segregantes (Tabela 7).

A ação gênica de dominância foi observada nos cruzamentos tolerantes x sensíveis, sendo de maior magnitude que a aditividade, determinada possivelmente pela influência dos genitores tolerantes (Tabela 7). Isto foi confirmado na distribuição de frequências, quando verificou-se maior proporção de

**TABELA 4.** Número de indivíduos, médias e desvios-padrão e distribuições de freqüências para o caráter recrescimento da raiz em quatro gerações (P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>, F<sub>1</sub> e F<sub>2</sub>) e três cruzamentos entre genótipos tolerantes e genótipos sensíveis (UFRGS 16, UFRGS 93598-6 e UFRGS 911715). Faculdade de Agronomia, UFRGS, 1998.

Geração	Recrescimento das raízes (mm) <sup>1</sup>															N	Média	σ	
	2	5	8	11	14	17	20	23	26	29	32	35	38	41	44				
População 1: UFRGS 93605 x UFRGS 16																			
P <sub>1</sub>			2	12	14	12	5	1									46	14,7	3,5
P <sub>2</sub>			13	16	15	1											45	8,1	2,5
F <sub>1</sub>	1	5	1	8	3	1	4		1								24	11,9	6,0
F <sub>2</sub>	3	6	6	5	13	17	15	8	3	1	2						79	15,8	6,7
População 2: UFRGS 10 x UFRGS 16																			
P <sub>1</sub>		1		7	10	6	16	5	2								47	17,4	4,5
P <sub>2</sub>	4	13	13	17	2												49	7,9	3,1
F <sub>1</sub>			1	7	9	3	3		1								24	14,7	4,0
F <sub>2</sub>	3	4	7	4	10	15	8	9	7	6	3	2					78	18,0	8,1
População 3: UFRGS 17 x UFRGS 16																			
P <sub>1</sub>			1	5	3	6	10	5	9	7	1	1					48	21,3	6,4
P <sub>2</sub>	2	11	11	17	2												43	8,4	2,9
F <sub>1</sub>			2	2	7	4	5	3	1								24	16,7	4,5
F <sub>2</sub>	4	4	5	6	3	10	15	12	15	7	3	2	2	1			89	20,0	8,8
População 4: UFRGS 93605 x UFRGS 93598-6																			
P <sub>1</sub>			1	12	16	11	6	2									48	15,0	3,6
P <sub>2</sub>	3	20	10	15	1												49	7,4	2,8
F <sub>1</sub>		3		7	4	2	5	1	2								24	15,0	6,1
F <sub>2</sub>	5	8	7	12	13	12	15	8	4	1							85	14,5	6,9
População 5: UFRGS 10 x UFRGS 93598-6																			
P <sub>1</sub>		1		6	9	8	15	4	4	2							49	18,2	5,0
P <sub>2</sub>	8	21	9	11													49	6,4	2,9
F <sub>1</sub>			1	3	3	4	5	1	3	3	1						24	19,8	6,8
F <sub>2</sub>	3	4	6	5	4	12	16	11	12	3	2	3	2	1			85	19,4	8,7
População 6: UFRGS 17 x UFRGS 93598-6																			
P <sub>1</sub>		1	1	7	6	6	6	7	6	6	1	1					48	19,9	6,8
P <sub>2</sub>	8	19	9	12													48	6,6	2,9
F <sub>1</sub>		4	9	8	2	1											24	9,1	3,1
F <sub>2</sub>	4	5	5	7	14	15	15	11	5	2	3						86	16,6	7,0
População 7: UFRGS 93605 x UFRGS 911715																			
P <sub>1</sub>			1	20	9	13	7	2									52	14,7	3,8
P <sub>2</sub>	5	15	15	19	7												61	8,3	3,6
F <sub>1</sub>			5	8	6	3	1		1								24	12,9	4,1
F <sub>2</sub>	5	10	8	14	15	12	13	8	7	2							94	14,8	7,0
População 8: UFRGS 10 x UFRGS 911715																			
P <sub>1</sub>			1	11	14	10	16	5	2								59	16,6	4,3
P <sub>2</sub>	8	13	7	23	4												55	7,9	3,7
F <sub>1</sub>				1	5	11	5	2									24	20,3	2,4
F <sub>2</sub>	3	3	8	5	4	13	18	10	11	8	4	3	2	1	1		94	20,0	8,9
População 9: UFRGS 17 x UFRGS 911715																			
P <sub>1</sub>			6	8	10	6	7	7	6	6	1	1					58	18,7	7,0
P <sub>2</sub>	6	13	10	21	4												54	8,0	3,5
F <sub>1</sub>			3	11	5	5											24	12,5	3,2
F <sub>2</sub>	6	5	7	4	8	14	11	10	13	3	2						83	17,0	8,0

<sup>1</sup> Foram estabelecidas 15 classes fenotípicas, em relação ao recrescimento das raízes, com intervalos de 3 mm.



**TABELA 5. Teste de ajustamento do qui-quadrado ( $\chi^2$ ) para as proporções observadas e esperadas na geração F<sub>2</sub>, para o caráter tolerância à toxicidade do alumínio, através do recrescimento da raiz principal. Faculdade de Agronomia, UFRGS, 1998.**

População	Número de plantas observadas			Proporção esperada	Valor do $\chi^2$	Probabilidade (P)
	Superior (> 11,0 mm)	Inferior (<11,0 mm)	Total			
UFRGS 93605 x UFRGS 16	59	20	79	3:1	0,004	0,95
UFRGS 10 x UFRGS 16	60	18	78	3:1	0,154	0,70
UFRGS 17 x UFRGS 16	67	22	89	3:1	0,004	0,95
UFRGS 93605 x UFRGS 93598-6 <sup>1</sup>	65	20	85	3:1	0,098	0,70 - 0,80
UFRGS 10 x UFRGS 93598-6	67	18	85	3:1	0,660	0,30 - 0,50
UFRGS 17 x UFRGS 93598-6	65	21	86	3:1	0,155	0,70
UFRGS 93605 x UFRGS 911715 <sup>1</sup>	71	23	94	3:1	0,014	0,90 - 0,95
UFRGS 10 x UFRGS 911715	71	23	94	3:1	0,014	0,90 - 0,80
UFRGS 17 x UFRGS 911715	61	22	83	3:1	0,100	0,75

<sup>1</sup> Limite inferior  $\leq$  8 mm.**TABELA 6. Quadrados médios do recrescimento da raiz (mm), para seis genitores e nove populações F<sub>1</sub>, para o caráter tolerância à toxicidade do alumínio em aveia. Faculdade de Agronomia, UFRGS, 1998.**

Causas de variação	GL	QM
Repetição (r)	3	0,79
Genitor tolerante (t)	2	111,00 <sup>ns</sup>
Genitor sensível (s)	2	2,14 <sup>ns</sup>
t x s	4	52,15*
Erro	24	0,74
Total	35	
CV (%)	5,82	

<sup>ns</sup> e \* Não-significativo e significativo a 5% de probabilidade, respectivamente.

genótipos com média de recrescimento acima da média dos genitores e mais próximos aos genótipos tolerantes.

A variância fenotípica observada foi alta e de intensidade diversa nas diferentes populações. A influência da variância ambiental foi de magnitude intermediária na composição da variância total. Por outro lado, em todos os cruzamentos realizados

foi verificado que a variância genética teve maior importância na formação da variação total observada. Conseqüentemente, a herdabilidade no sentido amplo revelou valores intermediários a elevados, mostrando que houve maior contribuição do fator genético na expressão da característica estudada (Tabela 8).

De acordo com os resultados encontrados nas etapas de identificação e seleção do germoplasma e de sua caracterização genética, verificou-se que a escolha de genótipos com tolerância ao Al em aveia pode ser considerada fácil, e as possibilidades de incorporação da característica em outros genótipos de interesse são viáveis, em virtude da herança simples do caráter. Embora a seleção de indivíduos tolerantes possa ocorrer em gerações segregantes precoces, deverá ser acompanhada de teste de progênie para identificação de linhas homozigotas para o gene que determina tolerância ao Al tóxico. Trabalhos em andamento deverão determinar se o gene presente nos genótipos tolerantes é o mesmo ou são genes diferentes que podem ser recombinados com aumentos nos níveis de tolerância.

A avaliação genética, utilizando separadamente os genótipos tolerantes, sensíveis e intermediários, poderia mostrar efeitos de importância que venham a complementar a informação obtida. O emprego de

**TABELA 7.** Estimativa da variância aditiva ( $\sigma^2_A$ ), de dominância ( $\sigma^2_D$ ), variância genética ( $\sigma^2_G$ ), variância ambiental ( $\sigma^2_E$ ) e herdabilidade no sentido restrito ( $h^2_r$ ), através do Desenho II, em nove cruzamentos da geração F<sub>1</sub>, com seis genitores, para o caráter tolerância à toxicidade do alumínio em aveia. Faculdade de Agronomia, UFRGS, 1998.

Causas de variação	Variâncias				Herdabilidade ( $h^2_r$ )
	( $\sigma^2_A$ )	( $\sigma^2_D$ )	( $\sigma^2_G$ )	( $\sigma^2_E$ )	
Genitor tolerante (t)	110,28	-	570,16	4,29	0,193
Genitor sensível (s)	1,40	-	461,20	4,29	0,003
t x s	-	459,88	-	-	-

**TABELA 8.** Média de recrescimento das raízes (mm) dos genitores (P<sub>1</sub> e P<sub>2</sub>), variância fenotípica (V<sub>f</sub>), variância ambiental (V<sub>e</sub>), variância genotípica (V<sub>g</sub>) e herdabilidade no sentido amplo ( $h^2_a$ ), em nove cruzamentos para o caráter tolerância à toxicidade do alumínio em aveia. Faculdade de Agronomia, UFRGS, 1998.

Cruzamento	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	V <sub>f</sub>	V <sub>e</sub>	V <sub>g</sub>	$h^2_a$
UFRGS 93605 x UFRGS 16	14,7*	8,1	44,4	18,2	26,3	0,60
UFRGS 10 x UFRGS 16	17,4*	7,9	65,5	15,0	50,5	0,77
UFRGS 17 x UFRGS 16	21,3*	8,4	77,0	23,2	53,9	0,70
UFRGS 93605 x UFRGS 93598-6	15,0*	7,4	47,6	19,3	28,2	0,59
UFRGS 10 x UFRGS 93598-6	18,3*	6,4	75,4	26,3	49,1	0,65
UFRGS 17 x UFRGS 93598-6	19,9*	6,6	49,4	21,5	27,9	0,57
UFRGS 93605 x UFRGS 911715	14,7*	8,3	50,1	14,5	35,6	0,71
UFRGS 10 x UFRGS 911715	16,6*	7,9	79,4	12,8	66,6	0,84
UFRGS 17 x UFRGS 911715	18,7*	8,0	63,3	23,8	39,5	0,62

\* Recrescimento significativamente superior (1% ou  $p \leq 0,01$ ) ao outro genitor, pelo teste t.

linhas endogâmicas de recombinação conduzidas até gerações avançadas pelo método do SSD (single seed decedent), proposto por Gale & Gregory (1977), possibilitariam análises genéticas mais informativas sobre a tolerância ao Al.

A similaridade do sistema genético descrito neste trabalho em relação à aveia com o observado quanto ao trigo (Camargo & Oliveira, 1981; Lagos et al., 1991; Dornelles, 1994) permite especular que os genes para tolerância ao Al nesses dois cereais apresentam certo grau de homologia. Se a hipótese for correta, é possível que os marcadores moleculares, associados ao gene para tolerância ao Al, observados em trigo por Riede & Anderson (1996), possam também ser associados ao gene encontrado em aveia.

## CONCLUSÕES

1. O emprego de soluções nutritivas, contendo vários níveis de Al, é uma técnica adequada para selecionar germoplasma tolerante em laboratório.
2. Os genótipos de aveia respondem diferencialmente à toxicidade de Al.
3. A concentração de 20 g kJ<sup>-1</sup> de Al é adequada para separar os genótipos em três grupos: tolerantes, intermediários e sensíveis.
4. O caráter tolerância à toxicidade do Al em aveia é geneticamente herdável, controlado por um par de alelos, com ação gênica de dominância.
5. O caráter tolerância à toxicidade de Al apresenta baixa herdabilidade no sentido restrito e moderada a alta no sentido amplo.

## REFERÊNCIAS

- ALLARD, R.W. **Principles of plant breeding**. 3.ed. New York : J. Willey, 1960. 485p.
- ANIOL, A. Genetics of tolerance to aluminum in wheat (*Triticum aestivum* L.). **Plant and Soil**, Dordrecht, v.123, p.223-227, 1990.
- BILSKI, J.J.; FOY, C.D. Differential tolerances of oat cultivars to aluminum in nutrient solutions and acid soils of Poland. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v.10, n.2, p.129-141, 1987.
- CAMARGO, O.C.E. de; OLIVEIRA, O.F. Tolerância de cultivares de trigo a diferentes níveis de alumínio em solução nutritiva e no solo. **Bragantia**, Campinas, v.40, p.21-23, 1981.
- COMSTOCK, R.E.; ROBINSON, H.F. Estimation of average dominance genes. In: GOWEN, J.W. (Ed.). **Heterosis**. Ames : Iowa State College Press, 1952. p.494-516.
- DORNELLES, C.A.L. **O uso da cultura de tecidos na geração de variabilidade para tolerância à toxicidade do alumínio e sensibilidade ao ácido giberélico em trigo (*Triticum aestivum* L.)**. Porto Alegre : UFRGS, 1994. 102p. Tese de Doutorado.
- FERREIRA, R.de P.; SEDIYAMA, C.S.; CRUZ, C.D.; FREIRE, M.S. Herança da tolerância à toxidez de alumínio em arroz baseada em análises de médias e variâncias. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.32, n.5, p.505-515, maio 1997.
- FLEMING, A.L.; FOY, C.D. Root structure reflects differential aluminum tolerance in wheat varieties. **Agronomy Journal**, Madison, v.60, n.2, p.172-176, 1968.
- FLOSS, E.L. **Avaliação da toxicidade do alumínio em genótipos de aveia**. Piracicaba : ESLAQ, 1992. 269p. Tese de Doutorado.
- FLOSS, E.L.; AUGUSTIN, L.; BAIER, C.A.; DECHEN, A.R. Oat genetic improvement for aluminum tolerance. In: SOUTH AMERICAN OAT CONGRESS, 3., 1997, La Estanzuela. **Annals**. La Estanzuela : Instituto Nacional de Investigacion Agropecuaria/Quaker Oats, 1997. p.123-127.
- FOY, C.D. Effects of aluminum on plant growth: In: CARSON, E.W. **The plant root and its environment**. Charlottesville : University Press of Virginia, 1974. p.601-624.
- FOY, C.D.; FLEMING, A.L. The physiology of plant tolerance to excess available aluminum and manganese in acid soils. In: JUNG, G.A. **Crop tolerance to suboptimal land condition**. Madison : Soil Science Society of American, 1978. p.301-338.
- FOY, C.D.; LEE, E.H.; WILDING, S.B. Differential aluminum tolerance of two barley cultivars related to organic acids in their roots. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v.10, p.1089-1101, 1987.
- GALE, M.D.; GREGORY, R.S. A rapid method for early generation selection of dwarf genotypes in wheat. **Euphytica**, Dordrecht, v.26, p.733-738, 1977.
- HANSON, W.D.; KAMPRATH, E.J. Selection for aluminum tolerance in soybeans based on seedling root growth. **Agronomy Journal**, Madison, v.71, p.581-586, 1979.
- KERRIDGE, P.C.; DAWSON, M.D.; MOORE, D.P. Separation of degrees of aluminum in wheat. **Agronomy Journal**, Madison, v.63, n.4, p.586-591, 1971.
- KERRIDGE, P.C.; KRONSTAD, W.E. Evidence of genetic resistance to aluminum toxicity in wheat (*Triticum aestivum* Vill., Host.). **Agronomy Journal**, Madison, v.60, n.6, p.710-711, 1968.
- KINRAIDE, T.B. Identity of the rhizotoxic aluminum species. **Plant and Soil**, Dordrecht, v.134, p.167-178, 1991.
- LAFEVER, H.H.; CAMPBELL, L.G.; FOY, C.D. Differential response of wheat cultivars to Al. **Agronomy Journal**, Madison, v.69, n.4, p.563-568, 1977.
- LAGOS, M.B.; FERNANDES, M.I.M.; CARVALHO, F.I.F.; CAMARGO, C.E.O.; FEDERIZZI, L.C. Localização do(s) gene(s) de tolerância ao crestamento em trigo cv. BH 1146 (*Triticum aestivum* L.). **Revista Brasileira de Genética**, Brasília, v.14, n.4, p.1011-1020, 1991.
- LONG, F.L.; LANGDALE, G.W.; MYHRE, D.L. Response of aluminum tolerant and aluminum sensitive to lime, P and K on three Atlantic coast flatwinds soils. **Agronomy Journal**, Madison, v.65, n.1, p.30-34, 1973.
- McLEAN, F.T.; GILBERT, B.E. The relative aluminum tolerance of crop plants. **Soil Science**, Baltimore, v.24, p.163-175, 1927.

- MINELLA, E.; SORRELS, M.E. Aluminum tolerance in barley: genetic relationships among genotypes of diverse origin. **Crop Science**, Madison, v.32, p.593-598, 1992.
- NODARI, R.O.; CARVALHO, F.I.F.; FEDERIZZI, L.C. Bases genéticas da herança do caráter tolerância ao crestamento em genótipos de trigo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.17, n.2, p.269-280, fev.1982.
- REID, D.A.; JONES, D.G.; ARMIGER, W.H.; FOY, C.D.; KOCH, E.J.; STARLING, T.M. Differential aluminum response of winter barley varieties and selections in associated greenhouse and field experiments. **Agronomy Journal**, Madison, v.61, p.218-222, 1969.
- RHUE, R.D.; GROGAN, C.O.; STOCKMEYER, E.W.; EVERETT, H.L. Genetic control of aluminum tolerance in corn. **Crop Science**, Madison, v.18, p.1063-1067, 1978.
- RIEDE, C.R.; ANDERSON, J.A. Linkage of RFLP markers to an aluminum tolerance gene in wheat. **Crop Science**, Madison, v.36, n.4, p.905-909, 1996.
- SALINAS, J.C.; SANCHEZ, P.A. Soil-plant relationships affecting varietal and species differences in tolerance to low available soil phosphorus. **Ciência e Cultura**, São Paulo, v.28, n.2, p.156-168, 1976.
- STEEL, R.G.D.; TORRIE, J.L. **Principles and procedures of statistics**. New York : McGraw-Hill, 1980. 418p.
- TANAKA, A.; HITSUDA, K.; TSUCHIHASHI, Y. Tolerance to low pH and low available phosphorus of various field and forage crops. **Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, v.30, n.1, p.39-49, 1984.