ANÁLISE GENÉTICA DA TOLERÂNCIA À TOXIDEZ DE ALUMÍNIO EM ARROZ (*Oryza sativa* L.) DE SEQUEIRO

VANIA MODA - CIRINO

Orientador: Prof. Dr. AKIHIKO ANDO

Tese apresentada à Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", da Universidade de São Paulo, para obtenção do título de Doutor em Agronomia. Área de Concentração: Genética e Melhoramento de Plantas.

PIRACICABA
Estado de São Paulo - Brasil
Dezembro - 1987

M689a

Moda-Cirino, Vania

Análise genética da tolerância à toxidez de alumínio em arroz (Oryza sativa L.) de sequeiro. Piracicaba, 1987.

150p. ilus.

Tese - ESALQ

Bibliografia

1. Arroz de sequeiro - Melhoramento. 2. Arroz de sequeiro - Tolerância ao alumínio. 3. Solo-Acidez. I. Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiróz", Piracicaba.

CDD 633.18

ANÁLISE GENÉTICA DA TOLERÂNCIA À TOXIDEZ DE ALUMÍNIO
EM ARROZ (Oryza sativa L.) DE SEQUEIRO

VANIA MODA-CIRINO

Aprovada em: 29.03.1988

Comissão Julgadora:

Prof. Dr. Akihiko Ando	ESALQ/USP
Engº Agrº Dr. Carlos Roberto Riede	IAPAR/Londrina
Engº Agrº Dr. José F. Ferraz de Toledo	EMBRAPA/CNPSoja
Engº Agrº Dr. Luiz Ernesto Azzini	IAC/Campinas
Prof. Dr. Natal Antonio Vello	ESALQ/USP

Prof. Dr. Akihiko Ando
- Orientador -

A todos que amam a vida
através do trabalho,
DEDICO

AGRADECIMENTOS

- A Deus pela sua presença constante em todos os momentos de minha vida;
- A todos os Professores do Departamento de Genética da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" pelos ensinamentos transmitidos, os quais proporcionaram a minha formação na área de genética e melhoramento de plantas;
- Ao Prof. Dr. Akihiko Ando do Departamento de Genética da ESALQ e do Setor de Radiogenética do CENA, pela orientação e ensinamentos recebidos;
- Ao pesquisador da EMBRAPA- CNPSoja, Dr. José Francisco Ferraz de Toledo pela valiosa colaboração nas análises estatísticas e genéticas dos dados;
- Ao Prof. Dr. Natal Antonio Vello do Departamento de Genética da ESALQ, pelas sugestões oferecidas durante a execução do presente trabalho;
- Ao pesquisador do Instituto Agronômico de Campinas Dr. Luiz Ernesto Azzini, pelas sugestões e facilidades concedidas para utilização da casa de vegetação para realização dos cruzamentos;
- Ao Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento Científico Tecnológico - CNPq pela bolsa de estudo concedida,

sem a qual não seria possível completar minha formação;

- Ao Coordenador da Área de Melhoramento e Genética de Plantas do Instituto Agronômico do Paraná, Dr. Carlos Roberto Riede, pela colaboração oferecida na execução deste trabalho;
- Ao Pesquisador do CENA Dr. Augusto Tulmann Neto, pela amizade e ajuda oferecida durante a coleta dos dados;
- Aos colegas do IAPAR, Luís Osvaldo Colasante, Maria Elisabeth da C. Vasconcelos, Tumoru Sera, Nelson da Silva Fonseca Junior e Marcos Antonio Pavan, pela amizade e colaboração;
- Aos funcionários da ESALQ e CENA, Antonio Capobianco, Benedicta Ines Possignolo Rodrigues, Paulo Cassieri Neto, José Benedito Alvez e Cleusa Pereira Cabral pela solicitude nos trabalhos prestados;
- A todos os meus familiares que de uma maneira indireta contribuíram para a realização do presente trabalho.

ÍNDICE

	<u>página</u>
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	5
2.1. Efeito do alumínio no crescimento das plantas	7
2.1.1. Efeitos benéficos	7
2.1.2. Efeitos prejudiciais	8
2.2. Variabilidade genética para tolerância à to- xidez de alumínio em arroz	13
2.3. Mecanismos de tolerância das plantas à toxi- dez de Al	19
2.4. Controle genético da tolerância ao Al	24
3. MATERIAL E MÉTODOS	32
3.1. Material	32
3.1.1. Obtenção das gerações segregantes	33
3.2. Avaliação da reação das plantas à toxidez de Al	37
3.3. Análises estatísticas e genéticas	40
3.3.1. Distribuição de frequência	40
3.3.2. Estimativas de médias e variâncias ...	41
3.3.3. Estimativas dos efeitos genéticos	41
3.3.3.1. Componentes de média	42
3.3.3.2. Componentes da variância	46
3.3.4. Estimativas das relações entre os parâ- metros genéticos	55

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	60
4.1. Determinação do modo de herança	60
4.2. Estimativas de parâmetros genéticos	76
4.3. Contrôlo genético do caráter	84
4.4. Relação entre os parâmetros genéticos estima- dos	88
4.4.1. Estimativas dos coeficientes de herda- bilidade	88
4.4.2. Estimativas da heterose e depressão endogâmica	90
4.4.3. Estimativas do grau médio de dominân- cia (g_{md})	92
4.4.4. Estimativas do potencial genético dos cruzamentos efetuados	93
5. CONCLUSÕES	108
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	110
APÊNDICE	130

LISTA DE TABELAS

Tabela	<u>página</u>
1. Reação das variedades utilizadas como progenitores à toxidez de Al	33
2. Híbridações efetuadas entre variedades de arroz com diferentes reações à toxidez de Al ...	36
3. Componentes das médias das gerações P_1 , P_2 , F_2 e F_3 , admitindo-se um modelo genético, envolvendo efeitos aditivos e de dominância (MATHER & JINKS, 1982)	43
4. Componentes das médias das gerações P_1 , P_2 , F_2 e F_3 , admitindo-se um modelo genético, envolvendo efeitos aditivos, de dominância e interação dos efeitos aditivo x aditivo	45
5. Componentes das variâncias das gerações P_1 , P_2 , F_2 e F_3 , admitindo-se um modelo envolvendo efeitos aditivos, de dominância e de ambiente .	47
6. Componentes das variâncias das gerações P_1 , P_2 , F_2 e F_3 , admitindo-se um modelo envolvendo efeitos aditivos de dominância e interação não alélica aditivo x aditivo e efeitos de ambiente	51

Tabela

página

7. Componentes das variâncias das gerações P_1 , P_2 , F_2 e F_3 , admitindo-se um modelo envolvendo efeitos aditivos, de dominância, ligações gênicas e de ambiente	52
8. Componentes das variâncias das gerações P_1 , P_2 , F_2 e F_3 , admitindo-se um modelo envolvendo efeitos aditivos epistáticos e ligações gênicas	54
9. Estimativas dos componentes genéticos das médias, para o comprimento de raiz, de plântulas das gerações P_1 , P_2 , F_2 e F_3 crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al, admitindo-se um modelo envolvendo efeitos aditivos de dominância e interações não alélicas do tipo aditivo x aditivo, para todos os cruzamentos e efetuados	80
10. Estimativas dos componentes da variância fenotípica para o comprimento de raiz de plântulas das gerações P_1 , P_2 , F_2 e F_3 , crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al, admitindo-se um modelo envolvendo efeitos aditivos, interações não alélicas e ligações gênicas, para todos os cruzamentos efetuados	83

Tabela

página

11. Estimativas dos coeficientes de herdabilidade no sentido amplo (h_a^2), do grau médio de dominância ($g\hat{m}d$), da porcentagem de heterose ($\%h$) e depressão endogâmica ($\%de$) para o comprimento de raiz, de plântulas de arroz crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al para todos os cruzamentos efetuados 89
12. Proporções esperadas de linhagens e híbridos simples de segundo ciclo, com tolerância ao Al acima ou abaixo dos padrões, para os cruzamentos entre as variedades: Quatro Meses (P_2) x Pérola (P_1) e Bico Ganga (P_2) x IAC-47 (P_1) 96
13. Proporções esperadas de linhagens e híbridos simples de segundo ciclo, com tolerância ao Al acima ou abaixo dos padrões, para os cruzamentos entre as variedades: Bico Ganga (P_2) x IAC-1131 (P_1) e Bico Preto (P_2) x IAC-1131 (P_1) 97
14. Proporções esperadas de linhagens e híbridos simples de segundo ciclo, com tolerância ao Al acima ou abaixo dos padrões, para os cruzamentos entre as variedades: Bico Preto (P_2) x IAC-5544 (P_1) e Bico Preto (P_2) x Matão (P_1). 98

Tabela

página

15. Proporções esperadas de linhagens e híbridos simples de segundo ciclo, com tolerância ao Al acima ou abaixo dos padrões, para os cruzamentos Bico Ganga (P_1) x Dourado Precoco (P_2) e Bico Preto (P_2) x Dourado Precoco (P_1)	99
16. Proporções esperadas de linhagens e híbridos simples de segundo ciclo, com tolerância ao Al acima ou abaixo dos padrões, para os cruzamentos entre as variedades: Fernandes (P_1) x IAC-5544 (P_2) e Fernandes (P_1) x IAC-5100 (P_2)	100
17. Proporções esperadas de linhagens e híbridos simples de segundo ciclo, com tolerância ao Al acima ou abaixo dos padrões, para os cruzamentos entre as variedades Pérola (P_1) x Matão (P_2) e Pérola (P_1) x Pratão (P_2)	101
18. Proporções esperadas de linhagens e híbridos simples de segundo ciclo, com tolerância ao Al acima ou abaixo dos padrões para os cruzamentos entre as variedades: Pérola (P_1) x Dourado Precoco (P_2) e Quatro Meses (P_2) x Bico Preto (P_1)	102

Tabela

página

19. Proporções de linhagens e híbridos simples de segundo ciclo, com tolerância ao Al, acima ou abaixo dos padrões, para os cruzamentos entre as variedades: Bico Preto (P_1) x Catalão (P_2) e IAC-1131 (P_2) x Pérola (P_1) 103
20. Proporções esperadas de linhagens e híbridos simples de segundo ciclo, com tolerância ao Al acima ou abaixo dos padrões, para o cruzamento entre as variedades Pérola (P_2) x IAC-1246 (P_1) 104

LISTA DE FIGURAS

<u>FIGURA</u>	<u>página</u>
1. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, das gerações (P_1 , P_2 , F_2 e F_3) dos cruzamentos: A - Quatro Meses x Pérola e B - Bico Ganga x IAC-47, quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al	63
2. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, das gerações (P_1 , P_2 , F_2 e F_3) dos cruzamentos: A - Bico Ganga x IAC 1131 e B - IAC 1131 x Bico Ganga, quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al	64
3. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimentos de raiz, das gerações (P_1 , P_2 , F_2 e F_3) dos cruzamentos: A - Bico Preto x IAC 1131 e B - Bico Preto x IAC 5544, quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al	65

FIGURA

página

4. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, das gerações (P_1 , P_2 , F_2 e F_3) dos cruzamentos: A - Bico Preto x Matão e B - Bico Preto x Dourado Precoces, quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al 66

5. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, das gerações (P_1 , P_2 , F_2 e F_3) dos cruzamentos: A - Bico Preto x Dourado Precoces e B - Fernandes x IAC 5544, quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al 67

6. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, das gerações (P_1 , P_2 , F_2 e F_3) dos cruzamentos: A - Pérola x Matão e B - Matão x Pérola, quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al 68

FIGURApágina

7. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, das gerações (P_1 , P_2 , F_2 e F_3) dos cruzamentos: A - Pérola x Pratão e B - Pratão x Pérola, quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al 69
8. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, das gerações (P_1 , P_2 , F_2 e F_3) dos cruzamentos: A - Fernandes x IAC 5100 e B - Pérola x Dourado Precoce, quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al 70
9. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, das gerações (P_1 , P_2 , F_2 e F_3) dos cruzamentos: A - Quatro Meses x Bico Preto e B - Bico Preto x Catalão, quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al 71

FIGURA

página

10. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, das gerações (P_1 , P_2 , F_2 e F_3) dos cruzamentos: A - IAC 1131 x Pérola e B - Pérola x IAC 1246, quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al 72

ANÁLISE GENÉTICA DA TOLERÂNCIA À TOXIDEZ DE
ALUMÍNIO EM ARROZ (Oryza sativa L.) DE SEQUEIRO

Autora: VANIA MODA-CIRINO

Orientador: Prof. Dr. AKIHIKO ANDO

RESUMO

Quatorze variedades brasileiras de arroz de sequeiro com diferentes reações à toxidez de Al foram utilizadas neste estudo de herança. Os progenitores e as gerações segregantes F_2 e F_3 , provenientes dos vinte cruzamentos efetuados entre essas variedades, incluindo alguns cruzamentos recíprocos, foram avaliados em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al. Após vinte e um dias de crescimento em solução nutritiva as plântulas foram coletadas e efetuou-se a mensuração do comprimento máximo de raiz, que foi a característica utilizada para avaliar a tolerância ao Al no presente estudo.

Os resultados obtidos não revelaram a presença de efeitos citoplasmáticos na herança do caráter, quando as populações F_2 provenientes dos cruzamentos Bico Ganga x IAC-1131, Pérola x Matão e Pérola x Pratão e seus respectivos recíprocos foram estudadas.

A segregação observada nas populações F_2 provenientes de cruzamentos entre variedades com diferentes reações ao Al, foi contínua e típica de caráter quantitativo, evidenciando que um número relativamente elevado de genes devem estar envolvidos no controle do caráter. A ocorrência de elevado grau de transgressividade nas gerações F_2 em relação aos progenitores também reforçou as evidências de um controle poligênico. Observou-se também uma predominância de genes dominantes para tolerância em relação à suscetibilidade.

As estimativas dos componentes de média e de variâncias revelaram a presença de efeitos genéticos aditivos, de dominância, ligações gênicas e interações não alélicas do tipo aditivo x aditivo, havendo predominância dos efeitos aditivos sobre os demais.

As estimativas dos coeficientes de herdabilidade no sentido amplo foram altas, indicando que a maior parte da variabilidade observada nas populações F_2 foram de origem genética e que a seleção de plantas tolerantes em gerações iniciais de autofecundação (F_2 e F_3) deve ser eficiente.

Devido aos altos valores do coeficiente de herdabilidade estimados, a incorporação da tolerância em linhagens ou variedades agronomicamente promissoras será possível e a seleção de plantas tolerantes pode ser efetuada atra

vês dos métodos de melhoramento convencionais como o genealógico ou seleção recorrente.

GENETIC ANALYSIS OF TOLERANCE TO AL-TOXICITY IN
UPLAND RICE (Oryza sativa L.)

Author: VANIA MODA-CIRINO

Adviser: Prof. Dr. AKIHIKO ANDO

SUMMARY

Fourteen brazilian varieties of upland rice with different reactions to Al-toxicity were used in the present study. The parental varieties and segregating F_2 and F_3 generations, derived from 20 crosses among them, including some reciprocal ones, were evaluated in nutrient solution containing 45 ppm of Al. After 21 days of growing in the solution, the maximum root length of each seedling was measured and used as an indicator of Al-tolerance.

The results obtained did not reveal the presence of cytoplasmatic effects in the inheritance of the character, when the F_2 populations derived from the crosses Bico Ganga x IAC-1131, Pérola x Matão, and Pérola x Pratão, and their reciprocal ones, were studied.

The segregation observed in the F_2 populations, originated from the crosses among the varieties with

different reactions to Al, was continuous and typical of quantitative character, which give evidence that relatively high number of genes are involved in the control of the character. The occurrence of high degree of transgressive segregation in the F_2 generations in relation to the parental varieties also reinforces the evidence of polygenic control of the character. Predominance of dominant genes for the tolerance in relation to the susceptibility was also observed.

The estimates of the means and variances components revealed the presence of additive effect, dominance, genetic linkage and non-allelic interaction of the additive x additive type, having predominance of additive effect over the others. The estimates of broad sense heritability coefficient were high, indicating that the most part of the observed variability in the F_2 populations was of genetical origin and that the selection of tolerant plants to Al-toxicity in initial generations of selfing (F_2 and F_3) should be efficient.

The high estimated values of heritability coefficient indicates that incorporation of the Al-tolerance in advanced breeding lines or varieties is possible and that selection of tolerant plants to Al-toxicity can be accomplished through the conventional methods of plant breeding such as pedigree and recurrent selection method.

1. INTRODUÇÃO

O arroz constitui alimento básico da população brasileira. A produção nacional em 1986 foi estimada em dez milhões de toneladas, obtidas aproximadamente em cinco milhões de hectares. Sua produtividade é muito baixa, sendo em torno de 1.800 kg/ha, muito inferior às obtidas em outros países (FAO, 1986). Em consequência disso, toda a produção é consumida e frequentemente há necessidade de importações para suprir a demanda interna e manter estoques reguladores.

O sistema de cultivo predominante no país é o de sequeiro, que corresponde a 85% da área cultivada (IBGE, 1980). Este sistema se caracteriza por apresentar rendimentos baixos, quando comparados à cultura irrigada.

Esta baixa produtividade e instabilidade de produção é ocasionada pela falta de variedades melhoradas, como por exemplo aquelas tolerantes a fatores ambientais adversos, como deficiência hídrica, toxidez de alumínio (Al) e deficiência de zinco, e tolerantes a fatores biológicos como doenças, pragas e plantas invasoras.

O deslocamento da área de cultivo de arroz de sequeiro é nítido, com a ocupação das áreas mais férteis por culturas de exportação. E ainda, por ser considerado a melhor opção na abertura de novas áreas, precedendo às pastagens e demais culturas, o arroz de sequeiro é cultivado em solo de baixa fertilidade natural e com alta porcentagem de saturação de Al.

A ocorrência da presença de Al tóxico é generalizada em solos ácidos no Brasil e representa um importante fator que restringe a produção de arroz de sequeiro.

O excesso de Al inibe o crescimento das raízes e, em condições de déficit hídrico, as plantas sensíveis ao Al mostram efeitos marcantes de estresse em relação às tolerantes, devido ao sistema radicular superficial e pouco desenvolvido (IRRI, 1980).

A utilização de corretivos para neutralizar o Al é uma prática normalmente adotada, mas devido ao seu sis-

tema de incorporação superficial, o Al permanece solúvel no subsolo, restringindo o sistema radicular à camada arável. Dessa forma as plantas não podem absorver a água disponível em maior profundidade, tornando-se mais sensíveis à seca.

Por outro lado, a existência de uma considerável variabilidade genética, presente em um grande número de variedades, para a reação à toxidez de Al, possibilita a obtenção de variedades com características agronômicas desejáveis e mais adaptadas a essas condições de estresse, o que contribuirá de maneira eficaz para o aumento da produtividade e estabilidade de produção do arroz de sequeiro.

O conhecimento da base genética, da natureza e dos mecanismos de tolerância das plantas à toxidez de Al, é de importância fundamental na escolha dos métodos de melhoramento mais adequados para obtenção de variedades superiores.

As informações sobre o controle genético da tolerância à toxidez de Al, em arroz de sequeiro, são escassas, não se conhecendo sua herança em maiores detalhes. Este conhecimento, implica na determinação do tipo de ação gênica predominante, na magnitude da variância genética presente e nas interações e ligações gênicas que ocorrem.

Essas informações são necessárias para a condução de programas de melhoramento mais efetivos.

Diante desta falta de informações, o presente trabalho terá os seguintes objetivos:

- a. estimar os parâmetros genéticos que são úteis para orientar futuros programas de melhoramento;
- b. determinar o tipo de ação gênica, responsável pela tolerância à toxidez de Al;
- c. avaliar o potencial genético de cada cruzamento efetuado;
- d. determinar o modo de herança do caráter tolerância à toxidez de Al.

2. REVISÃO DE LITERATURA

A toxidez de Al é um dos principais fatores que limitam o crescimento das plantas nos solos ácidos. O problema se agrava em subsolos ácidos onde a aplicação de corretivos para insolubilizar o Al; é limitada por fatores de ordem técnica e econômica. Subsolos ácidos com níveis tóxicos de Al reduzem a penetração das raízes, aumentando a sensibilidade das plantas à seca.

A solubilidade do Al nos solos e a severidade da toxidez para as plantas variam com o pH do solo, tipo de mineral argila predominante, conteúdo de matéria orgânica, concentração de sais e particularmente com a espécie ou variedade cultivada (FOY, 1983).

O pH é o fator mais importante para o controle do Al solúvel e trocável dos solos. Geralmente a toxidez não ocorre em solos com pH acima de 5,5, mas é comum a pH abaixo desse valor, e particularmente severa abaixo de 5,0, onde a solubilidade do Al aumenta consideravelmente (Mc-CAR & KAMPRATH, 1965). FOY (1974), relata que quando o pH dos subsolos está dentro de uma faixa de 5,2 a 5,5, o desenvolvimento das raízes no subsolo ocorre normalmente e a produtividade não é reduzida, sendo que as plantas suportam períodos de 10 a 14 dias de déficit hídrico sem mostrarem sintomas.

A presença de Al no solo causa diminuição na disponibilidade de nutrientes essenciais ao desenvolvimento das plantas, como cálcio, fósforo, potássio, magnésio e possivelmente outros. Os íons de Al combinam-se com os dos nutrientes causando sua precipitação, ou uma diminuição na sua solubilidade. Esse efeito é tão marcante que freqüentemente os sintomas de deficiência nutricional são realmente síndrome de toxidez de Al (FOY, 1984).

2.1. Efeitos do alumínio no crescimento das plantas

2.1.1. Efeitos benéficos

Embora o Al seja considerado um elemento tóxico às plantas, baixas concentrações podem em alguns casos estimular o crescimento das plantas ou produzir outros efeitos desejáveis.

Entre as plantas que tem mostrado respostas positivas ao Al incluem-se citros (LIBIEG **et alii**, 1942), milho (BERTRAND & WOLF, 1968 e CLARK, 1977), sorgo (GOODLAND, 1971), leguminosas forrageiras tropicais (ANDREW **et alii**, 1973), eucalipto (MULLETTE, 1975), trigo (FOY & FLEMING, 1978) e chá (*Thea sinensis*) (MATSUMOTO **et alii**, 1979).

Em experimentos realizados com arroz, KONZAK **et alii** (1976) observaram que muitas variedades tiveram crescimento radicular estimulado quando crescidas em solução nutritiva contendo 1,25 mM de Al. Efeitos tóxicos ocorreram em concentrações acima de 2,5 mM de Al. Resultados semelhantes foram encontrados por HOWELER & CADAVID (1976), onde o crescimento máximo das raízes ocorreu em solução contendo 3 ppm de Al. Outros pesquisadores também observaram o efeito benéfico da baixa concentração de Al no desenvolvimento do arroz (FAGÉRIA & ZIMMERMANN, 1979; MODA-CIRINO, 1984). Os

efeitos benéficos observados foram maiores nas variedades tolerantes do que nas sensíveis (HOWELER & CADAVID, 1976).

Os mecanismos pelos quais pequenas quantidades de Al são benéficas para as plantas são muito questionados e devem variar com a constituição genética das plantas e com o meio de crescimento.

Certas suposições foram formuladas por alguns pesquisadores. EDWARDS *et alii* (1976) relatam que pequenas concentrações de Al alteram a distribuição de reguladores de crescimento nas raízes. Outros pesquisadores relatam que o Al atua como um fungicida, favorecendo o desenvolvimento das raízes (KO & HORA; 1972; MUCHOVEJ *et alii*, 1980). FOY (1983) relata que o efeito benéfico é devido a solubilidade e disponibilidade de ferro no meio de crescimento, através da hidrólise do Al e redução do pH.

2.1.2. Efeitos prejudiciais

O mecanismo pelo qual o Al afeta o desenvolvimento das plantas ainda é pouco conhecido e somente um pequeno número de espécies economicamente valiosas foram estudadas sobre esses efeitos.

Em arroz, os efeitos deletérios da toxidez de

Al foram observados por diversos pesquisadores, em experimentos conduzidos em campo, em solos com altos níveis de saturação de Al, em experimentos conduzidos em casa de vegetação em vasos contendo solos ácidos e em solução nutritiva, contendo diferentes concentrações de Al (HOWELER & CADAVID, 1976; KONZACK et alii, 1976; MARTINEZ, 1976; FAGÉRIA & ZIMMERMANN, 1979; CUTRIM, 1979; SILVA, 1982; MODA-CIRINO, 1984; CAMARGO, 1984; AZZINI, et alii, 1987a).

Em variedades sensíveis de arroz, os sintomas da toxidez de Al manifestam-se inicialmente nas raízes. As raízes afetadas pelo Al tornam-se curtas, grossas com inúmeras ramificações. O sistema radicular como um todo tem seu crescimento paralizado e é ineficiente na absorção de água e nutrientes.

Os sintomas na parte aérea não são facilmente identificados, sendo que em algumas plantas assemelham-se à deficiência de fósforo, cálcio, magnésio ou ferro (IRRI, 1974; MARTINEZ, 1976; SARKARUNG, 1984).

De acordo com DE DATA (1981), o efeito da toxidez de Al em arroz pode ser identificado como uma redução no crescimento e desenvolvimento das raízes, afetando a absorção de água e nutrientes, resultando em um retardamento do crescimento.

Vários mecanismos foram sugeridos para explicar os efeitos deletérios do Al no crescimento das plantas. Alguns pesquisadores tem relatado que o Al causa severas anormalidades citológicas na divisão celular das raízes, paralisando seu crescimento (RIOS & PEARSON, 1964; HUCK, 1972).

MARTINEZ (1976) estudou o efeito do Al no processo mitótico de células meristemáticas de raízes de arroz. Amostras foram tomadas das extremidades das raízes de plântulas crescidas em solução nutritiva com e sem Al. Os resultados indicam que menor atividade mitótica ocorreu no meristema de raízes de variedades suscetíveis como a CICA 4 e IR 665-23-3-1 do que em variedades tolerantes como Monolaya e Bluebonnet 50. O número de células encontradas em cada fase do processo mitótico foi contado e observou-se que o Al afeta cada uma das fases do processo mitótico e não uma fase em particular.

Provavelmente esta redução na atividade mitótica seja resultado da interferência do Al na duplicação do DNA. MATSUMOTO *et alii* (1976) verificaram que o Al combina-se com o fósforo do ácido nucleico e com os lipídios da membrana celular, inibindo a divisão celular e interferindo na replicação dos ácidos nucleicos.

A associação do Al com ácidos nucleicos tem sido bem evidenciada nos trabalhos de SAMPSON *et alii* (1965),

CLARKSON (1969) e NAIDOO *et alii* (1978).

Muitos pesquisadores tem demonstrado que a toxidez de Al afeta a absorção, translocação e utilização de vários nutrientes, principalmente Ca, P, K e Mg (FOY, 1974; EDWARDS *et alii* 1976; FOY *et alii*, 1978; CLARK *et alii*, 1981; FURLANI & CLARK, 1981).

Esse efeito inibidor na absorção, provavelmente é consequência da competição do Al com outros íons por sítios de absorção, uma vez que este elemento se une fortemente às cargas negativas do sistema radicular (KLIMASHEVESKII & DEDOV, 1975). Esta inibição também pode ser decorrente de ligação do Al com proteínas ou lipídios da membrana celular, ocasionando modificações na sua estrutura e função, provocando um decréscimo na permeabilidade para sais e água (HECHT-
BUCHHOLZ & FOY, 1981).

A interferência do Al na utilização da água pelas plantas foi verificada por HORTON & EDWARDS (1976) onde observaram que a medida que aumentava a concentração de Al na solução nutritiva, ocorria um aumento na resistência para difusão da água pelas plantas. KAUFFMAN & GARDNER (1978) concluíram que o potencial da água de plantas injuriadas pelo Al aumentou com a redução do crescimento das raízes.

A toxidez de Al continua sendo associada com

nutrição de P pelas plantas. Vários trabalhos tem demonstrado a precipitação do Al nas superfícies das raízes, na parede celular e nos espaços intercelulares ou no interior das células, provavelmente nas mitocôndrias interferindo na fosforilação do açúcar e respiração (Mc CORMICK & BORDEN, 1972; NAIDOO *et alii*, 1978; MALAVOLTA *et alii*, 1982; CUMMING *et alii*, 1986; WILLEN & LOENEN, 1987).

O Al também interfere em alguns processos bioquímicos das plantas. TRAPP (1980) conclui que o Al atua como um inibidor do Mg na fosforilação de açúcares. A formação da glicose -6- fosfato através da ação da hexoquinase sobre o ATP, requer que o ATP se combine com o Mg, mas a afinidade do Al pelo ATP é quarenta vezes maior que a do Mg. Através da formação do complexo altamente estável Al-ATP, não há transferência do grupo fosfórico para a glicose através da hexoquinase, o que acarretará uma redução na síntese de amido.

Redução na síntese de amido, proteínas e na translocação de açúcares tem sido observada em plantas de arroz injuriadas pelo Al (OTA, 1968).

Interferência do Al sobre as enzimas responsáveis pela assimilação do nitrogênio também foi observada (PIMENTA, 1986).

Em síntese, o efeito tóxico do Al para as plantas se resume em alterações em uma complexidade de fatores, ocasionando uma redução ou paralização do crescimento.

2.2. Variabilidade genética para tolerância à toxidez de alumínio em arroz

A toxidez de Al representa um fator limitante da produtividade do arroz de sequeiro em solos ácidos. Na busca de variedades tolerantes, muitos experimentos foram conduzidos para determinar a variabilidade genética existente dentro da espécie.

HOWLER & CADAVID (1976) avaliaram o comportamento de 850 genótipos em solução nutritiva, contendo diferentes concentrações de Al, e em condições de campo, em solos ácidos, com aplicação de níveis crescentes de calcário, para obtenção de vários graus de saturação de Al. Seus resultados mostraram que as variedades diferem acentuadamente em suas reações a altos níveis de Al, tanto em solos ácidos como em solução nutritiva. Os resultados dos experimentos de campo revelaram que muitas variedades semi-anãs desenvolvidas para condições irrigadas foram mais sensíveis que as variedades de porte alto, cultivadas tradicionalmente em condições de sequeiro. As variedades de porte alto exigiram pequenas aplicações de calcário, enquanto as semi-anãs exigi-

ram grandes quantidades. Os mesmos autores detectaram boa correlação entre o comprimento relativo das raízes das plantas cultivadas em 30 e 3 ppm de Al, e o rendimento de grão, obtidos a níveis baixos de calcário no campo.

Spain **et alii** (1975), citados por SPAIN (1976), compararam o comportamento à toxidez de Al de duas variedades de porte alto, Monolaya e Bluebonet 50, com duas variedades semi-anãs derivadas do "International Rice Research Institute" (IRRI), CICA 4 e IR 8. As variedades de porte alto não mostraram reposta à calagem, mas as variedades CICA 4 e IR 8 não produziram grãos na ausência dela, e responderam acentuadamente a aplicação de calcário no solo. Foi clara a correlação entre altura de plantas e tolerância a solos ácidos. Outros pesquisadores também evidenciaram a correlação positiva existente entre altura das plantas e tolerância a níveis tóxicos de Al (SILVA, 1982).

KONZAK **et alii** (1976) avaliaram o comportamento de 110 variedades em solução nutritiva, contendo um tratamento sem Al e outro com $3,7 \mu\text{M}$ de Al. As variedades Braxos, CI 7179 e 9593/NV66 comportaram-se como mais tolerantes quando comparadas com CICA 4, IR 8 e CA/10.

Respostas diferenciais à toxidez de Al também foram obtidas por FAGÉRIA (1982), avaliando o comportamento de quatro variedades de arroz irrigado (EEA 304, Suvalé 1,

IRGA 408 e CICA 4) em solução nutritiva contendo 0, 10, 20, 40 e 60 ppm de Al. A variedade EEA 304 foi a mais tolerante e CICA 4 a mais suscetível.

MODA-CIRINO (1984), avaliando o comportamento de 91 variedades de arroz de sequeiro em solução nutritiva contendo 0, 15, 30, 45 e 60 ppm de Al, observou acentuada variabilidade genética entre os 91 genótipos avaliados, para suas respostas a níveis crescentes de Al. As variedades IAC 1246, IPSL 2070, Guaíra e Paraíba destacaram-se como as mais tolerantes e AUS 75, AUS 8, AUS 61, PATNAI 6 e Catalão como as mais sensíveis. Todas as variedades melhoradas desenvolvidas pelo Instituto Agronômico de Campinas (IAC) como IAC 1131, IAC 25, IAC 5544, IAC 5032, IAC 120 e IAC 47 apresentaram boa tolerância ao Al. Esses resultados concordam com os obtidos por FAHL *et alii*, 1982.

Diferenças intravarietais na resposta ao Al em solução nutritiva foram observadas em diversos experimentos realizados por CAMARGO *et alii* (1983), CAMARGO *et alii* (1984) e CAMARGO (1984). De uma maneira geral, as variedades IAC 435, IAC 120, Pérola, Bluebonnet, IAC 164, IAC 25, IAC 165 e IAC 47 mostraram tolerância ao Al.

Toxidez de Al e de Mn podem ocorrer simultaneamente em solos ácidos. NELSON (1983) avaliou o comportamento de 20 variedades de arroz de sequeiro para tolerância

a 0,5 e 80 $\mu\text{g}/\text{cm}^3$ de Mn e a 3 e 30 $\mu\text{g}/\text{cm}^3$ de Al em solução nutritiva. Diferenças acentuadas entre as variedades para tolerância ao Al e Mn foram detectadas. A correlação estimada entre tolerância ao excesso de Al e Mn, utilizando comprimento relativo de raízes para Al e peso relativo da parte aérea para Mn, não foi significativa. Os resultados desses estudos indicam claramente que tolerância ao Al não é necessariamente correlacionada com tolerância a toxidez de Mn.

CAMARGO & CAMARGO (1985) realizaram um estudo comparativo de tolerância à toxidez de Fe e Al em 11 variedades, baseando-se no peso seco das plantas e comprimento da raiz primária. A variedade IAC 164 foi a mais tolerante aos tratamentos contendo Fe e Al combinados na solução nutritiva.

Diferenças na tolerância ao Al foram expressas em calos originários de grãos da variedade Taichung 65, cultivados no meio de Murashige e Skoog suplementado com citrato de Al (OKAWARA *et alii*, 1986). Os calos que apresentaram crescimento superior nesse meio foram selecionados e as plantas regeneradas foram autofecundadas. Os seus descendentes foram avaliados em solução nutritiva onde mostraram alta tolerância ao Al, mensurada através do crescimento de raiz.

Mutantes tolerantes à toxidez de Al foram obtidos através do tratamento de óvulos fertilizados com N-me-

til-N-nitroso-uréia (INU). A geração M_2 mostrou um aumento na taxa de variação para tolerância ao Al, mensurada através do crescimento radicular a 30 ppm de Al. Esta variabilidade induzida foi transmitida para a geração M_3 , onde algumas plantas não mostraram inibição do crescimento radicular a 30 ppm (CHANDRY et alii, 1986).

MARTINEZ & SARKARUNG (1987) relatam que 1360 genótipos incluindo linhagens melhoradas, variedades nativas e materiais originários de diferentes instituições de pesquisa como o "Institute de Recherches Agronomiques Tropicales et de Cultives Vivrières" (IRAT), "International Institute of Tropical Agriculture" (IITA), "International Rice Research Institute" (IRRI), Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) e Instituto Agronômico de Campinas (IAC), foram avaliados em condições de campo em solos ácidos, em parcelas contendo alta e baixa saturação de Al. As variedades Metica 1 (suscetível) e IRAT 122 e IAC 165 (tolerantes) foram utilizadas como controle. Para evitar interferência de outros fatores nos resultados, foram efetuadas pulverizações periódicas com inseticidas e fungicidas. A tolerância à toxidez de Al foi avaliada ao 40 e 70 dias após o plantio, usando uma escala de notas que variava de zero a cinco.

As variedades mais sensíveis apresentaram um intenso amarelecimento e uma redução considerável do cresci-

mento radicular. Dos 1360 genótipos avaliados, somente 180 mostraram boa adaptação a condição de estresse. Tolerância foi encontrada em variedades provenientes de diferentes origens geográficas. Genótipos provenientes de programas de melhoramento do IITA, IRAT e IAC mostraram um alto grau de tolerância em relação as variedades Monolaya e Colombia I.

AZZINI *et alii* (1987a), avaliando a tolerância de 870 genótipos de arroz, incluindo linhagens e variedades de sequeiro e irrigado, em solução nutritiva contendo 20 ppm de Al, detectaram a ocorrência de ampla variabilidade genética para tolerância. De um modo geral, os genótipos adaptados a condições de sequeiro foram mais tolerantes que o de irrigado.

Pelos resultados das pesquisas realizadas em condições de solo ácido, solução nutritiva e técnica de cultura de tecidos, fica evidente as diferenças genéticas existentes entre variedades de arroz à toxidez de Al. Os resultados apresentados também evidenciam que os melhoristas de arroz dispõem de excelentes genótipos que poderão ser utilizados como fonte de tolerância em programas de melhoramento, para obtenção de variedades com características agronômicas desejáveis e tolerantes à toxidez de Al.

2.3. Mecanismos de tolerância das plantas à toxidez de Al

Os mecanismos de tolerância à toxidez de Al podem ser agrupados em duas categorias: externo ou de exclusão e interno ou de desintoxicação.

Pelos mecanismos externos de tolerância, o Al é impedido de entrar no interior das células e interferir em sítios metabólicos, contrastando com o mecanismo interno onde o Al penetra no interior das células e a tolerância pode ser conseguida através de mecanismos de desintoxicação.

Os processos fisiológicos da exclusão do Al ainda não estão bem esclarecidos. Os mecanismos de exclusão através da elevação do pH na rizosfera ou na solução nutritiva, exudação de quelatos orgânicos complexando o Al e diferencial capacidade de troca de cátions tem sido sugeridos. Contudo, poucos experimentos foram realizados para comprovar essas hipóteses (TAYLOR, 1987).

A correlação entre a tolerância ao Al e a habilidade das plantas em elevar o pH do meio de crescimento, diminuindo a solubilidade do Al, tem sido observada em algumas variedades tolerantes de trigo, cevada, arroz e milho (FOY et alii, 1978; FURLANI & CLARK, 1981; FOY & FLEMING, 1982; TAYLOR & FOY, 1986). Em contraste, as variedades sensíveis da mesma espécie decrescem ou não tem efeito sobre o

pH do meio.

Resultados de pesquisas conduzidas por diversos autores sugerem que a baixa capacidade de troca catiônica (CTC) das raízes está relacionada com tolerância ao Al (MUGWIRA & ELGAWHARY, 1979; KLIMASHEVESKII & BEREZOVSKII, 1973 e OJIMA et alii, 1986). De acordo com a teoria de Donnan, a baixa CTC das raízes favorece a absorção de cátions mono e bivalentes (VOSE & RANDALL, 1962). Em consequência disso, as plantas tolerantes ao Al podem ter CTC menor que as plantas sensíveis, o que favorece a absorção de cátions monovalentes em detrimento aos polivalentes, como é o caso do Al.

Plantas com maior CTC absorvem mais Al, portanto tendem a acumular mais Al do que as plantas com menor CTC, e em geral este acúmulo é maior nas raízes (WAGATSUMA, 1985).

A tolerância interna ao Al tem sido atribuída a formação de quelatos do Al com ácidos orgânicos ou fenóis no interior das células, prevenindo assim a precipitação do P. Casos de tolerância diferencial interna tem sido relatada em diferentes espécies por vários pesquisadores (ANIOL, 1980; MUGWIRA, 1980).

MEMON et alii (1981) concluíram que plantas

extratoras, que acumulam altas concentrações de Al, possuem mecanismos internos de tolerância. Eles observaram que em plantas de chá o Al é complexado nas raízes e translocado para as folhas onde é depositado nas células da epiderme ou do mesofilo foliar. Um mecanismo similar ocorre em certas espécies de **Eucalyptus** adaptadas a solos extremamente ácidos e deficientes de fósforo. Complexação do Al por ácidos orgânicos ou polifenóis, lixiviados de folhas ou de cascas, podem oferecer um meio indireto dessas espécies tolerarem altos níveis de Al e absorverem fósforo de solos extremamente deficicientes (ELLIS, 1971).

KLIMASHEVESKII & CHERNYSHEVA (1980) determinaram que o teor de ácido cítrico em raízes de algumas variedades de milho tolerantes ao Al, era muito superior comparado aos das variedades sensíveis.

KITAGAWA **et alii** (1986) observaram uma alta secreção de ácidos orgânicos em raízes de variedades de trigo tolerantes ao Al, sendo que na variedade sensível houve um decréscimo na taxa de secreção de ácido málico.

LEE & FOY (1986) observaram que estresse de Al reduziu acentuadamente a concentração de ácidos orgânicos na variedade de feijão Romano, sensível ao Al, comparada com a variedeade tolerante Dade. Seus resultados demonstraram um alto potencial da variedade tolerante para quelação e desintoxica-

ção do Al, em comparação com a cultivar sensível.

Em muitas espécies de plantas, a tolerância ao Al parece estar estritamente correlacionada com a eficiência na absorção e utilização de P. A associação entre a tolerância ao Al e habilidade para tolerar baixos níveis de P na presença de Al foi detectado por diversos pesquisadores (FOY *et alii*, 1978; HANSON & KAMPRATH, 1979; CAMBRAI & CALBO, 1980).

ZAINI & MERCADO (1985) observaram o comportamento de duas variedades de arroz, IAC 3 tolerante e IR 45 sensível, ao estresse de Al e P. A absorção e translocação do P foi menor na variedade IR 45. A inibição da atividade de fosfatase ácida foi associada com sintomas de deficiência de P, sendo que este decréscimo foi maior nas raízes de IR 45 do que de IAC 3. Estes resultados sugerem que a tolerância ao Al na variedade IAC 3 depende da atividade da fosfatase ácida e da habilidade das plantas absorverem e utilizarem P.

A tolerância ao Al de muitas espécies de plantas tem sido relacionada com a capacidade das plantas absorverem e utilizarem não apenas P, mas também outros elementos minerais como Ca, Mg, Si e K.

FOY *et alii* (1978) relatam que a tolerância

ao Al em certas variedades de trigo, cevada, soja e feijão tem sido associada com a habilidade das plantas em resistirem a deficiência de Ca induzida pelo Al.

A tolerância de variedades de batata tem sido associada com maior absorção de K e Mg, e maior absorção de Mg tem sido observada em linhagens autofecundadas de milho. Certas cultivares de arroz tolerantes ao Al acumulam altos níveis de Si em células epidérmicas das folhas, em comparação com cultivares sensíveis. O Si atua como um desintoxicante no interior das plantas (FOY, 1984).

Algumas evidências sugerem uma associação entre metabolismo de nitrogênio e tolerância ao Al.

Em solos extremamente ácidos, a nitrificação é inibida e amônia é uma importante fonte de nitrogênio para as plantas. Muitas plantas que são adaptadas a solos ácidos, também toleram níveis de amônia que são tóxicos para as outras plantas (FOY, 1974). Tolerância ao Al em certas variedades de trigo é caracterizada pela habilidade em usar nitrato eficientemente na presença da amônia. A relação entre nitrato e amônia na solução nutritiva determinou a mudança do pH na presença ou ausência de Al (FOY & FLEMING, 1978).

FOY & FLEMING (1982) observaram que, em variedades tolerantes de trigo, a atividade da enzima nitrato re-

dutase (NR) foi elevada tanto na ausência como na presença de Al. O estresse de Al reduziu significativamente a atividade da NR na variedade suscetível. PIMENTA (1986) concluiu que a tolerância ao Al em cultivares de sorgo está correlacionada com a atividade da NR.

Pelos resultados das pesquisas aqui relacionados, observa-se que os mecanismos de tolerância ao Al envolvem diferentes processos fisiológicos que provavelmente são controlados geneticamente.

2.4. Controle genético da tolerância ao Al

Para que o melhoramento genético possa ser efetuado de uma maneira rápida e efetiva, é necessário ter um bom conhecimento da base genética da tolerância a fim de possibilitar a escolha do método de melhoramento mais adequado, para obtenção de variedades com características agrônomicas desejáveis e adaptadas ao estresse de Al.

Esse conhecimento implica na determinação do modo de herança, qualitativa ou quantitativa, e nas estimativas de parâmetros genéticos, como o coeficiente de herdabilidade e o grau médio de dominância. O coeficiente de herdabilidade é um dos parâmetros genéticos mais importantes, pois indica a proporção da variância fenotípica que é atribuída

ao efeito dos genes. Já o grau médio de dominância permite detectar o tipo de ação gênica predominante. As estimativas desses parâmetros fornecem informações necessárias para que os programas de melhoramento alcancem seus objetivos.

As bases genéticas da tolerância à toxidez de Al tem sido relatadas por diversos pesquisadores em diferentes espécies, porém frequentemente seus resultados são contraditórios.

KERRIDGE & KRONSTAD (1968) foram os primeiros a relatarem o número de genes que controlam o caráter da tolerância à toxidez de Al. Cruzando variedades de trigo Dru-champ, moderadamente tolerante, e Brevor, sensível, e avaliando as gerações segregantes oriundas deste cruzamento, concluíram que a tolerância era controlada por um gene dominante. Devido a reação intermediária do primeiro progenitor, os autores admitiram a possibilidade de outros genes principais e alguns genes modificadores estarem envolvidos na herança do caráter.

Resultados de cruzamentos, entre variedades de trigo brasileiras tolerantes e sensíveis, indicaram que a tolerância parece ser dominante, mas nas gerações F_2 alguns tipos intermediários foram encontrados (BECKMAN, 1976).

A herança monogênica também tem sido observada por outros pesquisadores. LAFEVER & CAMPBELL (1978), cru

zando variedades de trigo sensíveis e tolerantes, concluíram que a tolerância ao Al é condicionada por um único gene dominante. Contudo, a progênie de plantas moderadamente tolerantes, individualmente selecionadas na geração F_2 , não apresentou comportamento característico de herança monogênica, indicando a possibilidade de genes menores estarem envolvidos na herança da tolerância. Os mesmos autores observaram que os efeitos de dominância foram muito superiores aos efeitos aditivos, sendo os efeitos epistáticos de menor importância. Os valores dos coeficientes de herdabilidade estimados foram altos, indicando que a seleção de plantas tolerantes é efetiva.

Evidências de que um sistema mais complexo está envolvido na herança da tolerância foram observadas por outros pesquisadores. NODARI (1980), cruzando variedades de trigo tolerantes (BH 1146, Cotiporã, Lagoa Vermelha, Maringá e Nobre) com sensíveis (Anza, Siete Cerros e Toquifén) e avaliando a reação ao Al das populações segregantes (F_2 , RC_1F_1 e RC_2F_1), observou que a sensibilidade ao Al foi condicionada por dois genes recessivos. As estimativas dos efeitos de aditividade e da herdabilidade foram expressivas, o que leva a admitir que a seleção de genótipos tolerantes pode ser simples e rápida.

CAMARGO (1981), estudando o tipo de ação genética envolvida na expressão da tolerância em crescentes con-

centrações de Al, observou uma quebra gradual da dominância do par ou pares de genes responsáveis pela reação de tolerância, à medida que se aumentou a concentração de Al. Esses efeitos foram observados para todas as populações híbridas de trigo estudadas.

NYACHIRO & BRIGGS (1987), avaliando a tolerância ao Al em populações F_2 originárias de onze cruzamentos entre variedades de trigo tolerantes e sensíveis, observaram uma ampla segregação, sugerindo que a tolerância foi condicionada por mais de dois genes, havendo uma tendência da suscetibilidade ser controlada por genes recessivos.

Houve preocupação por parte de alguns pesquisadores na localização dos genes que controlam o caráter de tolerância à toxidez de Al. PRESTES *et alii* (1975) localizaram no cromossoma 5D da variedades Atlas 66 um gene que controla respostas ao Al. Entretanto outros pesquisadores atribuíram ao cromossomo 4D a localização dos locos que condicionam tolerância ao Al em trigo (SLOOTMAKER, 1974; LOPEZ-BENITEZ, 1977; POLLE *et alii*, 1978).

Em cevada, tolerância ao Al é controlada por um gene dominante. REID (1971) chegou a esta conclusão, cruzando variedades tolerantes (Dayton, Smooth Awn 86 e Colonial) com uma variedade sensível (Kearney). Resultados semelhantes foram obtidos por STOLEM & ANDERSEN (1978). A to-

lerância neste caso pode ser transferida para variedades sensíveis através de retrocruzamentos.

Em linhagens americanas de milho, a tolerância é herdada por um loco com múltiplos alelos (STOCKMEYER et alii, 1978; RHUE, 1979). Por outro lado, GARCIA & SILVA (1979) e SILVA (1979), utilizando linhagens brasileiras para análise genética da tolerância, concluíram que a tolerância do milho é controlada por um único gene dominante, com possíveis alterações por modificadores. MAGNAVACA (1982), avaliando a tolerância em gerações (F_2 , RC_1F_1 e RC_2F_1) derivadas de cruzamentos entre linhagens de milho tolerantes e sensíveis, observou que os efeitos genéticos aditivos explicaram melhor a variação genética do que os efeitos de dominância, embora estes tenham sido estatisticamente significativos. Os efeitos epistáticos foram pequenos quando comparados com outros efeitos genéticos. A distribuição de frequência das plantas F_2 foi contínua, unimodal e típica de herança poligênica, com uma tendência geral para sensibilidade ser dominante.

HANSON & KAMPRATH (1979), avaliando a resposta de populações de soja a três ciclos de seleção para tolerância ao Al, sugeriram que o caráter deve ser de natureza quantitativa, ficando óbvio que a tolerância não é devido a efeitos de um único gene. Resultados semelhantes foram obtidos por FONSECA Jr. (1982).

MARTINEZ (1976) foi o primeiro a relatar o mecanismo genético de tolerância à toxidez de Al em arroz. Cruzando as variedades tolerantes (Monolaya e Bluebonnet 50) com as sensíveis (Cica 4, Colombia 1, IR 5 e IR 8) e avaliando a tolerância das populações segregantes (F_2 , RC_1F_1 e F_3) baseada na capacidade de crescimento das raízes que permaneceram 96 horas em solução contendo 20 ppm de Al, concluiu que a tolerância é recessiva e condicionada por dois pares de genes. O autor também concluiu que os genes presentes nas duas variedades tolerantes possivelmente são alelos, mas possuem diferentes graus de expressão ou penetrância incompleta.

CUTRIM (1979), avaliando a tolerância das gerações F_1 e F_2 provenientes de um cruzamento dialélico entre variedades brasileiras de arroz de sequeiro (Pratão, Pérola, IAC 25 e Bico Ganga), observou que a tolerância comportou-se como um caráter quantitativo. A soma de quadrados de genótipos foi decomposta em capacidade geral e específica de combinação, sendo os efeitos da capacidade específica mais importantes que o efeito da capacidade geral de combinação, evidenciando maior variabilidade genética não aditiva.

CAMARGO (1984) cruzou as variedades tolerantes IAC 165, IAC 47, IAC 25 e IAC 1246 com as sensíveis IR 8, IR 899, e Cica 4. Utilizando a metodologia de "screening" de MARTINEZ (1976), avaliou a tolerância das populações F_2 dos

seguintes híbridos: IR 8 x IAC 165; IAC 165 x IR 8; CICA 4 x IAC 47; IAC 47 x CICA 4; IAC 25 x IR 8 e IAC 1246 x IAC 899. Os resultados obtidos sugerem que os genes que condicionam tolerância ao Al tiveram comportamento parcialmente recessivo. Nas populações envolvendo cruzamentos recíprocos, não foi observado efeito materno. As estimativas do coeficiente de herdabilidade no sentido amplo foram altas, indicando que a maior parte da variabilidade encontrada na população segregante foi de origem genética, sugerindo que a tolerância pode ser facilmente incorporada em variedades suscetíveis.

AHMADI (1983) avaliou a reação ao Al em vinte populações F_1 de arroz originárias de um cruzamento dialélico, baseando-se no comprimento radicular. O autor observou que os efeitos genéticos aditivos predominaram no controle da tolerância, mas efeitos epistáticos também foram observados.

AZZINI *et alii* (1987b) utilizaram as variedades tolerantes, IAC 25, IAC 165, IAC 120 e IRAT 112, as sensíveis IAC 899, IAC 1278, IAC 440 e CICA 4, e as gerações F_1 , F_2 e F_3 derivadas de cruzamento entre as variedades dos dois grupos para estudo da genética da tolerância ao Al. As plantas foram avaliadas em solução nutritiva contendo 20 ppm de Al, sendo o maior crescimento da raiz seminal primária, utilizado como parâmetro para medir a tolerância. As curvas

de distribuição de frequência das gerações F_2 foram contínuas e unimodais típicas de caráter quantitativo e de dominância dos genes. A herdabilidade no sentido amplo foi alta, indicando que a seleção de plantas tolerantes nas gerações precoces de autofecundação deve ser eficiente.

As discrepâncias observadas nesses estudos devem ser devido a diferenças nos métodos de avaliação utilizados como concentração de Al utilizado, tempo de exposição da planta ao Al, característica da planta utilizada para avaliar a tolerância, influência de condições ambientais e origem dos progenitores utilizados para obtenção das populações segregantes.

Aumentos significativos na produtividade do arroz foram obtidos através da incorporação da tolerância ao Al em variedades sensíveis. PONNANPERUMA (1982) relata os progressos obtidos no melhoramento de arroz nas Filipinas, onde procurou-se combinar tolerância ao estresse de solos com características agronômicas desejáveis e resistência a insetos e pragas. Variedades de arroz tolerantes tem produzido 2 t/ha a mais que variedades sensíveis, em solos com toxidez não corrigidos e com deficiência nutricional.

Aumentos consideráveis na produtividade do arroz de sequeiro no Brasil poderão ser obtidos através da incorporação da tolerância em variedades com características agronômicas desejáveis mas sensíveis ao Al.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Material

O material utilizado no presente estudo, incluiu os progenitores e as gerações segregantes F_2 e F_3 , derivadas de cruzamentos efetuados entre catorze variedades de arroz de sequeiro, com diferentes comportamentos à toxidez de Al.

A reação das variedades ao Al foi obtida junto aos órgãos de pesquisa como o Instituto Agronômico de Campinas (IAC), Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAP) e Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA). Essas variedades foram cedidas pelo Departamento de Genética da "Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz" (ESALQ/USP) e estão relacionados na Tabela 1.

TABELA 1. Reação das variedades utilizadas como progenitores à toxidez de Al.

Variedades	Classificação da tolerância
IAC-1246	Alta
Pérola	Alta
IAC-1131	Alta
Fernandes	Alta
IAC-47	Alta
IAC-5544	Média
IAC-5100	Média
Matão	Média
Pratão	Média
Dourado Precoce	Média
Bico Ganga	Baixa
Bico Preto	Baixa
Quatro Meses	Baixa
Catalão	Muito Baixa

3.1.1. Obtenção das gerações segregantes

As gerações segregantes que possibilitaram estimar a base genética da tolerância à toxidez de Al, foram

obtidas pelo método das gerações sucessivas de autofecundação. Este método tem a vantagem de poupar tempo, espaço e recursos necessários para realização de inúmeros cruzamentos manuais que são necessários em outros métodos (VELLO, 1985).

Outra vantagem deste método é que não são utilizadas sementes originárias de flores emasculadas. Estas sementes são menos vigorosas e originam plantas com desenvolvimento inferior às demais (TOLEDO, 1987¹).

No ano de 1984, todas as variedades foram semeadas em vasos de barro contendo solo, em casa de vegetação do Departamento de Genética da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" (ESALQ/USP) e do setor de Genética do IAC, onde o clima da região favorecia uma maior taxa de pegamento dos cruzamentos.

Foram utilizadas cinco etapas de semeadura, com um intervalo de dez dias entre as mesmas, permitindo os cruzamentos entre as variedades com ciclo vegetativo diferentes.

Na época apropriada efetuaram-se hibridações entre as variedades pertencentes aos diferentes grupos de

¹ TOLEDO, J.F.F. (EMBRAPA, CENTRO NACIONAL DE PESQUISA DA SOJA - Londrina, PR). Comunicação Pessoal, 1987.

tolerância, para obtenção das populações F_1 . Alguns cruzamentos recíprocos foram considerados, pois os mesmos possibilitam avaliar a presença de efeito materno se este estiver presente na herança do caráter. Os cruzamentos foram realizados manualmente segundo a metodologia relatada por SILVA (1969). Todos os cruzamentos efetuados estão relacionados na Tabela 2.

Todas as sementes F_1 obtidas nos diferentes cruzamentos, sofreram uma assepsia superficial com fungicida, e foram semeadas em placas de Petri. Após germinação foram plantadas em vasos contendo solo em casa de vegetação da Seção de Radiogenética do CENA, obtendo-se assim a geração F_2 , pela autofecundação natural das plantas F_1 .

Posteriormente 150 sementes de cada população F_2 foram semeadas em caixas de madeira contendo solo e quando as plântulas atingiram 15 cm de altura foram transplantadas para o campo, sendo que cada planta F_2 originou uma família F_3 .

Todas as famílias F_3 , juntamente com os progenitores e as populações F_2 foram armazenadas em câmara fria para posterior avaliação.

TABELA 2. Híbridações efetuadas entre variedades de arroz com diferentes reações à toxidez de Al.

Progenitor Feminino	Cruzamentos	Progenitor Masculino
Tolerância baixa	x	Tolerância alta
- Quatro Meses	x	- Pérola
- Bico Ganga	x	- IAC-47
- Bico Ganga	x	- IAC-1131
- IAC-1131*	x	- Bico Ganga
- Bico Preto	x	- IAC-1131
Tolerância baixa	x	Tolerância média
- Bico Preto	x	- IAC-5544
- Bico Preto	x	- Matão
- Bico Ganga	x	- Dourado Precoco
- Bico Preto	x	- Dourado Precoco
Tolerância alta	x	Tolerância média
- Fernandes	x	- IAC-5544
- Fernandes	x	- IAC-5100
- Pérola	x	- Matão
- Matão*	x	- Pérola
- Pérola	x	- Pratão
- Pratão*	x	- Pérola
- Pérola	x	- Dourado Precoco
Tolerância baixa	x	Tolerância baixa
- Quatro Meses	x	- Bico Preto
- Bico Preto	x	- Catalão
Tolerância alta	x	Tolerância alta
- IAC-1131	x	- Pérola
- Pérola	x	- IAC-1246

* Cruzamentos recíprocos, nestes casos a tolerância está invertida.

3.2. Avaliação da reação das plantas à toxidez de Al

Em janeiro de 1987, as plantas das gerações P_1 , P_2 , F_2 e F_3 de todos os cruzamentos realizados, tiveram suas reações à toxidez de Al, avaliadas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al. Esta concentração de Al foi considerada a que melhor discrimina a reação de plantas de arroz à toxidez de Al (MODA-CIRINO, 1984).

A solução nutritiva empregada foi a nº 2 de HOAGLAND & ARNON (1950), modificada em relação à concentração de fosfato de amônio monobásico ($NH_4H_2PO_4$) reduzida a 0,5 M, evitando assim a precipitação de Al. A solução nutritiva foi preparada de acordo com MALAVOLTA (1975) com as seguintes composições:

ml/litro de solução nutritiva		
$NH_4H_2PO_4$	0,5 M	1
KNO_3	1 M	3
$Ca(NO_3)_2$	1 M	3
$MgSO_4 \cdot 7 H_2O$	1 M	1
Solução de micronutrientes		1
Fe-EDTA		1

A solução de micronutrientes teve a seguinte composição:

	g/litro d'água
H_3BO_3	2,86
$\text{MnCl}_2 \cdot 4 \text{H}_2\text{O}$	1,81
$\text{ZnSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$	0,22
$\text{CuSO}_4 \cdot 5 \text{H}_2\text{O}$	0,08
$\text{H}_2\text{MoO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$	0,02

Estes sais foram dissolvidos separadamente e em seguida misturados, com volume completado para 1 litro, com água destilada.

A solução de Fe- EDTA foi preparada dissolvendo-se em 700 ml de água destilada 26,1 g de EDTA ácido, 268 ml de NaOH 1 N e 24,9 de $\text{FeSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$, arejou-se por uma noite no escuro (embrulhar em papel alumínio) e o volume foi completado para 1 litro.

A solução nutritiva foi preparada com água destilada e o Al foi adicionado na solução na forma de cloreto de alumínio hexahidratado ($\text{AlCl}_3 \cdot 6 \text{H}_2\text{O}$). O pH da solução foi ajustado inicialmente em 4,0 e foi mantido constante no decorrer de todo o experimento.

As sementes das diferentes gerações de cada um dos cruzamentos foram semeadas diretamente nos orifícios de bandejas de isopor, que possuíam uma tela de nylon costurada em sua superfície inferior, proporcionando um eficiente suporte para as sementes. Essas bandejas foram leva-

das para a superfície de recipientes de polietileno que continham 32 litros de solução nutritiva. O nível da solução foi mantido constante de maneira que tocasse a superfície inferior da bandeja de isopor, mantendo a umidade das sementes.

Aproximadamente 30 plantas das gerações não segregantes (P_1 e P_2), 200 plantas das gerações F_2 e 450 plantas das populações F_3 , subdivididas em 45 famílias com 10 plantas cada, foram avaliadas em um delineamento inteiramente casualizado. Todas as plantas foram distribuídas individualmente ao acaso, em todos os recipientes, de modo que a variação dentro das famílias reflète todas as fontes de variações não herdáveis às quais o experimento foi exposto.

Devido a grande quantidade de material a ser avaliado e o número limitado de recipientes de polietileno disponíveis (15), efetuou-se a avaliação dos materiais em cinco etapas distintas. Em cada etapa foram avaliadas todas as populações segregantes e os respectivos progenitores de quatro cruzamentos diferentes.

Após 21 dias de crescimento na solução nutritiva, as plantas foram coletadas e efetuou-se a mensuração do comprimento máximo de raiz em cm (medida tomada do colo da planta à extremidade da raiz mais comprida). O comprimento de raiz tem sido considerado a melhor característica para

avaliar a tolerância ao Al em arroz (MODA-CIRINO, 1984).

Todos estes experimentos foram conduzidos em casa de vegetação da Seção de Radiogenética do CENA em Piracicaba-SP.

3.3. Análises estatísticas e genéticas

3.3.1. Distribuição de frequência

Os valores de comprimento de raiz obtidos para cada população de cada um dos cruzamentos foram agrupados em classes fenotípicas com um intervalo de uma unidade (cm) entre as mesmas. Os valores de cada classe representam a reação de cada planta à toxidez de Al (**Apêndice 1 a 20**).

As distribuições contínuas tornaram impossível a divisão do material segregante (F_2) em classes fenotípicas distintas, indicando que um número relativamente elevado de genes devem estar envolvidos no controle do caráter. Conseqüentemente, médias e variâncias foram estimadas para todas as gerações de cada cruzamento efetuado e estimativas dos efeitos genéticos foram determinadas.

3.3.2. Estimativas de médias e variâncias

A média aritmética e a variância fenotípica foram calculadas a partir da tabela de distribuição de frequência segundo a equação apresentada por STEEL & TORRIE (1960).

$$\bar{X} = \frac{\sum_i (f_i X_i)}{\sum_i f_i}$$

$$s^2 = \frac{\sum_i f_i X_i^2 - (\sum_i f_i X_i)^2 / \sum_i f_i}{\sum_i f_i - 1}$$

onde:

$\bar{X}$ - média aritmética;

f_i - representa a frequência de plântulas em cada classe;

X_i - classes de comprimento de raiz;

s^2 - variância fenotípica.

3.3.3. Estimativas dos efeitos genéticos

As informações da natureza dos efeitos genéticos envolvidos em cada cruzamento, foram obtidas através das estimativas dos componentes da média e da variância genotípica.

3.3.3.1. Componentes da média

Para estimativa dos efeitos genéticos envolvidos na média do caráter, tolerância à toxidez de Al, foi utilizado o método de análise de quadrados mínimos ponderados (MQMP) proposto por Cavali (1952) e descrito por MATHER & JINKS (1982).

Quatro equações foram utilizadas para estimar os parâmetros m , $[d]$ e $[h]$, sendo que estas foram obtidas igualando-se as médias observadas das gerações (P_1 , P_2 , F_2 e F_3) com suas médias esperadas em termos desses três parâmetros (Tabela 3).

As quatro equações e seus pesos foram combinados resultando três equações, as quais foram solucionadas pelo processo de inversão de matrizes das quais os coeficientes m , $[d]$ e $[h]$ e seus respectivos erros padrão foram estimados.

Os parâmetros $[d]$ e $[h]$ representam a soma algébrica dos efeitos aditivos e de dominância respectivamente, de todos os genes, através do qual as linhagens parentais diferem (MATHER & JINKS, 1982).

A validade do modelo envolvendo efeitos aditivos e de dominância foi testada pela comparação das médias observadas e esperadas de cada geração, através do teste de

TABELA 3. Componentes das médias das gerações P_1 , P_2 , F_2 e F_3 , admitindo-se um modelo genético, envolvendo efeitos aditivos e de dominância (MATHER & JINKS, 1982).

Geração	Pesos ($1/s_x^2$)	Médias esperadas		Médias observadas
P_1	W_1	$m + [d]$	=	$\bar{X}_1$
P_2	W_2	$m - [d]$	=	$\bar{X}_2$
F_2	W_3	$m + 1/2 [h]$	=	$\bar{X}_3$
F_3	W_4	$m + 1/4 [h]$	=	$\bar{X}_4$

onde

m - média dos progenitores

$[d]$ - soma algébrica dos efeitos aditivos

$[h]$ - soma algébrica dos efeitos de dominância

$\bar{X}$ - média aritmética

s_x^2 - variância da média

qui-quadrado (χ^2) de conformidade. Com quatro equações e três parâmetros por estimar tem-se 1 grau de liberdade para o teste de validade do modelo.

Quando este modelo genético não foi adequado para explicar os resultados obtidos, um outro modelo incluindo interação não alélico foi adotado. Este novo modelo incorpora o parâmetro [i] que estima as interações entre os efeitos aditivos x aditivos (Tabela 4).

Os coeficientes m, [d], [h] e [i] e seus respectivos erros padrão, foram estimados através da inversão de matrizes, conforme descrito no modelo anterior.

A validade do modelo neste caso não pode ser testada, em virtude do número de equações disponíveis ser igual ao número de parâmetros a serem estimados, não restando, portanto, graus de liberdade para o teste de qui-quadrado de conformidade.

Cumpramos ressaltar que no modelo epistático proposto, assumiu-se [l] = 0, ou seja, que a interação não alélica do tipo dominância x dominância era igual a zero. Isto é uma imposição decorrente do reduzido número de equações disponíveis relacionadas ao número de parâmetros a estimar. Optou-se pela eliminação dos estimadores dos efeitos de dominância x dominância pelo fato deles estarem acompa-

dos por coeficientes reduzidos ($1/4$ [1] em $\bar{F}_2$ e $1/16$ [1] em $\bar{F}_3$).

TABELA 4. Componentes das médias das gerações P_1 , P_2 , F_2 e F_3 , admitindo-se um modelo genético envolvendo efeitos aditivos, de dominância e interação dos efeitos aditivo x aditivo.

Geração	Pesos ($1/s_x^2$)	Médias esperadas		Médias observadas
P_1	W_1	$m + [d] + [i]$	=	$\bar{X}_1$
P_2	W_2	$m - [d] + [i]$	=	$\bar{X}_2$
F_2	W_3	$m + 1/2[h]$	=	$\bar{X}_3$
F_3	W_4	$m + 1/4[h]$	=	$\bar{X}_4$

Todos os parâmetros estimados foram submetidos a um teste Z (STEEL & TORRIE, 1960), para verificar se os mesmos diferem significativamente de zero.

Quando algum parâmetro estimado foi não significativo, o mesmo foi eliminado do modelo e os componentes remanescentes foram novamente estimados. A validade do modelo pode então ser testada através do qui-quadrado de conformidade.

3.3.3.2. Componentes da variância

Os componentes da variância fenotípica das gerações estudadas foram estimadas utilizando-se o método de análise dos quadrados mínimos ponderados, segundo o modelo proposto por Hayman (1960) e relatado por MATHER & JINKS (1982).

Inicialmente foi testado o modelo (D, H e E_1) envolvendo efeitos aditivos, de dominância e de ambientes, admitindo-se nesse caso a ausência de epistasia e ligações gênicas (Tabela 5).

Para verificação da significância dos parâmetros estimados no modelo de variâncias, utilizou-se como critério o fato deles serem positivos, e pelo menos duas vezes maior que o erro.

As variâncias das médias das famílias F_3 é semelhante a variância de F_2 , considerando que sua porção herdável reflete as diferenças genéticas produzidas por segregação na gametogênese de F_1 . Por isso são descritas como variância de primeira ordem, simbolizadas pelo índice 1. As variâncias dentro das famílias F_3 refletem a segregação da gametogênese dos indivíduos F_2 , portanto a variância média dentro de famílias F_3 é de segunda ordem, representadas pelo índice 2.

TABELA 5. Componentes das variâncias das gerações P_1 , P_2 , F_2 e F_3 admitindo-se um modelo envolvendo efeitos aditivos de dominância e de ambiente.

	gl	Primeiro peso $gl/2s_x^4$	Variâncias esperadas coeficientes de		
			D	H	E_1
VP_1	n_1-1	W_1	0,000	0,000	1,0
VP_2	n_2-1	W_2	0,000	0,000	1,0
V_1F_2	n_3-1	W_3	0,500	0,250	1,0
V_1F_3	$f-1$	W_4	0,525	0,075	0,2
V_2F_3	$f(k-1)$	W_5	0,250	0,125	1,0

- VP_1 - variância fenotípica do progenitor 1;
 VP_2 - variância fenotípica do progenitor 2;
 V_1F_2 - variância fenotípica da população F_2 ;
 V_1F_3 - variância fenotípica das médias de famílias F_3 ;
 V_2F_3 - variância fenotípica média de famílias F_3 ;
 n - número de plantas dentro de cada geração;
 f - número de famílias F_3 ;
 k - número de plantas dentro de cada família F_3 ;
 D - componente da variância fenotípica devido aos efeitos aditivos dos alelos no mesmo locus;
 H - componente da variância fenotípica devido a média dos efeitos de dominância entre alelos do mesmo locus;
 E_1 - componente da variância fenotípica devido a efeitos de ambiente.

Mais adiante será visto que nos modelos envolvendo ligações gênicas a ordem tem um significado especial sobre os componentes da variação.

Os componentes da variância das médias de famílias F_3 (V_1F_3) foram estimados da seguinte maneira:

$$V_1F_3 = \frac{1}{2} D + \frac{1}{16} H + E_2 + \frac{1}{K} V_2F_3$$

sendo que

$$E_2 = \frac{1}{K} E_1 \quad \text{e} \quad V_2F_3 = \frac{1}{4} D + \frac{1}{8} H + E_1$$

$$K = 10$$

pode-se então escrever

$$V_1F_3 = \frac{1}{2}D + \frac{1}{16}H + \frac{1}{10}E_1 + \frac{1}{10} \left(\frac{1}{4}D + \frac{1}{8}H + E_1 \right)$$

$$V_1F_3 = 0,525 D + 0,075 H + 0,2 E_1$$

No presente estudo, a componente não herdável da variação (E_2), que ocasiona diferenças sobre a média das famílias foi considerada como $\frac{1}{K} E_1$. Tal consideração foi baseada no fato das plantas de cada família F_3 serem cultivadas individualmente e alocadas aleatoriamente em cada recipiente de cultura.

Outro fato a ser considerado é que a média de cada família está sujeita a variação de amostragem. Devido a isso a componente da variação de amostragem $\frac{1}{K} V_2 F_3$ foi incorporada na estimativa da variância das médias de famílias F_3 .

Quando o número de plantas (K) variou de uma família para outra, este foi estimado através da média harmônica, segundo recomendação de MATHER & JINKS (1982).

As estimativas dos parâmetros (D, H e E_1) e os erros a elas associados foram obtidos pelo MQMP, semelhante ao já descrito para a análise das médias, sendo utilizado o processo iterativo para o cálculo dos pesos.

A iteração é utilizada em virtude do primeiro peso ser calculado com os valores observados e não com os valores esperados como recomenda a teoria.

Neste processo iterativo novos pesos são computados a partir dos valores esperados para cada família, que por sua vez são usados para obter novas estimativas dos parâmetros. O processo foi se repetindo até que as estimativas deixam de ser melhoradas.

Segundo Hayman (1960) citado por MATHER & JINKS (1982), duas iterações são normalmente suficientes para se atingir uma boa estimativa dos parâmetros. Neste

trabalho utilizou-se pelo menos três iterações para estimar os componentes da variância fenotípica para cada geração, dos diferentes cruzamentos efetuados.

Quando este modelo (D, H, E_1) não foi adequado para explicar a variação da tolerância ao Al , existente entre as gerações estudadas, utilizou-se de outros modelos alternativos mais complexos.

Um segundo modelo assumindo a presença de interação não alélica do tipo aditivo x aditivo (Tabela 6) foi testado, sendo que quando este modelo foi inadequado, optou-se por outro envolvendo efeitos de ligação entre pares de genes.

Em presença de efeitos epistáticos os efeitos aditivos não podem ser estimados separadamente e contém o componente epistático devido a interação entre locos homozigotos e heterozigotos.

Um terceiro modelo incluindo os efeitos de ligações genicas proposto por JINKS & POONI (1982) foi adotado (Tabela 7).

TABELA 6. Componentes das variâncias das gerações P_1 , P_2 , F_2 e F_3 admitindo-se um modelo envolvendo efeitos aditivos, de dominância e interação não alélica aditivo x aditivo e efeitos de ambiente.

gl		Primeiro peso gl/2s _x ⁴	Variâncias esperadas componentes de			
			D	H	I	E ₁
VP ₁	n ₁ -1	W ₁	0,000	0,000	0,0000	1,0
VP ₂	n ₂ -1	W ₂	0,000	0,000	0,0000	1,0
V ₁ F ₂	n ₃ -1	W ₃	0,500	0,250	0,2500	1,0
V ₁ F ₃	f-1	W ₄	0,525	0,075	0,2813	0,2
V ₂ F ₃	f(k-1)	W ₅	0,250	0,125	0,3125	1,0

I - componente da variância devido a interação não alélica dos efeitos aditivo x aditivo

Os demais componentes já foram descritos no modelo anterior.

TABELA 7. Componentes das variâncias das gerações P_1 , P_2 , F_2 e F_3 , admitindo-se um modelo envolvendo efeitos aditivos, de dominância, ligações gênicas e de ambiente.

	gl	Primeiro peso ₄ gl/2s _x	Variâncias esperadas componentes de				
			D ₁	D ₂	H ₁	H ₂	E ₁
VP ₁	n ₁ -1	W ₁	0,0	0,000	0,0000	0,0000	1,0
VP ₂	n ₂ -1	W ₂	0,0	0,000	0,0000	0,0000	1,0
V ₁ F ₂	n ₃ -1	W ₃	0,5	0,000	0,2500	0,0000	1,0
V ₁ F ₃	f-1	W ₄	0,5	0,025	0,0625	0,0125	0,2
V ₂ F ₃	f(k-1)	W ₅	0,0	0,250	0,0000	0,1250	1,0

D₁ - componente aditivo de primeira ordem, isto é, resultante da segregação após uma gametogênese;

D₂ - componente aditivo de segunda ordem, isto é, resultante da segregação após uma segunda gametogênese;

H₁ - componente de dominância de primeira ordem, isto é, resultante da segregação após uma gametogênese;

H₂ - componente de dominância de segunda ordem, isto é, resultante da segregação após uma segunda gametogênese;

E₁ - componente de ambiente.

Os componentes (D₁, D₂, H₁, H₂ e E₁) e os respectivos erros padrão foram estimados de maneira seme-

lhante ao modelo anterior, utilizando-se o mesmo processo de iteração descrito anteriormente.

Quando os parâmetros estimados foram não significativos, os mesmos foram eliminados do modelo e os componentes remanescentes foram novamente estimados, havendo nesses casos a possibilidade de testar a validade do modelo, através do teste de qui-quadrado, devido à sobra de graus de liberdade.

Quando este modelo não foi adequado, houve necessidade de se testar um quarto modelo.

Um modelo envolvendo efeitos aditivos, epistáticos, ligações gênicas e efeitos de ambiente (D_1 , D_2 , CP e E_1) foi utilizado (Tabela 8). Neste modelo desprezou-se os efeitos de dominância por estarem acompanhados de coeficientes muito pequenos e também pela limitação imposta pelo número insuficiente de equações disponíveis para estimá-los.

As estimativas desses parâmetros e os erros associados a elas bem como o teste de qui-quadrado para testar a validade do modelo foram efetuados da mesma maneira dos outros modelos anteriormente citados.

TABELA 8. Componentes das variâncias das gerações P_1 , P_2 , F_2 e F_3 admitindo-se um modelo envolvendo efeitos aditivos epistáticos e ligações gênicas.

	gl	Primeiro peso $gl/2s_x^4$	Variâncias esperadas coeficientes de			
			D_1	D_2	CP	E_1
VP_1	n_1-1	W_1	0,00	0,000	0,00	1,0
VP_2	n_2-1	W_2	0,00	0,000	0,00	1,0
V_1F_2	n_3-1	W_3	0,5	0,000	1,00	1,0
V_1F_3	$f-1$	W_4	0,5	0,025	1,05	0,2
V_2F_3	$f(k-1)$	W_5	0,0	0,250	0,50	1,0

D_1 - variância aditiva de primeira ordem, isto é, resultante da segregação após uma gametogênese;

D_2 - variância aditiva de segunda ordem, isto é, resultante após uma segunda gametogênese;

CP - "cross products" componentes de covariância resultante da não independência da segregação dos diversos locos controlando o caráter tolerância ao Al. Englobando efeitos aditivos x aditivos entre pares de locos.

E_1 - componente devido ao ambiente.

Os coeficientes dos parâmetros D_1 , D_2 e CP foram estimados por TOLEDO (1987)¹.

¹ TOLEDO, J.F.F. (EMBRAPA - Centro Nacional de Pesquisa da Soja, Londrina, PR). Comunicação Pessoal, 1987.

O componente CP que é uma componente de covariância pode assumir valores negativos.

3.3.4. Estimativas das relações entre os parâmetros genéticos

a. Coeficiente de herdabilidade

A herdabilidade do caráter tolerância à toxicidade de Al foi estimada para os sentidos amplo (h_a^2) e restrito (h_r^2) segundo ALLARD (1960):

$$h_a^2 = \frac{V_G}{V_1F_2} \quad \text{onde: } V_G = V_1F_2 - E_1$$

$$h_r^2 = \frac{1/2D}{V_1F_2}$$

V_G - variância genotípica;

V_1F_2 - variância fenotípica da população F_2 ;

E_1 - componente da variância fenotípica devido a efeitos de ambiente;

D - componente da variância fenotípica devido a efeitos aditivos.

Para os cruzamentos onde o modelo inclui li-

gações gênicas a componente D foi considerada como $\frac{1}{2} D_1 + \frac{1}{2} D_2$ ou alternativamente D_1 quando $D_2 = 0$ (JINKS & POONI, 1982).

b. Heterose e depressão endogâmica

A heterose foi estimada como a porcentagem de aumento de crescimento de raiz da geração F_1 sobre os pais. E a depressão endogâmica como a porcentagem de redução de crescimento radicular da geração F_2 em relação ao híbrido F_1 . Ambas as estimativas foram calculadas pela equação de MATZINGER (1963), adaptadas para o uso dos componentes de média disponíveis para cada cruzamento.

$$\% \text{ Heterose} = \frac{(\bar{F}_1 - \bar{MP})}{\bar{MP}} = \frac{(m + [h] - m)}{m}$$

$$\% \text{ Heterose} = \frac{[h]}{m}$$

$$\% \text{ depressão endogâmica} = \frac{(\bar{F}_1 - \bar{F}_2)}{\bar{F}_1} = \frac{(m + [h] - m - 1/2[h])}{m + [h]}$$

$$\% \text{ depressão endogâmica} = \frac{1/2 [h]}{m + [h]}$$

c. Grau médio de dominância (gmd)

A maneira mais indicada para estimar o gmd é

através dos componentes da variância ($\sqrt{H/D}$). Alternativamente na ausência de estimadores confiáveis de H, como geralmente acontece ao utilizar-se a série de gerações de autofecundação, F_2 , F_3 , ... (MATHER & JINKS, 1982), estima-se o $\hat{gmd}$ através dos componentes da média (FALCONER, 1960). Deve-se salientar que esta estimativa nos dá uma idéia aproximada do $\hat{gmd}$, isto porque os efeitos individuais da dominância podem ter sinais diferentes (dominância ambidirecional), cancelando-se no somatório, pois é muito incomum uma distribuição isodirecional da dominância. Consequentemente [h] pode estar subestimando significativamente $\sqrt{H}$.

Também o parâmetro [d] que estima os efeitos aditivos dos genes é influenciado pelo grau de dispersão dos genes nos progenitores e consequentemente pode subestimar significativamente $\sqrt{D}$.

O $\hat{gmd}$ foi calculado através da seguinte expressão:

$$\hat{gmd} = \frac{[h]}{[d]}$$

[h] - componente da média devido a efeitos de dominância;

[d] - componente da média devido a efeitos aditivos;

sendo que:

$g\hat{m}d = 0$ - indica provável ausência de efeitos de dominância ou presença de dominância ambidirecional;

$0 < g\hat{m}d < 1$ - indica provável dominância parcial;

$g\hat{m}d = +1$ - indica provável dominância completa dos genes que condicionam tolerância ao Al;

$g\hat{m}d = -1$ - indica provável dominância completa dos genes que condicionam suscetibilidade ao Al;

$g\hat{m}d > 1$ - indica sobredominância ou mais provavelmente que $[d]$ é uma subestimação de $\sqrt{D}$ devido a dispersão dos genes que condicionam a tolerância ao Al nos progenitores.

d. Estimativa do potencial genético dos cruzamentos

As estimativas do potencial de um cruzamento, ou seja, a capacidade do cruzamento para gerar bons genótipos com valores acima ou abaixo de determinados padrões, foram calculadas utilizando-se os componentes m , $[h]$ e D e as equações de distribuição normal de acordo com o método proposto por JINKS & POONI (1976) e TOLEDO et alii (1984).

- Abcissa correspondente à proporção de linhas puras superiores a $\bar{P}_1$ $= Z = \frac{\bar{P}_1 - m}{\sqrt{D}}$

- Abcissa correspondente a proporção de linhas puras inferiores a $\bar{P}_2$ $= z = \frac{\bar{P}_2 - m}{\sqrt{D}}$
- Abcissa correspondente a proporção de linhas puras superiores a $\bar{F}_1$ $= z = \frac{\bar{F}_1 - m}{\sqrt{D}}$
- Abcissa correspondente a proporção de híbridos de segundo ciclo, superiores a $\bar{P}_1$ $= z = \frac{\bar{P}_1 - \bar{F}_2}{\sqrt{V_1 F_2 - E_1}}$

sendo:

$\bar{P}_1$ - média do pai que apresentou maior comprimento de raiz;

$\bar{P}_2$ - média do pai que apresentou menor comprimento de raiz;

$\bar{F}_2$ - média da população F_2 ;

m - média dos progenitores.

As estimativas do potencial genético do cruzamento para gerar linhas puras (JINKS & POONI, 1976) e híbridos de segundo ciclo (TOLEDO et alii, 1984), permitem a seleção entre os cruzamentos, identificando aqueles com capacidade de gerar grande número de progênie superiores.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Determinação do modo de herança

A frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, o número de plântulas, a média e a variância fenotípica para os progenitores e as gerações segregantes F_2 e F_3 , de todos os cruzamentos efetuados, crescidos em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al, são apresentados nos Apêndices 1 a 20. Para cada cruzamento P_1 é utilizado para designar o progenitor que apresentou maior média de comprimento de raiz e P_2 refere-se ao progenitor de menor média.

Observando-se as médias de comprimento de raiz das variedades utilizadas como progenitoras (Apêndice 1 a 20), verifica-se que as variedades IAC-1246 e Pérola comportaram-se como as mais tolerantes ao Al, apresentando sempre as maiores médias em relação às demais variedades, em

todas as avaliações efetuadas. Por outro lado, a cultivar Catalão foi consistente em sua performance relativa, apresentando-se como a mais suscetível ao Al. Entretanto a cultivar Bico Ganga, supostamente classificada como de tolerância baixa, apresentou um comportamento intermediário em relação às demais variedades avaliadas. De um modo geral as reações à toxidez de Al, apresentadas pelas variedades utilizadas como progenitoras, concordaram plenamente com os resultados obtidos por CAMARGO *et alii* (1983) e MODA-CIRINO (1984).

Analisando os mesmos dados apresentados nos Apêndices 1 a 20, pode-se observar que todas as populações F_2 estudadas, apresentaram maior variabilidade que as populações F_3 . Isto possivelmente é uma consequência da presença de maior variabilidade genética nessas populações F_2 . Verifica-se também que algumas famílias F_3 apresentaram variâncias bem reduzidas, muitas vezes inferiores às variâncias dos progenitores, indicando uma aproximação a homozigose dos genes que condicionam a tolerância ao Al.

A variação observada entre plântulas das variedades utilizadas como progenitoras, possivelmente não foi ocasionada somente pelos efeitos do ambiente. Podem ter ocorrido, algumas diferenças genéticas entre as mesmas, uma vez que estas variedades podem ter sido originadas da mistu-

ra de várias linhas puras. Provavelmente se tivessem sido utilizadas sementes provenientes de uma única planta a variação dentro das populações progenitoras seria bem menor, pois neste caso, não ocorreria diferenças genéticas entre os indivíduos.

A aplicação do teste t para comparação de médias não revelou diferenças significativas entre as médias das populações F_2 , envolvendo os cruzamentos recíprocos: Bico Ganga x IAC 1131, IAC 1131 x Bico Ganga, Matão x Pérola, Pérola x Matão, Pérola x Pratão e Pratão x Pérola. Esses resultados sugerem que a tolerância à toxidez de Al em arroz de sequeiro é ocasionada pelos genes existentes no núcleo, não havendo portanto interferência de fatores citoplasmáticos na herança do caráter. O mesmo resultado foi obtido por CAMARGO (1984).

Nas Figuras 1 a 10 estão sumarizadas a frequência da distribuição do caráter comprimento de raiz para os progenitores (P_1 e P_2) e para as gerações segregantes (F_2 e F_3), provenientes de cruzamentos efetuados entre variedades com diferentes níveis de tolerância ao Al.

Observando a frequência da distribuição do comprimento de raiz nas populações F_2 , provenientes de cruzamentos entre variedades com baixa e alta tolerância ao Al (Figuras 1 a 3A), verifica-se a existência de indivíduos tão

FIGURA 1. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, das gerações (P_1 , P_2 , F_2 e F_3) dos cruzamentos: A - Quatro Meses $\times$ Pêrola (baixa $\times$ alta tolerância) e B - Bico Ganga $\times$ IAC 47 (baixa $\times$ alta tolerância), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al.

FIGURA 2. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, das gerações (P_1 , P_2 , F_2 e F_3) dos cruzamentos: A - Bico Ganga x IAC 1131 (baixa x alta tolerância) e B - IAC 1131 x Bico Ganga (alta x baixa tolerância), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al.

FIGURA 3. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, das gerações (P_1 , P_2 , F_2 e F_3) dos cruzamentos: A - Bico Preto x IAC 1131 (baixa e alta tolerância) e B - Bico Preto x IAC 5544 (baixa e média tolerância), quando cresci das em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al.

FIGURA 4. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, das gerações (P_1 , P_2 , F_2 e F_3) dos cruzamentos A - Bico Preto x Matão (baixa x média tolerância) e B - Bico Ganga x Dourado Precoce (baixa x média tolerância), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al.

FIGURA 5. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, das gerações (P₁, P₂, F₂ e F₃) dos cruzamentos A - Bico Preto x Doubrado Precoces (baixo x média tolerância) e B - Fernandes x IAC-5544 (alta x média tolerância), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al.

FIGURA 6. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, das gerações (P_1 , P_2 , F_2 e F_3) dos cruzamentos A - Pêrola x Matão (alta x média tolerância) e B - Matão x Pêrola (média x alta tolerância), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al.

FIGURA 7. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, das gerações (P_1 , P_2 , F_2 e F_3) dos cruzamentos: A - Pérola x Pratao (alta x média tolerância) e B - Pratao x Pérola (média x alta tolerância), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al.

FIGURA 8. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, das gerações (P_1 , P_2 , F_2 e F_3) dos cruzamentos: A - Fernandes x IAC 5100 (alta x média tolerância) e B - Pérola x Dourado Precoce (alta x média tolerância), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al.

FIGURA 9. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, das gerações (P₁, P₂, F₂ e F₃) dos cruzamentos: A - Quatro Meses x Bico Preto (baixa x baixa tolerância) e B - Bico Preto x Catalão (baixa x baixa tolerância), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al.

FIGURA 10. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, das gerações (P_1 , P_2 , F_2 e F_3) dos cruzamentos: A - IAC 1131 x Pérola² (alta x alta tolerância) e B - Pérola x IAC 1246 (alta x alta tolerância), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al.

tolerantes e tão sensíveis quanto os progenitores. Para o cruzamento envolvendo as variedades Quatro Meses x Pérola (Figura 1A), verifica-se que a média da população F_2 foi superior à média dos progenitores, ocorrendo uma tendência para tolerância ser dominante em relação a suscetibilidade. O oposto verifica-se nos cruzamentos envolvendo as variedades Bico Ganga x IAC-1131 e Bico Preto x IAC-1131 (Figura 2), onde a suscetibilidade aparenta ser dominante.

Este fato pode ser explicado pela ocorrência de baixas temperaturas durante a avaliação desses cruzamentos, uma vez que a casa de vegetação onde os experimentos foram instalados não possuía mecanismo de controle de temperatura.

O arroz sendo uma cultura adaptada às condições tropicais, tem seu crescimento reduzido em condições de baixa temperatura e provavelmente os genes que conferem tolerância ao Al ou os seus produtos (enzimas), tem sua ação inibida.

Os mecanismos de tolerância ao Al envolvem diferentes processos fisiológicos, que são controlados por um complexo enzimático. As enzimas, produtos da ação dos genes, são usualmente ativas somente sob certas condições ótimas de temperatura e pH. Pode ocorrer também que os genes que conferem tolerância ao Al, sejam ativados somente

sob certas condições específicas de temperatura. Neste caso, todo o mecanismo de tolerância envolvido, dependerá das condições do meio.

A influência da temperatura na reação das plantas à toxidez de Al foi bem evidenciada no trabalho realizado por CAMARGO *et alii* (1983). Estes autores observaram que cultivares de arroz submetidas ao tratamento com diferentes concentrações de Al a temperatura de $31 \pm 1^{\circ}\text{C}$ apresentaram maior crescimento das raízes quando comparados com os resultados correspondentes obtidos na temperatura de $25 \pm 1^{\circ}\text{C}$. Os resultados obtidos no presente estudo comprovaram mais uma vez a influência do ambiente no comportamento das plantas à toxidez de Al.

Analizando a frequência de distribuição de plântulas da população F_2 , provenientes dos cruzamentos envolvendo somente variedades tolerantes ao Al, Pérola x IAC-1131 e Pérola x IAC-1246 (Figura 10), observa-se uma menor variação dentro dessas populações, com a maioria dos indivíduos concentrando-se entre os extremos dos progenitores. Observa-se também que as diferenças entre as médias das populações envolvidas nesses cruzamentos foram muito pequenas. Provavelmente, deve existir alguma semelhança genética entre essas variedades utilizadas como progenitoras, dentro dos respectivos cruzamentos.

A distribuição de frequência do comprimento de raiz para as populações F_2 dos cruzamentos envolvendo variedades com tolerância baixa x média, alta x média e baixa x baixa (Figuras 3B a 9), mostrou uma segregação bastante ampla, com uma alta frequência de indivíduos que apresentaram comprimento de raiz além dos extremos dos progenitores. Estas segregações transgressivas sugerem que um sistema múltiplo de genes deve estar envolvido na herança do caráter tolerância ao Al, e provavelmente podem ocorrer ligações e interações não alélicas entre os mesmos, proporcionando a formação de novas combinações gênicas através das recombinações.

Observando a variação de todas as populações F_2 estudadas, provenientes de cruzamentos entre variedades com diferentes reações a toxidez de Al, verifica-se que as mesmas apresentaram uma distribuição contínua, tornando impossível a divisão dos indivíduos segregantes em classes fenotípicas distintas. Isto evidencia que um número relativamente elevado de genes devem estar envolvidos no controle do caráter. Contribui também para esta afirmação a ocorrência de elevado grau de transgressividade nas gerações F_2 , em relação aos respectivos progenitores.

As assimetrias da distribuição observadas nas populações F_2 são provavelmente causadas por efeitos de do-

minância isodirecional de alguns genes. As ligações gênicas, epistasia e interações "genótipo x ambiente" também podem contribuir para a assimetria da distribuição, mas seus efeitos são mínimos quando comparados com os da dominância isodirecional (TOLEDO *et alii*, 1984).

A maioria das populações F_2 estudadas apresentaram uma maior frequência de plântulas tolerantes, indicando uma predominância de genes dominantes para a tolerância.

4.2. Estimativas de parâmetros genéticos

As médias e variâncias das populações P_1 , P_2 , F_2 e F_3 de todos os cruzamentos efetuados (Apêndice 1 a 20), foram utilizadas para se obter as estimativas dos parâmetros genéticos, empregando-se o método dos quadrados mínimos ponderados (MQMP), relatado por MATHER & JINKS (1982).

Primeiramente foram estimados os componentes das médias, admitindo-se inicialmente um modelo envolvendo apenas os efeitos aditivos e de dominância dos genes (m , $[d]$, $[h]$). Pressupondo que os diferentes genes envolvidos, são independentes entre si, para a contribuição da média do caráter, isto é, o efeito total de todos os genes que controlam a tolerância ao Al é a simples soma de seus efeitos

individuais.

A aplicação do teste de quiquadrado (χ^2) de conformidade revelaram que o modelo foi adequado para explicar a variação existente entre as médias das diferentes famílias dos cruzamentos: Quatro Meses x Pérola, Bico Preto x IAC-5544, Bico Preto x Matão, Bico Preto x Dourado Precose, Fernandes x IAC-5544 e IAC-1131 x Pérola. Os demais cruzamentos apresentaram valores de quiquadrado significativamente diferentes de zero ($p \geq 0,05$), revelando que este modelo simples, envolvendo apenas efeitos aditivos e de dominância foi inadequado para explicar as diferenças entre as médias das famílias estudadas.

Pelo insucesso do ajuste do modelo aditivo-dominante para alguns cruzamentos, deve-se pressupor que outros efeitos genéticos estão presentes. A presença de efeitos citoplasmáticos foi descartada uma vez que as populações F_2 recíprocas estudadas foram semelhantes quanto à expressão do caráter tolerância à toxidez de Al.

Um outro modelo incluindo interações não alélicas digênicas do tipo aditivo x aditivo [i] foi adotado, invalidando portanto a pressuposição da independência dos genes envolvidos na herança do caráter.

Neste modelo, pelo fato de se ter estimado

quatro componentes (m , $[d]$, $[h]$, $[i]$) a partir de quatro médias observadas (P_1 , P_2 , F_2 e F_3), não pode ser aplicado o teste quiquadrado de conformidade, pela falta de graus de liberdade.

A significância dos parâmetros estimados foi determinada pelo teste Z, e quando algum parâmetro foi não significativo o mesmo foi eliminado do modelo e os componentes remanescentes foram novamente estimados.

A eliminação desses parâmetros aumentaram a precisão das estimativas dos parâmetros remanescentes, e promoveram a liberação de graus de liberdade para testar a adequação do modelo, para os casos onde a interação não alélica estava presente.

O modelo, incluindo interações não alélicas, mostrou-se adequado para explicar a variabilidade entre as médias das famílias de 3 cruzamentos estudados, Bico Ganga x IAC-1131, Bico Preto x IAC-1131 e Bico Ganga x Dourado Precoces.

Para os demais cruzamentos a adequação do modelo não pode ser testada pela falta de graus de liberdade. Estes resultados indicam que as interações entre os efeitos aditivos x dominantes $[j]$ e dominantes x dominantes $[l]$ não contribuem significativamente para as diferenças entre as

médias das gerações.

As estimativas dos componentes genéticos das médias estão apresentadas na Tabela 9.

Deve-se ressaltar que como não foi observada a presença de efeitos citoplasmáticos no controle do caráter tolerância à toxidez de Al, efetuou-se um "pool" entre as famílias dos cruzamentos recíprocos, respectivamente, e os mesmos foram analisados conjuntamente como se fossem um único cruzamento, restando portanto 17 cruzamentos diferentes.

Os componentes genéticos e ambiental da variância fenotípica, das populações básicas P_1 , P_2 , F_2 e F_3 também foram estimados, utilizando-se o mesmo processo do MQMP. Aqui, as estimativas foram obtidas através do processo de iteração convergente, em decorrência do fato do peso inicial, ter sido obtido dos valores observados. No presente estudo, três iterações foram suficientes para se atingir uma boa estimativa dos parâmetros.

Inicialmente um modelo simplificado, envolvendo apenas os efeitos aditivos, de dominância e de ambiente (D , H , E_1) foi adotado. Este modelo porém, não foi adequado para explicar a variação fenotípica obtida nas populações avaliadas. Todos os cruzamentos apresentaram valores negativos para as estimativas de um ou outro parâmetro gené-

TABELA 9. Estimativas dos componentes genéticos das médias para o comprimento de raiz de plântulas das gerações P_1 , P_2 , F_2 e F_3 , crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al, admitindo-se um modelo envolvendo efeitos aditivos de dominância e interações não alélicas do tipo aditivo x aditivo, para todos os cruzamentos efetuados. Piracicaba, 1987.

Cruzamento	m	[d]	[h]	[i]	χ^2	gl	Probabilidade
Quatro Meses x Pérola	13,60 $\pm$ 0,14	2,15 $\pm$ 0,17	1,59 $\pm$ 0,47		1,39	1	0,24
Bico Ganga x IAC-47	12,91 $\pm$ 0,27	1,69 $\pm$ 0,21	2,12 $\pm$ 0,77	1,07 $\pm$ 0,34	-	-	-
Bico Ganga x IAC-1131	11,40 $\pm$ 0,20	1,89 $\pm$ 0,19	-	2,07 $\pm$ 0,20	3,14	1	0,08
Bico Preto x IAC-1131	12,23 $\pm$ 0,09	2,09 $\pm$ 0,18	-	1,38 $\pm$ 0,20	3,01	1	0,09
Bico Preto x IAC-5544	14,13 $\pm$ 0,14	0,44 $\pm$ 0,17	1,55 $\pm$ 0,48	-	0,41	1	0,53
Bico Preto x Matão	13,64 $\pm$ 0,07	0,57 $\pm$ 0,17	-	-	2,61	2	0,27
Bico Ganga x Dourado Precoce	14,76 $\pm$ 0,22	3,88 $\pm$ 0,65	-	0,59 $\pm$ 0,26	0,21	1	0,66
Bico Preto x Dourado Precoce	14,98 $\pm$ 0,13	-	2,95 $\pm$ 0,44	-	2,76	2	0,26
Fernandes x IAC-5544	15,07 $\pm$ 0,08	0,39 $\pm$ 0,18	-	-	3,27	2	0,20
Fernandes x IAC-5100	12,96 $\pm$ 0,25	0,98 $\pm$ 0,19	4,32 $\pm$ 0,78	1,45 $\pm$ 0,32	-	-	-
Pérola x Matão	15,01 $\pm$ 0,17	0,30 $\pm$ 0,15	3,68 $\pm$ 0,51	2,09 $\pm$ 0,23	-	-	-
Pérola x Pratao	13,78 $\pm$ 0,19	0,73 $\pm$ 0,17	6,72 $\pm$ 0,55	2,89 $\pm$ 0,25	-	-	-
Pérola x Dourado Precoce	15,29 $\pm$ 0,24	0,70 $\pm$ 0,17	4,44 $\pm$ 0,78	1,41 $\pm$ 0,29	-	-	-
Quatro Meses x Bico Preto	13,49 $\pm$ 0,29	1,15 $\pm$ 0,17	1,88 $\pm$ 0,90	-1,00 $\pm$ 0,33	-	-	-
Bico Preto x Catalão	8,48 $\pm$ 0,27	2,57 $\pm$ 0,18	6,60 $\pm$ 0,79	1,95 $\pm$ 0,32	-	-	-
IAC-1131 x Pérola	16,81 $\pm$ 0,07	-	-	-	0,57	3	0,90
Pérola x IAC-1246	16,43 $\pm$ 0,23	0,37 $\pm$ 0,17	2,28 $\pm$ 0,66	0,87 $\pm$ 0,28	-	-	-

tico, e quando os mesmos foram eliminados do modelo, os valores de quiquadrado obtidos foram altamente significativos ($p \geq 0,05$), indicando a inadequação do modelo.

Um segundo modelo incorporando os efeitos genéticos aditivos, de dominância, e interação não alélicas do tipo aditivo x aditivo, mais os efeitos de ambiente (D, H, I, E_1) foi testado. Este modelo apresentou valores de quiquadrado não significativos, mas todas as estimativas de I foram negativas, mostrando-se também inadequado para explicar a variação observada nas populações estudadas.

Um terceiro modelo admitindo a presença de ligações gênicas foi adotado. Neste modelo foram incorporados os efeitos aditivos D_1 e D_2 e os efeitos de dominância H_1 e H_2 resultantes da segregação após primeira ou segunda gametogênese respectivamente.

A significância dos parâmetros estimados foi determinada, utilizando-se como critério o fato deles serem positivos e pelo menos duas vezes maior que o erro. Quando os mesmos foram não significativos estes foram eliminados do modelo e os componentes remanescentes foram novamente estimados, havendo nesses casos a possibilidade de testar a validade do modelo devido a sobra de graus de liberdade.

Este modelo (D_1, D_2, H_1, H_2, E_1) foi adequa-

do para explicar a variabilidade presente nas populações dos cruzamentos: Quatro Meses x Pérola, Bico Preto x IAC-5544 e Quatro Meses x Bico Preto, onde somente os efeitos aditivos (D_1) e os efeitos de ambiente (E_1) foram significativos (Tabela 10). Para os demais cruzamentos foi necessário adotar um quarto modelo, uma vez que os anteriores não foram adequados.

Este quarto modelo, proposto por JINKS & POONI (1982), incorporando efeitos aditivos de primeira e segunda ordem, efeitos epistáticos, ligações gênicas e efeitos de ambiente (D_1 , D_2 , CP, E_1) foi adequado para explicar a variabilidade presente nas populações estudadas de 9 cruzamentos o que corresponde a 53% do total de cruzamentos avaliados.

A significância dos parâmetros estimados foi determinada utilizando-se o mesmo critério de serem duas vezes maior que o erro, somente que neste caso, não levou-se em consideração o sinal da componente de "cross-products" (CP) que como componente de covariância pode assumir valores negativos.

As estimativas dos componentes genéticos e de ambiente das variâncias fenotípicas para as populações estudadas dos diferentes cruzamentos efetuados são apresentadas na Tabela 10.

TABELA 10. Estimativas dos componentes da variância fenotípica para o comprimento de raiz de plântulas das gerações P_1 , P_2 , F_2 e F_3 crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al^{3+} , admitindo-se um modelo envolvendo efeitos aditivos, interações não alélicas e ligações gênicas, para todos os cruzamentos efetuados. Piracicaba, 1987.

Cruzamento	D_1	D_2	CP	E_1	χ^2	gl	Probabilidade
Quatro Meses x Pérola	$5,74 \pm 0,77$	-	-	$1,55 \pm 0,10$	3,44	3	0,33
Bico Ganga x IAC-47	$9,49 \pm 1,49$	-	$-1,91 \pm 0,88$	$2,55 \pm 0,42$	0,55	2	0,75
Bico Ganga x IAC-1131	$4,40 \pm 0,78$	-	$-1,16 \pm 0,50$	$1,49 \pm 0,23$	13,08	2	0,00
Bico Preto x IAC-1131	$5,43 \pm 1,02$	-	$-1,44 \pm 0,61$	$1,70 \pm 0,28$	6,61	2	0,04
Bico Preto x IAC-5544	$6,28 \pm 0,86$	-	-	$1,76 \pm 0,11$	4,55	3	0,21
Bico Preto x Matão	$8,41 \pm 1,39$	-	$-1,33 \pm 0,40$	$1,61 \pm 0,28$	4,05	2	0,13
Bico Ganga x D.Precoce	$11,74 \pm 0,93$	-	-	$0,91 \pm 0,06$	14,74	3	0,02
Bico Preto x D.Precoce	$13,08 \pm 1,25$	-	$-2,48 \pm 0,73$	$1,98 \pm 0,36$	9,74	2	0,08
Fernandes x IAC-5544	$15,31 \pm 1,79$	-	$-1,80 \pm 0,85$	$2,25 \pm 0,42$	8,31	2	0,01
Fernandes x IAC-5100	$10,87 \pm 1,47$	-	$-2,09 \pm 0,85$	$2,43 \pm 0,41$	2,26	2	0,32
Pérola x Matão	$11,42 \pm 1,02$	-	$-2,57 \pm 0,69$	$1,99 \pm 0,34$	8,70	2	0,13
Pérola x Pratao	$10,44 \pm 1,01$	-	$-2,52 \pm 0,65$	$1,93 \pm 0,32$	1,53	2	0,46
Pérola x D.Precoce	$16,13 \pm 1,60$	-	$-3,04 \pm 0,94$	$2,28 \pm 0,47$	15,42	2	0,00
Quatro Meses x B.Preto	$10,91 \pm 1,24$	-	-	$1,51 \pm 0,09$	4,34	3	0,22
Bico Preto x Catalão	$10,35 \pm 1,34$	-	$-1,51 \pm 0,72$	$1,98 \pm 0,35$	0,35	2	0,84
IAC-1131 x Pérola	$8,34 \pm 1,05$	-	$-1,57 \pm 0,58$	$1,64 \pm 0,28$	1,28	2	0,52
Pérola x IAC-1246	$8,92 \pm 1,03$	-	$-2,05 \pm 0,59$	$1,69 \pm 0,29$	1,13	2	0,57

Verifica-se que para alguns cruzamentos este último modelo também não foi adequado, observando-se valores de quiquadrado significativos ($p < 0,05$). Isto deve ter ocorrido em consequência do confundimento dos efeitos de dominância, que embora presentes não puderam ser estimados devido ao número reduzido de gerações disponíveis.

Os efeitos de dominância foram desprezados por estarem acompanhados de coeficientes muito baixos, pois a dominância contribui muito pouco para a variação nos tipos de família utilizadas no presente estudo. Provavelmente se tivessem sido utilizadas famílias de retrocruzamento ou delineamentos especiais como o delineamento II de "North Caroline" seria possível obter uma estimativa precisa dos efeitos de dominância.

4.3. Contrôlo genético do caráter

A análise da Tabela 9 revela que os efeitos aditivos foram positivos e significativamente diferentes de zero para todos os cruzamentos, exceto para os cruzamentos envolvendo as variedades Bico Preto x Dourado Precoce e IAC-1131 x Pérola. No caso destes cruzamentos, a não significância não implica na ausência desse efeito genético, uma vez que o parâmetro [d] que estima os efeitos aditivos dos

genes é influenciado pelo grau de dispersão dos genes nos progenitores.

Foram detectados efeitos de dominância significativos para 11 cruzamentos (64%) e como [h] é significativamente positivo, pressupõe-se que a maioria dos genes que conferem tolerância ao A1 são em geral dominantes sobre os alelos que conferem suscetibilidade.

Observa-se também que a epistasia é um fenómeno amplamente difundido entre esses cruzamentos. Verifica-se que em 11 cruzamentos (64%) ela contribuiu para a variabilidade genética do caráter estudado. O efeito epistático [i] foi significativamente negativo somente para o cruzamento envolvendo as variedades Quatro Meses x Bico Preto. Isto provavelmente ocorreu devido a predominância de sinais opostos dos efeitos aditivos individuais de cada gene.

De um modo geral não podemos concluir se essas interações envolvem ação gênica do tipo complementar ou recessiva, em virtude de não se conhecer a magnitude relativa e os sinais dos efeitos aditivos individuais dos genes que estão interagindo.

Estes resultados sugerem que todas as variedades utilizadas como progenitoras nos respectivos cruzamentos, diferem geneticamente para sua tolerância à toxidez ao

Al. Excessão ocorre no cruzamento envolvendo as variedades Pérola x IAC-1131, onde os efeitos [d], [h] e [i] não foram significativamente diferentes de zero. Pode-se pressupor que neste cruzamento ocorreu uma dispersão dos genes nos progenitores, onde a magnitude dos efeitos genéticos são reduzidos, devido aos efeitos contrabalanceados dos genes de sinais opostos, anulando-se no somatório. Contudo, esta suposição não pode ser comprovada, baseando-se apenas nos estudos das médias, a utilização de parâmetros estatísticos de segundo grau (variâncias), permitiu que fosse feita uma melhor distinção.

A análise dos componentes da variação fenotípica (Tabela 10) revela a presença de efeitos de ligações genéticas em todos os cruzamentos estudados.

A componente aditiva da variação, resultante da segregação na gametogênese das populações F_1 (D_1) foram significativamente diferentes de zero para todos os cruzamentos efetuados. Simultaneamente, o componente aditivo D_2 resultante da segregação na gametogênese das populações F_2 foi não significativo para todos os cruzamentos estudados. Isto evidencia uma maior quantidade de genes ligados em associação do que em repulsão, controlando o caráter tolerância ao Al em arroz de sequeiro.

O componente de "cross products" (CP) que é

uma covariância resultante da não independência da segregação dos diversos locos e que também engloba os efeitos da interação não alélica do tipo aditivo x aditivo foi negativo e significativamente diferente de zero para 13 cruzamentos estudados (76,5%). Evidenciando mais uma vez a presença de ligações gênicas e interações não alélicas no controle do caráter tolerância à toxidez de Al.

Deve-se salientar que na presença de efeitos epistáticos o componente aditivo da variância genética (D) não pode ser estimado separadamente e contém o componente epistático, devido a interação entre locos homozigotos. Portanto, as estimativas da magnitude do componente aditivo da variação genética obtidas no presente estudo, estão inflacionadas pela componente de "cross products" que engloba os efeitos das interações não alélicas do tipo aditivo x aditivo.

Os resultados apresentados nas Tabelas 9 e 10 evidenciam a existência de um sistema múltiplo de genes, com predominância dos efeitos genéticos aditivos, embora os efeitos de dominância estejam presentes. Os efeitos dos vários genes sobre o caráter estão correlacionados através de ligações e interações não alélicas. Portanto, pode-se verificar o quanto é complexo o controle do caráter tolerância a toxidez de Al em arroz de sequeiro.

Contudo, a presença de um sistema genético complexo é mais racional, pois é improvável que a ação de um único gene possa ser responsável por todos os mecanismos de tolerância existentes nas plantas.

4.4. Relação entre os parâmetros genéticos estimados

4.4.1. Estimativas dos coeficientes de herdabilidade

Os valores dos coeficientes de herdabilidade no sentido amplo estimados para o comprimento de raiz, de plântulas crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al, encontram-se na Tabela 11.

Observa-se que os coeficientes estimados foram altos, variando de 0,51 a 0,87 para todos os cruzamentos estudados, com excessão dos valores obtidos, para os cruzamentos envolvendo as variedades Bico Ganga x IAC-1131 e Bico Preto x IAC-1131, que foram iguais a 0,33 e considerados médios, evidenciando a ocorrência de uma menor variabilidade genética nas respectivas populações F_2 estudadas.

Os elevados valores do coeficiente de herdabilidade obtidos para a maioria dos cruzamentos, indicam que grande parte da variabilidade observada nas populações F_2 foi de origem genética. Em consequência disso, a seleção de

TABELA 11. Estimativas dos coeficientes de herdabilidade no sentido amplo (h^2_a), do grau médio de dominância (gmd), da porcentagem de heterose (%h) e depressão endogâmica (%d.e.) para o comprimento de raiz de plântulas de arroz, crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al, para todos os cruzamentos efetuados. Piracicaba, 1987.

Cruzamento	h^2_a	gmd	%h	%d.e
Quatro Meses x Pérola	0,68	0,74	11,69	5,20
Bico Ganga x IAC-47	0,51	1,25	16,42	7,05
Bico Ganga x IAC-1131	0,33	0,00	0,00	0,00
Bico Preto x IAC-1131	0,33	0,00	0,00	0,00
Bico Preto x IAC-5544	0,68	3,52	10,97	4,94
Bico Preto x Matão	0,74	0,00	0,00	0,00
Bico Ganga x Dourado Precoce	0,87	0,00	0,00	0,00
Bico Preto x Dourado Precoce	0,71	∞	19,69	8,23
Fernandes x IAC-5544	0,76	0,00	0,00	0,00
Fernandes x IAC-5100	0,61	4,41	33,30	29,23
Pérola x Matão	0,64	12,27	24,52	9,85
Pérola x Pratão	0,52	9,20	48,76	16,39
Pérola x Dourado Precoce	0,73	0,16	29,04	11,25
Quatro Meses x Bico Preto	0,80	1,63	13,94	6,12
Bico Preto x Catalão	0,66	2,56	77,83	21,88
IAC-1131 x Pérola	0,61	0,00	0,00	0,00
Pérola x IAC-1246	0,57	6,16	13,88	6,09

plantas tolerantes em gerações iniciais de autofecundação (F_2 , F_3) deve ser eficiente.

Alta herdabilidade da tolerância a toxidez de Al , também foi detectada por CAMARGO (1984) e AZZINI et alii (1987b).

Nessas condições a introdução da tolerância em variedades com características agronômicas desejáveis é possível, podendo-se efetuar as seleções de plantas tolerantes através dos métodos de melhoramento convencionais como o método genealógico ou seleção recorrente.

Os coeficientes de herdabilidade no sentido restrito não puderam ser calculados pelo fato das estimativas dos componentes aditivos da variação genética (D) estarem inflacionadas pelos efeitos de "cross products". Neste caso, a utilização desse parâmetro para o cálculo da herdabilidade no sentido restrito, promoveria a obtenção de uma estimativa muito superior a real, não servindo como uma medida de progresso genético esperado.

4.4.2. Estimativas da heterose e depressão endogâmica

A heterose foi estimada como a porcentagem de

aumento do crescimento de raiz de plântulas F_1 , cultivadas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al, em relação a média dos progenitores.

Sendo a depressão endogâmica o oposto da heterose, a mesma foi calculada como a porcentagem de redução de crescimento de raiz de plântulas F_2 , cultivadas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al, em relação ao híbrido F_1 . Os valores obtidos para essas estimativas são apresentados na Tabela 11.

Os valores de heterose obtidos variaram de 0% a 77,83%. Para os cruzamentos envolvendo as variedades Bico Preto x Catalão e Pérola x Pratão, a heterose contribuiu significativamente para o aumento do crescimento das raízes de plântulas crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al. Provavelmente os valores elevados da heterose obtidos nesses cruzamentos, foram decorrentes da diversidade genética existente entre os progenitores.

De uma maneira geral, a redução do comprimento de raiz não foi tão acentuada com a endogamia, sendo que os coeficientes de depressão endogâmica obtidos, variaram de 0% a 29,23%. Esses efeitos relativamente pequenos da endogamia já eram previstos, pelo fato do arroz ser uma planta de autofecundação, e portanto, pressupõe-se que os genes recessivos indesejáveis presentes na espécie, tenham sido eli-

minados através da seleção natural, durante o seu processo evolutivo.

Quanto aos valores nulos obtidos, não se pode afirmar que os efeitos da heterose ou da endogamia não estejam presentes, pois pode ter ocorrido a anulação dos efeitos de dominância [d] durante o somatório dos efeitos individuais de cada gene, devido a presença de dominância ambidirecional.

4.4.3. Estimativas do grau médio de dominância (g $\bar{m}$ d)

Os g $\bar{m}$ d foram estimados a partir dos componentes de média, conforme metodologia relatada por FALCONER (1960). As estimativas obtidas estão apresentadas na Tabela 11.

Os valores obtidos sugerem uma provável ausência de efeitos de dominância, ou então presença de dominância ambidirecional dos genes que controlam tolerância ao Al, nos cruzamentos envolvendo as variedades Bico Ganga x IAC-1131, Bico Preto x Matão, Bico Ganga x Dourado Precoce, Fernandes x IAC-5544 e IAC-1131 x Pérola.

Nos cruzamentos envolvendo as variedades Quatro Meses x Pérola e Pérola x Dourado Precoce, os valores do

g $\hat{m}$ d obtidos indicaram a possibilidade da tolerância ao Al ser condicionada por genes com dominância parcial. No estudo de herança realizado por CAMARGO (1984) os g $\hat{m}$ d estimados para todos os cruzamentos efetuados indicaram dominância parcial dos genes que condicionam suscetibilidade ao Al. Todavia as variedades utilizadas como progenitoras não foram as mesmas utilizadas no presente estudo.

Para os demais cruzamentos os g $\hat{m}$ d estimados foram relativamente elevados, obtendo-se até valores infinitos. Esses resultados comprovam que a estimação desse parâmetro através dos componentes de média ($[h]/[d]$) não é a maneira mais indicada. Os elevados valores obtidos sugerem que o componente aditivo da média ($[d]$) é uma subestimação de $\sqrt{D}$. Isto provavelmente ocorreu devido a dispersão dos genes que controlam tolerância ao Al nos pais.

4.4.4. Estimativas do potencial genético dos cruzamentos efetuados

As estimativas do potencial genético dos cruzamentos efetuados, foram calculadas utilizando-se os componentes m , $[h]$ e D e a equação de distribuição normal de acordo com a metodologia proposta por JINKS & POONI (1976) e TOLEDO et alii (1984).

Estas previsões foram baseadas nas suposições de que a distribuição das linhagens ou dos híbridos simples, provenientes de um cruzamento entre duas variedades tem distribuição normal ou aproximadamente normal, para caracteres controlados por muitos genes. Podendo-se portanto, efetuar previsões de proporção de indivíduos que se colocará acima ou abaixo da média, do padrão escolhido.

Os efeitos de vários fatores genéticos causadores de não normalidade como epistasia, ligações gênicas e dominância isodirecional, detectados no presente estudo, foram ignorados ao aproximar-se a distribuição das linhagens e híbridos com a distribuição normal.

JINKS & POONI (1976) e TOLEDO *et alii* (1984), relatam que na prática, quando o número de genes envolvidos é grande, esses efeitos causadores de não normalidade tendem-se a cancelar e os desvios observados não são significativos.

Conforme já relatado, as estimativas da magnitude do componente aditivo da variância genética (D), obtidos no presente estudo, estão inflacionados pelo componente de "cross products". Contudo este parâmetro foi utilizado para obter as previsões do potencial dos cruzamentos, uma vez que o teste utilizado é robusto aos desvios à normalidade (STEEL & TORRIE, 1960).

As estimativas das proporções de linhas puras e híbridos simples de segundo ciclo, com tolerância acima ou abaixo dos padrões foram obtidas para todos os cruzamentos efetuados e estão apresentados nas Tabelas 12 a 20.

Baseando-se nas médias dos padrões e nas proporções esperadas verifica-se que os cruzamentos envolvendo as variedades Fernandes x IAC-5544, Fernandes x IAC-5100, Pérola x Matão, Pérola x Pratão, Pérola x Dourado Precoces e IAC-1131 x Pérola, deverão proporcionar uma maior quantidade de linhagens com alta tolerância ao Al. Por outro lado, os cruzamentos envolvendo as variedades Quatro Meses x Pérola, Bico Ganga x IAC-1131 e Quatro Meses x Bico Preto, podem ser considerados os menos potenciais para obtenção de linhagens tolerantes, pois os mesmos apresentaram uma elevada proporção de indivíduos que deverão ser inferiores ao progenitor mais suscetível.

Os cruzamentos: Bico Ganga x Dourado Precoces, Bico Preto x IAC-5544, Fernandes x IAC-5544, Fernandes x IAC-5100, Pérola x Pratão, Pérola x Dourado Precoces, IAC-1131 x Pérola e Pérola x IAC-1246, mostraram-se mais promissores para originar híbridos simples de segundo ciclo, com tolerância ao Al superior ao progenitor mais tolerante.

Obseva-se também que os cruzamentos envolvendo as variedades Bico Ganga x Dourado Precoces, Fernandes x

TABELA 12. Proporções esperadas de linhagens e híbridos simples de segundo ciclo com tolerância ao Al acima ou abaixo dos padrões, para os cruzamentos entre as variedades: Quatro Meses (P_2) x Pérola (P_1) e Bico Ganga (P_2) x IAC-47 (P_1). Piracicaba, 1987.

Quatro Meses x Pérola		Bico Ganga x IAC-47	
Padrão	Proporção de linhagens	Padrão	Proporção de linhagens
$\geq P_1$	0,11	$\geq P_1$	0,10
$\leq P_2$	0,41	$\leq P_2$	0,11
$\geq F_1$	0,18	$\geq F_1$	0,17
Proporção de híbridos		Proporção de híbridos	
$\geq P_1$	0,23	$\geq P_1$	0,15

TABELA 13. Proporções esperadas de linhagens e híbridos simples de segundo ciclo, com tolerância ao Al acima ou abaixo dos padrões, para os cruzamentos entre as variedades: Bico Ganga (P_2) x IAC-1131 (P_1) e Bico Preto (P_2) x IAC-1131 (P_1). Piracicaba, 1987.

Bico Ganga x IAC-1131		Bico Preto x IAC-1131	
Categoria	Proporção de linhagens	Categoria	Proporção de linhagens
$\geq P_1$	0,10	$\geq P_1$	0,02
$\leq P_2$	0,39	$\leq P_2$	0,17
$\geq F_1$	0,50	$\geq F_1$	0,50
	Proporção de híbridos		Proporção de híbridos
$\geq P_1$	0,00	$\geq P_1$	0,00

TABELA 14. Proporções esperadas de linhagens e híbridos simples de segundo ciclo, com tolerância ao Al acima ou abaixo dos padrões, para os cruzamentos entre as variedades: Bico Preto (P_2) x IAC-5544 (P_1) e Bico Preto (P_2) x Matão (P_1). Piracicaba, 1987.

Bico Preto x IAC-5544		Bico Preto x Matão	
Padrão	Proporção de linhagens	Padrão	Proporção de linhagens
$\geq P_1$	0,41	$\geq P_1$	0,41
$\leq P_2$	0,11	$\leq P_2$	0,04
$\geq F_1$	0,19	$\geq F_1$	0,12
	Proporção de híbridos		Proporção de híbridos
$\geq P_1$	0,93	$\geq P_1$	0,78

TABELA 15. Proporções esperadas de linhagens e híbridos simples de segundo ciclo, com tolerância ao Al, acima ou abaixo dos padrões, para os cruzamentos entre as variedades: Bico Ganga (P_1) x Dourado Precoces (P_2) e Bico Preto (P_2) x Dourado Precoces (P_1).

<u>Bico Ganga x Dourado Precoces</u>		<u>Bico Preto x Dourado Precoces</u>	
Padrão	Proporção de linhagens	Padrão	Proporção de linhagens
$\geq P_1$	0,48	$\geq P_1$	0,41
$\leq P_2$	0,02	$\leq P_2$	0,04
$\geq F_1$	0,50	$\geq F_1$	0,12
	Proporção de híbridos		Proporção de híbridos
$\geq P_1$	0,80	$\geq P_1$	0,78

TABELA 16. Proporções esperadas de linhagens e híbridos simples de segundo ciclo, com tolerância ao Al, acima ou abaixo dos padrões, para os cruzamentos entre as variedades: Fernandes (P_1) x IAC-5544 (P_2) e Fernandes (P_1) x IAC-5100 (P_2). Piracicaba, 1987.

Fernandes x IAC-5544		Fernandes x IAC-5100	
Padrão	Proporção de linhagens	Padrão	Proporção de linhagens
$\geq P_1$	0,43	$\geq P_1$	0,34
$\leq P_2$	0,08	$\leq P_2$	0,16
$\geq F_1$	0,50	$\geq F_1$	0,44
	Proporção de linhagens		Proporção de linhagens
$\geq P_1$	0,98	$\geq P_1$	0,44

TABELA 17. Proporções esperadas de linhagens e híbridos simples de segundo ciclo, com tolerância ao Al, acima ou abaixo dos padrões, para os cruzamentos entre as variedades Pérola (P_1) x Matão (P_2) e Pérola (P_1) x Pratão (P_2). Piracicaba, 1987.

Pérola x Matão		Pérola x Pratão	
Padrão	Proporção de linhagens	Padrão	Proporção de linhagens
$\geq P_1$	0,44	$\geq P_1$	0,37
$\leq P_2$	0,01	$\leq P_2$	0,13
$\geq F_1$	0,06	$\geq F_1$	0,04
	Proporção de híbridos		Proporção de híbridos
$\geq P_1$	0,34	$\geq P_1$	0,44

TABELA 18. Proporções esperadas de linhagens e híbridos simples de segundo ciclo, com tolerância ao Al, acima ou abaixo dos padrões, para os cruzamentos entre as variedades: Pérola (P_1) x Dourado Precoce (P_2) e Quatro Meses (P_2) x Bico Preto (P_1). Piracicaba, 1987.

Pérola x Dourado Precoce		Quatro Meses x Bico Preto	
Padrão	Proporção de linhagens	Padrão	Proporção de linhagens
$\geq P_1$	0,37	$\geq P_1$	0,48
$\leq P_2$	0,13	$\leq P_2$	0,32
$\geq F_1$	0,13	$\geq F_1$	0,21
	Proporção de híbridos		Proporção de híbridos
$\geq P_1$	0,48	$\geq P_1$	0,57

TABELA 19. Proporções esperadas de linhagens e híbridos simples de segundo ciclo, com tolerância ao Al, acima ou abaixo dos padrões, para os cruzamentos entre as variedades: Bico Preto (P_1) x Catalão (P_2) e IAC-1131 (P_2) x Pérola (P_1). Piracicaba, 1987.

Bico Preto x Catalão		IAC-1131 x Pérola	
Padrão	Proporção de linhagens	Padrão	Proporção de linhagens
$\geq P_1$	0,02	$\geq P_1$	0,47
$\leq P_2$	0,11	$\leq P_2$	0,02
$\geq F_1$	0,00	$\geq F_1$	0,50
	Proporção de híbridos		Proporção de híbridos
$\geq P_1$	0,268	$\geq P_1$	0,48

TABELA 20. Proporções esperadas de linhagens e híbridos simples de segundo ciclo, com tolerância ao Al acima ou abaixo dos padrões, para o cruzamento entre as variedades Pérola (P_2) x IAC-1246 (P_1). Piracicaba, 1987.

Pérola	x	IAC-1246
Padrão		Proporção de linhagens
$\geq P_1$		0,28
$\leq P_2$		0,09
$\geq F_1$		0,14
		Proporção de híbridos
$\geq P_1$		0,47

IAC-5544, Fernandes x IAC-5100, IAC-1131 x Pérola, mostraram-se os mais promissores para originar linhagens superiores aos híbridos F_1 .

4.5. Comparação dos resultados obtidos com outros estudos de herança

Os resultados apresentados por outros autores sobre o estudo da herança da tolerância ao Al em arroz, não são em alguns casos semelhantes aos obtidos no presente trabalho.

A análise dos resultados obtidos sugerem que a tolerância à toxidez de Al em arroz de sequeiro é controlada por um sistema múltiplo de genes, com uma tendência geral para tolerância ser dominante sobre a suscetibilidade. Entretanto, os resultados obtidos por MARTINEZ (1976), revelaram que a tolerância é recessiva e dois pares de genes estão envolvidos na herança do caráter. A ação parcialmente recessiva dos genes que condicionam tolerância ao Al foi observada nos estudos realizados por CAMARGO (1984).

Essas discrepâncias quanto ao tipo de ação gênica envolvida na tolerância ao Al, podem ser resultante da interferência de fatores ambientais, ou podem ocorrer em consequência das diferentes concentrações de Al utilizadas na

avaliação das populações segregantes.

A influência do estresse de Al no tipo de ação gênica envolvida na herança do caráter, foi comprovada em populações híbridas de trigo, por CAMARGO (1981). Este autor observou uma quebra gradual da dominância a medida que a concentração de Al aumentava no meio de crescimento. A influência de fatores ambientais, principalmente a temperatura, também podem interferir nos resultados obtidos, conforme foi constatado no presente estudo. Em consequência disso controles eficientes sobre as condições ambientais como temperatura, pH, intensidade luminosa, etc., são necessários nas avaliações de genótipos à toxidez de Al, pois os genes que condicionam a tolerância são muito influenciados pelas condições de ambiente.

Um número reduzido de genes envolvidos no controle da tolerância foi obtido na maioria dos estudos realizados em diferentes espécies (KERRIOGE & KRONSTRAD, 1968; REID, 1971; LAFEVER & CAMPBELL, 1978; SILVA, 1979; NODARI, 1980). Entretanto, os trabalhos mais recentes de estudo de herança relatam que um sistema poligênico está envolvido no controle do caráter (CUTRIN, 1979; MAGNAVACA, 1982; NYACHIRO & BRIGGS, 1987; AZZINI *et alii*, 1987).

Na revisão de literatura (2.3.) foram relatados os diversos mecanismos de tolerância das plantas à toxi-

dez de Al. Porém ainda não está bem definido como estes mecanismos são correlacionados e quais os mais importantes entre eles. Todavia é improvável que um único gene possa controlar todos esses mecanismos. A presença de um sistema gênico complexo é mais viável.

Essas discrepâncias quanto ao tipo de herança qualitativa ou quantitativa, podem ser resultantes da presença de ligações gênicas, onde os genes que conferem tolerância formam um complexo ou um bloco de genes ligados, simulando um sistema de um único gene, resultando uma taxa de segregação semelhante a de poucos genes.

5. CONCLUSÕES

Após a análise e interpretação dos resultados obtidos as seguintes conclusões puderam ser tiradas:

- todas as variedades utilizadas como progenitoras, nos respectivos cruzamentos efetuados diferiram geneticamente para sua tolerância à toxidez de Al;
- as variedades IAC-1246 e Pérola utilizadas como progenitoras, apresentaram-se como as mais tolerantes ao Al, podendo ser utilizadas como fontes de tolerância nos programas de melhoramento de arroz, visando a incorporação da tolerância em variedades agronomicamente promissoras;
- não houve interferência de efeitos citoplasmáticos na herança do caráter, indicando que a tolerância é controlada por genes existentes no núcleo;

- a tolerância provavelmente é controlada por um sistema múltiplo de genes, sendo que os efeitos genéticos aditivos predominam no controle do caráter, embora os efeitos de dominância tenham sido significativos para alguns cruzamentos;
- os efeitos dos vários genes sobre o caráter estão correlacionados através de ligações e interações não alélicas do tipo aditivo x aditivo;
- a tolerância aparenta ser dominante em relação à suscetibilidade;
- a seleção de plantas tolerantes em gerações iniciais de autofecundação (F_2 e F_3) deve ser eficiente, em virtude das elevadas estimativas do coeficiente de herdabilidade no sentido amplo obtidos;
- a tolerância pode ser facilmente incorporada em variedades agronomicamente superiores mas sensíveis ao Al através da hibridação, sendo que as populações segregantes poderão ser conduzidas pelos métodos usuais de melhoramento como o genealógico ou seleção recorrente.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AHMADI, N. Variabilité génétique et hérédité de mécanismes de tolérance à la séchresse chez de riz *Oryza sativa* L.
1. Développement du système racinaire. **Agronomie Tropicale**, Paris, 38(2): 110-117, 1983.
- ALLARD, R.W. **Principles of plant breeding**. 3. ed. New York, John Willey, 1960. 485 p.
- ANDREW, C.S.; JOHNSON, A.D.; SANDLAND, R.L. Effect of aluminum on the growth and chemical composition of some tropical and temperate pasture legumes. **Australian Journal of Agricultural Research**, Melbourne, 24: 325-339, 1973.
- ANIOL, A.; HILL, R.D.; LARTER, E.N. Aluminum tolerance of spring rye inbred lines. **Crop Science**, Madison, 20: 205-208, 1980.

AZZINI, L.E.; FURLANI, P.R.; TISSELI Fº, O. Tolerância ao alumínio em arroz. In: REUNIÃO NACIONAL DE PESQUISA DO ARROZ, III, Goiânia, 1987. **Resumos.** Goiânia, CNPAF-EMBRAPA, 1987a. p. 51.

AZZINI, L.E.; FURLANI, P.R.; TISSELI Fº, O. Genética da tolerância a alumínio em arroz. In: REUNIÃO NACIONAL DE PESQUISA DO ARROZ, III, Goiânia, 1987. **Resumos.** Goiânia, CNPAF - EMBRAPA, 1987b. p. 50.

BECKMAN, I. Cultivation and breeding of wheat (*Triticum vulgare* Will.) in the south of Brazil. In: WRIGHT, M.J. ed. **Plant adaptation to mineral stress in problem soils.** Beltsville, Maryland, 1976. p. 409-416.

BERTRAND, D. & WOLF, A. de. Aluminum trace element necessary for corn? **Biology Abstracts**, Manasha, 50: 133592, 1968.

CAMARGO, C.E. de O. Melhoramento do trigo. I. Hereditariedade da tolerância à toxicidade do alumínio. **Bragantia**, Campinas, 40: 33-45, 1981.

CAMARGO, C.E. de O.; CAMARGO, O.B. de A.; SOUZA, D.M. de. Tolerância de cultivares de arroz a diferentes níveis de alumínio em solução nutritiva. **Bragantia**, Campinas, 42: 191-201, 1983.

CAMARGO, C.E. de O. Evidência genética da tolerância ao alumínio em arroz. *Bragantia*, Campinas, 43(1): 95-110, 1984.

CAMARGO, C.E. de O.; CAMARGO, O.B. de A.; SOUZA, D.M. Diferentes concentrações de alumínio em solução nutritiva na tolerância de cultivares de arroz. *Bragantia*, Campinas, 43(2): 357-368, 1984.

CAMARGO, C.E. de O. & CAMARGO, O.B. de A. Estudo comparativo da tolerância à toxicidade de ferro e alumínio em arroz. *Bragantia*, Campinas, 44(1): 97-114, 1985.

CAMBRAI, J. & CALBO, A.G. Efeito do alumínio sobre a absorção e sobre o transporte de fósforo em dois cultivares de sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench.). *Revista Ceres*, Viçosa, 27: 615-625, 1980.

CHANDRARATNA, M.F. *Genetics and breeding of rice*, Great Britain, Longmans, 1964. 389 p.

CHANDRY, M.A.; YOSHIDA, S.; VERGARA, B.S. Induced mutations of aluminum tolerance after N-methyl-N-nitrosourea treatment of fertilized egg cells in rice (*Oryza sativa* L.). *Environmental and Experiment Botany*, New York, 27(1): 37-43, 1986.

- CLARK, R.B. Effect of aluminum on growth and mineral elements of Al-tolerant and Al-intolerant corn. **Plant and soil**, Netherlands, 47: 653-662, 1977.
- CLARK, R.B.; PIER, P.A.; KNUDSEN, D.; MARAN VILLE, J.W. Effect of trace element deficiencies and excesses on mineral nutrients in sorghum. **Journal of Plant Nutrition**, New York, 3: 357-374, 1981.
- CLARKSON, D.T. Metabolic aspects of aluminum toxicity and some possible mechanisms of resistance. In: RORISON, I. H. ed. **Ecological aspects of the mineral nutrition of plants**. Oxford, Blackwell Scientific publications, 1969. p. 381-397.
- CUMMING, J.R.; ECKERT, R.T.; EVANS, L.S. Effect of aluminum on ^{32}P uptake and translocations by red spruce seedlings. **Canadian Journal of Forest Research**, Toronto, 16(4): 864-867, 1986.
- CUTRIM, V. dos A. Herança da tolerância à toxidez causada pelo alumínio em arroz (**Oryza sativa** L.). Viçosa, 1979. 67 p. (M.S. - Universidade Federal de Viçosa).
- DE DATTA, S.K. **Principles and practices of rice production**. New York, John Willey and Sons, 1981, 618 p.

EDWARDS, T.H.; HORTON, B.D.; KIRPATRICK, H.C. Aluminum toxicity symptoms in peach seedlings. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Michigan, 101: 133-142, 1976.

ELLIS, R.C. The mobilization of iron by extracts of **Eucalyptus** leaf litter. **Journal of Soil Science**, England, 22: 8-22, 1971.

FAGÉRIA, N.K. & ZIMMERMANN, F.J.P. Seleção de cultivares de arroz para tolerância a toxidez de alumínio em solução nutritiva. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, 14: 141-147, 1979.

FAGÉRIA, N.K. Tolerância diferencial de cultivares de arroz ao alumínio em solução nutritiva. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, 17(1): 1-9, 1982.

FAHL, J.I.; CARELLI, M.L.C.; DEUBER, R.; NOGUEIRA, S. dos S. S. Respostas de cultivares de arroz (**Oryza sativa** L.) ao alumínio em solução nutritiva. **Revista de Agricultura**, Piracicaba, 57(4): 257-266, 1982.

FALCONER, D.S. **Introduction to quantitative genetics**. Edinburg, Oliver & Boyd, 1960. 365 p.

FOOD and Agriculture Organization of the United Nations

Monthly. Bulletin of Statistics, Rome, Vol. 9, december 1986.

FONSECA Jr., N. da S. Estudo da herança da tolerância ao alumínio em soja (**Glycine max** (L.) Merril), pelo método da hematoxilina. Viçosa, 1982. 46 p. (M.S. - Universidade Federal de Viçosa).

FOY, C.D. Effects of aluminum on plant growth. In: CARSON, E.W. ed. **The plant root and its environment**. University Press of Virginia, Charlottesville, 1974. p. 601-642.

FOY, C.D. & FLEMING, A.L. The physiology of plant tolerance to excess available aluminum and manganese in acid soils. In: JUNG, G.A. Ed. **Crops tolerate to sub optimal land conditions**. American Society Agronomist, Madison, 1978. p. 301-328.

FOY, C.D.; CHANEY, R.L.; WHITE, M.C. The physiology of metal toxicity in plants. **Annual Review of Plant Physiology**, New York, 29: 511-566, 1978.

FOY, C.D. & FLEMING, A.L. Aluminum tolerance of two wheat cultivars related to nitrate reductase activities. **Journal of Plant Nutrition**, New York, 5: 1313-1333, 1982.

FOY, C.D. Plant adaptation to mineral stress in problem soils. Invitational lecture in a series of seminars on "plant breeding solutions for soils stress problems. **Iowa State Journal of Research**, 57(4): 339-354, 1983.

7 FOY, C.D. Physiological effects of hydrogen, aluminum and manganese toxicities in acid soil. Invitational contribution of the Plant Stress Laboratory, Plant Physiology Institute. Agronomy Monograph nº 12, 2. Ed. Copyright, Madison, 1984.

FURLANI, P.R. & CLARK, R.B. Screening sorghum for aluminum tolerance in nutrient solutions. **Agronomy Journal**, Madison, 73: 587-594, 1981.

GARCIA, O. & SILVA, W.J. da. Análise genética da tolerância ao alumínio em milho. **Ciência e Cultura**, São Paulo, 31: 585, 1979.

GOODLAND, R. Olegotrofismo e alumínio no cerrado. In: SIMPÓSIO SOBRE O CERRADO, III, São Paulo, 1971. **Anais**. São Paulo, 1971. p. 44-60.

HANSON, W.D. & KAMPRATH, E.J. Selection for aluminum tolerance in soybean based on seedling root growth. **Agronomy Journal**, Madison, 71: 581-586, 1979.

HECHT-BUCHHOLZ, C. & FOY, C.D. Effect of aluminium toxicity on root morphology of barley. In: BROUWER, R. -ed.

Strutucture and function of plant roots. The Hague, 1981. p. 343-345.

HOAGLAND, D.R. & ARNON, D.I. **The water culture method for growing plants without soil.** Cali. Agric. Exp. Bta. (Circular 347). 1950.

HORTON, B.D. & EDWARDS, J.H. Diffusive resistance rates and stomatal aperatures of peach seedlings as affected by Al concentrations. **Horticultural Science**, Michigan, 11: 591-593. 1976.

HOWELER, R.H. & CADAVID, L.F. Screening of rice cultivars for tolerance to Al toxicity in nutrient solutions as compared with a field screening method. **Agronomy Journal**, Madison, 68: 551-555, 1976.

HUCK, M.G. Impairment of sucrose utilization for cell wall formation in the roots of aluminum damaged cotton seedlings. **Plant and cell physiology**, Kyoto, 13: 7-14, 1972.

INSTITUTO Brasileiro de Geografia e Estatística. Secretaria de Planejamento da Presidência da República. Censo Agropecuário do Brasil. Rio de Janeiro, 1980.

INTERNATIONAL Rice Research Institute. Annual report for 1973. IRRI, Philippines, 1974.

INTERNATIONAL Rice Research Institute. Annual report for 1979, IRRI, Philippines, 1980.

JINKS, J.L. & POONI, H.S. Predicting the properties of recombinant inbred lines derived by single seed descent. **Heredity**, Harlow, 45: 305-312, 1976.

JINKS, J.L. & POONI, H.S. Predicting the properties of pure breeding lines extractable from a cross in the presence of linkage. **Heredity**, Harlow, 49(3): 265-270, 1982.

KAUFMAN, M.D. & GARDNER, E.H. Segmental liming of soil and its effect on the growth of wheat. **Agronomy Journal**, Madison, 70: 331-336, 1978.

KERRIDGE, P.C. & KRONSTAD, W.E. Evidence of genetic resistance to aluminum toxicity in wheat (**Tricicum aestivum** L.). **Agronomy Journal**, Madison, 60: 710-711, 1968.

KITAGAWA, T.; MORISHITA, T.; TACHIBANA, Y.; NAMAI, H.; OHTA, Y. Differential aluminum resistance of wheat varieties and secretion of organic acids. **Japanece Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, 57(4): 352-358, 1986.

KLIMASHEVESKII, E.L. & BEREZOVSKII, K.K. Genetic resistance of plants to ionic toxicity in the root zone. **Soviet Plant Physiology**, New York, 20(2): 51-54, 1973.

KLIMASHEVESKII, E.L. & CHERNYSHEVA, N.F. Content of organic acids and physiologically active compounds in plants differing in their susceptibility to the toxicity of Al^{+3} . **Soviet Agricultural Sciences**, New York, 2: 5-8, 1980.

KLIMASHEVESKII, E.L. & DEDOV, V.M. Localization of the mechanism of growth inhibiting action of Al^{+3} in elongation cells walls. **Soviet Plant Physiology**, New York, 22(6): 1040-1047, 1975.

KO, W.H. & HORA, F.K. Identification of an Al ion as a soil fungotoxin. **Soil Science**, Baltimore, 113: 42-42, 1972.

KONZACK, C.F.; POLLE, E.; KITTRICK, J.A. Screening several crops for aluminum tolerance. In: WRIGHT, M.J. ed. **Plant adaptation to mineral stress in problem soils**. Beltsville, Maryland, 1976. p. 311-327.

LAFEVER, H.N. & CAMPBELL, L.G. Inheritance of aluminum tolerance in wheat. **Canadian Journal of Genetics and Cytology**, Wuebec, 20: 355-364, 1978.

- LEE, E.H. & FOY, C.D. Aluminum tolerance of two snapbean cultivars related to organic acid content evaluated by high-performance liquid chromatography. **Journal of Plant Nutrition**, New York, 9(12): 1481-1498, 1986.
- LIBIEG, G.F. Jr.; VANSELOW, A.P.; CHAPMAN, H.O. Effects of aluminum on copper toxicity as revealed by solution culture and spectrographic studies of citrus. **Soil Science**, Balrimore, 53: 341-351, 1942.
- LOPEZ-BENITEZ, A. Influence of aluminum toxicity in intergeneric crosses of wheat and rye. Corvallis, 1977. (Ph.D. thesis - Oregon State University).
- MAGNAVACA, R. Genetic variability and inheritance of aluminum tolerance in maize (**Zea mays** L.). Nebraska, 1982. 135 p. (Ph.D. thesis - University of Nebraska).
- MALAVOLTA, E. **Práticas de nutrição mineral de plantas**. Curso de Pós-Graduação de Solos e Nutrição de Plantas. ESALQ/USP. Apostila mimeografada, 1975. 65 p.
- MALAVOLTA, E.; VECHIATO, A.F.; TAKAHASHI, H.W.; KLIEMANN, H. J.; AZEVEDO, J.A.; THOMAZI, M.D.; GENÚ, P.J.C.; LEÃO, S. R.F. Estudos sobre a nutrição mineral do arroz. XVI Absorção radicular e foliar do rádio fósforo por diversas variedades. **Anais da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"**, Piracicaba, 39(1): 373-409, 1982.

MARTINEZ, C.P. Aluminum toxicity studies in rice (*Oryza sativa* L.). Corvalis, 1976. 113 p. (Ph. D. Thesis. Oregon State University).

MARTINEZ, C.P. & SARKARUNG, S. Tolerance to aluminum toxicity in upland rice for acid soils. In: Proceedings of a Workshop on evaluating sorghum for tolerance to Al-toxicity tropical soils in Latin America, Colombia, 184, GOURLEY, L.M. & SALINAS, J.G., Eds., Cali, 1987. p. 187-196.

MATHER, K. & JINKS, J.L. **Biometrical Genetics**. 3. ed. Chapman and Hall, London, 1982. 382 p.

MATSUMOTO, H.; HIRASAWA, E.; TORIKAI, H.; TAKAHASHI, E. Localization of absorbed aluminum in pea root and its binding to nucleic acids. **Plant and cell Physiology**, Kyoto, 17: 127-137, 1976.

MATZINGER, D.F. Experimental estimates of genetics parameters and their applications in self-fertilizing plants. In: HANSON, W.D. & ROBINSON, H.F., eds. **Statistical Genetics and plant breeding**. Washington, National Academy of Scienci, 1963. p. 253-279.

Mc CART, G.D. & KAMPRATH, E.J. Suppling calcium and magnesium for coton on sandy, low cation exchange capacity soils. **Agronomy Journal**, Madison, 57: 404-406, 1965.

Mc CORMICK, L.H. & BORDEN, F.Y. The occurrence of aluminum phosphate precipitate in plant roots. **Soil Science of American Proceedings**, Madison, 38: 931-934, 1972.

MEMON, A.R.; CHINO, M.; YTAZAWA, Y. Microdistribution of aluminum and manganese in the tea leaf tissues as revelead by X-ray analyses. **Commun. Soil Sci. Plant Anal.** New York, 12: 441-452, 1981.

MODA-CIRINO, V. Reação de genótipos de arroz (*Oriza sativa* L.) de sequeiro ao Alumínio em solução nutritiva. Piraci caba, 1984. 162 p. (M.S. - ESALQ)

MUCHOVEJ, J.J.; MAFFIA, L.A.; MUCHOVEJ, R.M.C. Effect of exchangeable soil aluminum and alkaline calcium salt on the pathogenicity and growth of *Phytophthora capsici* from green pepper (*Capsicum frutescens*). **Phytopathology**, St. Paul, 70: 1212-1214, 1980.

MUGWIRA, L.M. & ELGAWHARY, S.M. Aluminum accumulation and tolerance of triticale and wheat in relation to root cation exchange capacity. **Soil Science Society of American Proceedings**, Madison, 33: 95-98, 1979.

- MULLETTE, K.J. Stimulations of growth in eucalyptus due to aluminum. **Plant and Soil**, The Hague, 42: 495-599, 1975.
- NAIDOO, G.; STEWART, Mc.D.; LEWIS, R.J. Accumulation sites of Al in snapbean and cotton roots. **Agronomy Journal**, Madison, 70: 489-492, 1978.
- NELSON, L.E. Tolerances of 20 rice cultivars to excess Al and Mn. **Agronomy Journal**, Madison, 75(1): 134-138. 1983.
- NODARI, R.O. Bases genéticas da herança do caráter tolerância ao crestamento em genótipo de trigo (**Triticum aestivum** L.). Porto Alegre, 1980. 90 p. (M.S. - Universidade Federal do Rio Grande do Sul).
- NYACHIRO, J.M. & BRIGGS, K. Genetic studies of aluminum tolerance in Kenyan Wheat cultivars. SYMPOSIUM OF PLANT-SOIL INTERACTIONS AT LOW pH. Alberta, 1987. **Abstracts**. Alberta, Grande Prairie Regional College, 1987.
- OJIMA, K.; KOIKE, H.; URANO, G.; OHIRA, K. Growth and mineral accumulations in two varieties of wheat differing in aluminum tolerance in Kawatabi endosol. **Japanese Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, 57(6): 563-570, 1986.

OKAWARA, R.; OJIMA, K.; YOSHIDA, S. Selection and plantlet regeneration of aluminum-tolerant callus derived from rice grains. **Japanese Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, 57(6): 558-562, 1986.

OTA, Y. Studies on the occurrence of physiological disease of rice called "bronzing". **Bull. Nat. Inst. Agric. Sci.**, Neshegahara, Tokyo, Japan. Série D (Plant physiology genetics and crops in general) nº 18, 1968.

PIMENTA, J.A. Efeito do Alumínio sobre a absorção e redução do nitrato e sobre as enzimas responsáveis pela assimilação do nitrogênio em dois cultivares de sorgo (**Sorghum bicolor** L. Moench). Viçosa, 1986. 50 p. (M.S. Universidade Federal de Viçosa).

POLLE, E.; KONZAK, C.F.; KITRICK, J.A. **Rapid screening of wheat for tolerance to Al in breeding varieties better adapted to acid soils, stain method.** Washington, office agriculture, development support bureau, Agency for International Development, 1978. 21 p. (Agriculture Technology for development countries, Technical series Bulletin, nº 21).

PONNAMPERUMA, F.N. Genotypic adaptabilily as a substitute for amendments on toxic and nutrient deficient soils.

In: PLANT NUTRITION COLLOQUIUM, 9., Kingdon, 1982.

Proceedings. Kingdon, SCAIFe, A., 1982. 2, p.467-473.

PRESTES, A.M.; KONZAK, C.F.; HENDRIX, J.W. An improved seedling culture method for screening wheat for tolerance to toxic levels for aluminum. **Agronomy Abstracts**, Madison, p. 60. 1975.

REID, D.A. Genetic control of reaction to aluminum in winter barley. In: INTERNATIONAL BARLEY GENETICS SYMPOSIUM, 2., Pulman, 1971. **Anais.** Pulman, Washington State University Press, 1971. p. 409-413.

RHUE, R.D. Differential aluminum tolerance in crop plants. In: MUSSEL, H. & STAPLES, R.C., eds. **Stress physiology in crop plants.** John Willey & Sons, New York, 1979. p. 61-80.

RIOS, M.A. & PEARSON, R.W. The effect of some chemical enviromental factors on cotton behavior. **Soil Science Society of American Proceedings**, Madison, 28: 232-235, 1964.

SAMPSON, M.; CLARKSON, D.; DAVIES, D.D. DNA Synthesis in aluminum treated roots of barley. **Science**, Washington, 148: 1476-1477, 1965.

SARKARUNG, S. Mejoramiento de materiales de arroz para los suelos de sabana. In: Arroz en las Americas, CIAT, Cali, 5(2): 7-8, 1984.

SILVA, M.V. e. **Arroz**. Lisboa, Fundação Calouste Gulbenkian, 1969. 451 p.

SILVA, W.J. da. Seleção de milho tolerante ao alumínio.

XIII REUNIÃO DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE GENÉTICA. Jabotical, 1979. **Anais**, Ribeirão Preto, Sociedade brasileira de Genética, 1979. p. 107-113.

SILVA, A.F. Avaliação de cultivares de arroz (**Oryza sativa** L.) à saturação de alumínio em solos sob vegetação de cerrado. Lavras, 1982. 81 p. (M.S. - Escola Superior de Agricultura de Lavras).

SLOOTMAKER, L.A.J. Tolerance to high acidity in wheat related species, rye and triticales. **Euphytica**, Wageningen, 23(3): 505-513.

SPAIN, J.M. Field studies on tolerance of plant species and cultivars to acid soil conditions in Colombia. In: WRIGHT, M.J. ed., Plant adaptation to mineral stress in problem soils. Beltsville, Maryland, 1976. p. 213-222.

- STEEL, R.G.D. & TORRIE, J.H. **Principles of procedures of statistics**, New York, Mc Graw Hill Book Co. Inc., 1960. 481 p.
- STOCKMEYER, E.W.; EVERETT, H.L.; RHUE, D. Aluminum tolerance in maize seedlings as measured by primary root length in nutrient solution. **Maize Genetics Cooperation Newsletter**, Bloomington, 52: 15-16, 1978.
- STOLEN, O. & ANDERSEN, S. Inheritance of tolerance to low soil pH in barley. **Hereditas**, Sweden, 88(1): 101-105, 1978.
- TAYLOR, G.J. & FOY, C.D. Mechanisms of aluminum tolerance in **Triticum aestivum** L. I. Differential pH induced by winter cultivars in nutrient solutions. **American Journal of Botany**, Miami, 72(5): 695-701, 1985.
- TAYLOR, G.J. The physiology of aluminum tolerance in higher plants. In: SYMPOSIUM OF PLANT - SOIL INTERACTIONS AT LOW pH. Alberta, 1987. **Abstracts**, Alberta, Grande Prairie Regional College, 1987.
- TOLEDO, J.F.F. de, POONI, H.S.; JINKS, J.L. Predicting the properties of second cycle hybrids produced by inter-crossing random samples of recombinant inbred lines. **Heredity**, Harlow, 53: 283-292, 1984.

- TRAPP, G. Studies of aluminum interactions with enzymes and proteins the inhibition of hexokinase. **Neurotoxicology**, Park Forest South, 1: 89-100, 1980.
- VELLO, N.A. **Estimação dos componentes da variância genética pelos métodos dos retrocruzamentos e das gerações suscetivas de autofecundação.** Curso de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, ESALQ-USP. Apostila mimeografada. 1985. 20 p.
- VOSE, P.B. & RANDALL, P.J. Resistance to aluminum and manganese toxicities in plants related to variety and cation-exchange capacity. **Nature**, London, 196 : 85-86, 1962.
- WAGATSUMA, T.; SAKURAI, K.; KATAGIRI, S. Differential growth response of soybean, tomato and barley cultivars to high-aluminum, low phosphorus and low-pH medium. **Bulletin**, Yamagata University Agricultural Science, 9(4): 127-148, 1985.
- WILLEN, K.G. & LOENEN, E.V. Localization of Al and P on the outer surface and within roots of wheat plants using a histochemical method. In: SYMPOSIUM OF PLANT - SOIL INTERACTIONS AT LOW pH, Alberta, 1987. **Abstracts**. Alberta, Grande Prairie Regional College, 1987.

ZAINI, Z.; MERCADO, B.T. Phosphorus nutrition and phosphatare acitivity of young rice plants grown in culture solution II. Phosphorus aluminum interaction and phosphatare activity of the roots. **Philippine Agriculturist**, Indonésia, 68(2): 217-224, 1985.

APENDICE

APÊNDICE 1. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, número de plântulas (n), média ($\bar{x}$) e variância (s^2), para os progenitores e gerações F_2 e F_3 do cruzamento Quatro Meses (P_2) x Pérola (P_1), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al. Piracicaba, 1987.

Geração	Comprimento de raiz (cm)										n	$\bar{x}$	s^2
	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18			
P_1					1	5	8	9	4	3	30	15,63	1,6885
P_2	2	8	7	4	9						30	11,33	1,8161
F_2		15	9	16	29	27	26	36	25	8	191	14,29	4,8421
F_{31}			3	2	2	3					10	12,50	1,6111
F_{32}		7	1		2						10	10,70	1,5667
F_{33}		4	3	3							10	10,90	0,7667
F_{34}					2	3	3	2			10	14,50	1,1667
F_{35}					5		2	3			10	14,30	2,0111
F_{36}					1	2	3	4			10	15,00	1,1111
F_{37}		2	1	1	3	3					10	12,50	2,7222
F_{38}		3	2	3	1		1				10	11,60	2,4889
F_{39}		4	1	4		1					10	11,30	1,7889
F_{310}					2	2	4	2			10	14,60	1,1556
F_{311}			1	1	3	2	1	2			10	13,70	2,6778
F_{312}				2	3		2	3			10	14,10	2,7667
F_{313}					1	2	5	2			10	14,80	0,8444
F_{314}			1	1	4	1	1	2			10	13,60	2,7111
F_{315}					2	1	6	1			10	14,60	0,9333
F_{316}						1	4				5	14,38	0,1667
F_{317}		1	3	1	1	1	1				8	12,50	2,9822
F_{318}					3	1	2				6	13,83	0,9667
F_{319}				2	3	4	1				10	13,40	0,9333
F_{320}			3		3	1	1				8	12,62	2,2679
F_{321}				1	2		3	1			7	14,00	2,0000
F_{322}								2		8	10	16,80	0,1777
F_{323}					2	5	3				10	14,10	0,5444
F_{324}						1	4	3		2	10	15,60	0,9333
F_{325}					1		2	6	1		10	15,60	1,1556
F_{326}						1	1	3	5		10	16,20	1,0667
F_{327}					2		4	4			10	15,00	1,3333
F_{328}						1	2	2	3	1	9	16,11	1,6111
F_{329}						1	3	3	3		10	15,80	1,0667
F_{330}						4	3	3			10	14,90	0,7667
F_{331}			2	2		6					10	13,00	1,7778
F_{332}		1	2	1	3	2	1				10	12,60	2,4889
F_{333}			3	2	4		1				10	12,40	1,6000
F_{334}			1	4	4		1				10	12,60	1,1555
F_{335}				2	3	2	2	1			10	13,70	1,7889
F_{336}				1		2	4	2			9	14,67	1,5000
F_{337}			1				5	3	1		10	15,10	2,5444
F_{338}							2	4	4		10	16,20	0,6222
F_{339}							9		1		10	15,20	0,4000
F_{340}				1	1			8			10	15,30	2,2333
F_{341}							2	4	4		10	16,20	0,6222
F_{342}						3	5	1	1		10	15,10	1,4333
F_{343}					1	3	2	2	1		10	14,70	1,7889
F_{344}			2	1	3	2	2				10	13,10	2,1000
F_{345}				2	5	2	1				10	13,33	1,3444

APÊNDICE 2. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, número de plantas (n), média ($\bar{X}$) e variância (s^2), para os progenitores e gerações F_2 e F_3 do cruzamento Bico Ganga (P_2) x IAC-47 (P_1), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al^{3+} Piracicaba, 1987.

Geração	Comprimento de raiz (cm)																n	$\bar{X}$	s^2
	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22			
P_1							4	4	6	5	6	5					30	15,67	2,7816
P_2				6	4	5	8	4	3								30	12,30	2,6310
F_2	1	1	2	15	7	21	34	36	38	23	11	9	3	1			202	13,97	5,1732
F_{31}					1	1	4	1	2								10	13,50	2,2778
F_{32}				6	1	2	1										10	10,80	1,2889
F_{33}						3	3	2	2								10	13,30	1,3444
F_{34}				1	3	3	1		2								10	12,20	2,8444
F_{35}			2	5	1	1	1										10	10,40	1,6000
F_{36}								1	2	1	3	2		1			10	16,70	3,1222
F_{37}				1	6	2	1										10	11,30	0,6778
F_{38}				3	3	2	1		1								10	11,50	2,5000
F_{39}			2	6													8	9,75	0,2143
F_{310}						3	2	2	1	1		1					10	13,90	3,8778
F_{311}								1	4		2	1			2		10	16,60	4,7111
F_{312}						1	1	1	1	4	1	1					10	15,30	3,3444
F_{313}									3	1	5	1					10	16,40	1,5555
F_{314}							7	2	1								10	13,40	0,4889
F_{315}					1	1			7	1							10	14,20	1,2889
F_{316}						1	1	4	1	2	1						10	13,40	2,4889
F_{317}					3			5	2								10	13,50	2,2778
F_{318}								5	2								10	12,30	2,6778
F_{319}							1	1	4			4					10	15,50	2,0555
F_{320}						2	2	1	3								8	13,63	1,6964
F_{321}							1	1	3	2	3						10	15,59	1,8333
F_{322}						2	4	3	1								10	13,30	0,9000
F_{323}							9	1									10	13,10	0,1000
F_{324}					4	1		3	2								10	12,80	3,0667
F_{325}									7	3							10	15,30	0,2333
F_{326}					1	2	2	3	2								10	13,30	1,7889
F_{327}						6	4										10	13,40	0,2667
F_{328}				2	1	3	1	1	2								10	12,40	0,3778
F_{329}					2	3	2	2	1								10	11,80	2,4000
F_{330}						2	3	1	4								10	13,70	1,5667
F_{331}					1	2	2	2	3								10	13,40	2,0444
F_{332}						1	1	8									10	13,70	0,4555
F_{333}						2	4	4									10	13,20	0,6222
F_{334}			5	5													10	8,50	0,2778
F_{335}						5	2				1						8	12,87	2,9821
F_{336}			1	4	3												8	9,25	0,5000
F_{337}			2	3	2	1	2										10	11,80	2,1778
F_{338}					4	4	1	1									10	13,90	0,9889
F_{339}						3		6	1								10	15,50	1,1667
F_{340}						4		6									10	15,20	1,0667
F_{341}						4	1	5									10	15,10	0,9889
F_{342}						2	8										10	14,80	0,1778
F_{343}						3	7										10	14,70	0,2333
F_{344}							1	8	1								10	16,00	0,2222
F_{345}						3	5	2									10	14,90	0,5444

APÊNDICE 3. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, número de plântulas (n), média ($\bar{X}$) e variância (s^2), para os progenitores e geração F_2 e F_3 do cruzamento Bico Ganga (P_2) x IAC-1131 (P_1), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al. Piracicaba, 1987.

Geração	Comprimento de raiz (cm)											n	$\bar{X}$	s^2
	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18			
					1	2	4	4	9	7	3	30	15,70	2,4241
			7	3	10	5	5					30	11,93	1,9264
1	2	31	22	55	21	22	5	1				160	11,94	2,1973
		4			1	2						7	11,14	2,1429
		3			4							7	11,14	1,1429
		1			3	2						6	12,00	1,2000
		2	2		3							7	11,14	0,8095
		5			1	1						7	10,57	1,2857
					2		2	2	1			7	14,00	2,3333
		4	2		1							7	10,57	0,6190
					4	1	2					7	12,71	0,9048
		6	1									7	10,14	0,1429
		4	2		1							7	10,57	0,6190
		6	1									7	10,14	0,1429
		3	4									7	11,57	0,2857
		6			1							7	10,29	0,5714
		5	2									7	10,29	0,2381
						1	1	3	2			7	14,86	1,1429
						5	2					7	13,29	0,2381
					1	4	2					7	13,14	0,4762
		4	3									7	10,43	0,2857
						2	2		3			7	14,57	0,9524
						6	1					7	13,14	0,1429
		7										7	10,00	0,0000
					5	2						7	12,29	0,2381
					6	1						7	12,14	0,1429

APÊNDICE 4. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, número de plântulas (n), média ($\bar{X}$) e variâncias (s^2), para os progenitores e gerações F_2 e F_3 do cruzamento IAC-1131 (P_1) x Bico Ganga (P_2), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al. Piracicaba, 1987.

Geração	Comprimento de raiz (cm)											n	$\bar{X}$	s^2
	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18			
P_1					1	2	4	4	9	7	3	30	15,70	2,4241
P_2			7	3	10	5	5					30	11,93	1,9264
F_2	2	2	42	18	48	26	19	3				160	11,73	2,2229
F_{3_1}			1		5	1						7	11,86	0,8095
F_{3_2}			6		1							7	10,29	0,5714
F_{3_3}			2		2	3						7	11,86	1,8095
F_{3_4}			5	1	1							7	10,43	0,6190
F_{3_5}			1		1	3	2					7	12,71	1,9048
F_{3_6}			3		1	3						7	11,57	2,2857
F_{3_7}			2			5						7	12,14	2,1429
F_{3_8}			2	1		3	1					7	12,00	2,6667
F_{3_9}			7									7	10,00	0,0000
$F_{3_{10}}$			2	3	2							7	11,71	1,5714
$F_{3_{11}}$			7									7	10,00	0,0000
$F_{3_{12}}$				2	1	4						7	13,29	0,9048
$F_{3_{13}}$			5	2								7	10,29	0,2381

APÊNDICE 5. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, número de plântulas (n), média ($\bar{X}$) e variância (s^2) para os progenitores e gerações F_2 e F_3 do cruzamento Bico Preto (P_2) x IAC-1131 (P_1), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al. Piracicaba, 1987.

Geração	Comprimento de raiz (cm)										n	$\bar{X}$	s^2
	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18			
P_1				1	2	4	4	9	7	3	30	15,70	2,4241
P_2	1	8	4	11	4	2					30	11,53	1,7069
F_2	1	28	8	50	40	17	10	5	1		160	12,39	2,5659
F_{31}				3	1	4					8	13,12	0,9821
F_{32}		6		2							8	10,50	0,8572
F_{33}		6		2							8	10,50	0,8572
F_{34}		7		1							8	10,25	0,5000
F_{35}		7	1								8	10,13	0,1250
F_{36}		6	2								8	10,25	0,2143
F_{37}				1	2	5					8	13,50	0,5714
F_{38}				1	1	5	1				8	13,75	0,7857
F_{39}		5		3							8	10,75	1,0714
F_{310}				5	3						8	12,37	0,2678
F_{311}					4	4					8	13,50	0,2857
F_{312}				6	2						8	12,25	0,2143
F_{313}				2	6						8	12,75	0,2143
F_{314}			3	2	3						8	12,00	0,8571
F_{315}					7	1					8	13,12	0,1250
F_{316}				1	4	3					8	13,25	0,5000
F_{317}				1	7						8	12,87	0,1250
F_{318}		7		1							8	10,25	0,5000
F_{319}	3	5									8	9,62	0,2679
F_{320}		2	1	5							8	11,37	0,8393
F_{321}					8						8	13,00	0,0000
F_{322}				7	1						8	12,12	0,1250
F_{323}					6	2					8	13,25	0,2147
F_{324}						1	3	4			8	15,37	0,5536

APENDICE 6. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, número de plântulas (n), média ($\bar{x}$) e variância (s^2), para os progenitores e gerações F_2 e F_3 do cruzamento Bico Preto (P_2) x IAC-5544 (P_1), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al. Piracicaba, 1987.

Geração	Comprimento de raiz (cm)											n	$\bar{x}$	s^2
	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19			
P_1					8	10	5	4	2	1		30	14,50	1,9137
P_2				8	4	12	3	3				30	13,63	1,6195
F_2		13	7	10	24	19	36	24	28	24	2	187	14,84	5,4903
$F_{3,1}$				2	7	1						10	12,90	0,3222
$F_{3,2}$					3		2	3	2			10	15,10	2,5444
$F_{3,3}$				1	1	3	3	2				10	14,40	1,6000
$F_{3,4}$					1	1	3		5			10	15,70	2,2333
$F_{3,5}$						2			3	5		10	16,10	1,4333
$F_{3,6}$								6	4			10	16,40	0,2667
$F_{3,7}$					1	2	4	3				10	14,90	0,9889
$F_{3,8}$						3		5	2			10	15,60	1,3778
$F_{3,9}$				2		2	1	5				10	14,70	2,6778
$F_{3,10}$						3	3	3	1			10	15,20	1,0667
$F_{3,11}$						2	4	2		2		10	15,60	2,0444
$F_{3,12}$					1	3	5	1				10	14,60	0,7111
$F_{3,13}$						1	6	3				10	15,20	0,4000
$F_{3,14}$				3	4	2	1					10	13,10	0,9889
$F_{3,15}$							3	2	3	1	1	10	16,50	1,8333
$F_{3,16}$							3	3	2	1	1	10	16,40	1,8222
$F_{3,17}$						1	1	4	4			10	16,10	0,9889
$F_{3,18}$						1	1	5	3			10	16,00	0,8889
$F_{3,19}$							1	1	8			10	16,70	0,4555
$F_{3,20}$						1	1	3	4	1		10	16,30	1,3444
$F_{3,21}$							3	1	3	3		10	16,60	1,6000
$F_{3,22}$						2		4	3	1		10	16,10	1,6556
$F_{3,23}$					2		2	2	4			10	15,60	2,4889
$F_{3,24}$			1			4	4	1				10	14,30	1,7888
$F_{3,25}$		1		1	1	5	2					10	13,50	2,2778
$F_{3,26}$		2	3	3		2						10	11,70	2,0111
$F_{3,27}$			1	3	3	1	1	1				10	13,10	2,3222
$F_{3,28}$				1	2	4	1	2				10	14,10	1,6556
$F_{3,29}$		1		4	3	2						10	12,50	1,3889
$F_{3,30}$			1	2	3	4						10	13,00	1,1111
$F_{3,31}$				1		1	4	2	1			10	14,50	4,2778
$F_{3,32}$					2	3	3		2			10	14,70	2,0111
$F_{3,33}$				1	2	1	3	3				10	14,50	2,0555
$F_{3,34}$		2		2	2	1	3					10	12,90	3,6555
$F_{3,35}$			3	2			5					10	13,20	3,7333
$F_{3,36}$			1				3	4	2			10	15,40	2,9333
$F_{3,37}$				2	1	2	5					10	14,00	1,5556
$F_{3,38}$				4	4		2					10	13,10	1,4333
$F_{3,39}$		1	2	2	5							10	12,10	1,2111
$F_{3,40}$				2		4	4					10	14,00	1,3333
$F_{3,41}$					1	1	5	3				10	15,00	0,8889
$F_{3,42}$							2		8			10	16,60	0,7111
$F_{3,43}$			3	1	1		5					10	13,30	3,5667
$F_{3,44}$		4	2	3	1							10	11,10	1,2111
$F_{3,45}$		2	2	1	2	2	1					10	12,30	3,1222

APÊNDICE 7. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, número de plântulas (n), média ($\bar{X}$) e variância (s^2), para os progenitores e gerações F_2 e F_3 do cruzamento Bico-Preto (P_2) x Matão (P_1), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al. Piracicaba, 1987.

Geração	Comprimento de raiz (cm)													n	$\bar{X}$	s^2
	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22			
P_1			2	9	7	7	4	1						30	14,16	1,6609
P_2			5	7	8	3	7							30	13,00	2,0000
F_2	14	12	20	31	26	12	16	10	11	2	3	1		160	13,94	6,3114
F_{31}			7	3										10	12,40	0,2667
F_{32}		1	1	4	4									10	13,10	0,9889
F_{33}		4	1	2	3									10	12,40	1,8222
F_{34}	1	3	2	4										10	11,90	1,2111
F_{35}	4	1	3	2										10	11,30	1,5667
F_{36}	7	1	2											10	10,50	0,7222
F_{37}	8	1	1											10	10,30	0,4555
F_{38}								2	3	2	1	2		10	17,80	2,1778
F_{39}					3	3	4							10	15,10	0,7667
F_{310}					5	4	1							10	14,60	0,4889
F_{311}			2	5	2	1								10	13,20	0,8444
F_{312}		3	1	6										10	12,30	0,9000
F_{313}			1	4		5								10	13,90	1,4333
F_{314}						5	3	2						10	15,70	0,6778
F_{315}				2	4	4								10	14,20	0,6222
F_{316}					1	5	4							10	15,30	0,4555
F_{317}				3	4	3								10	14,00	0,6667
F_{318}				5	3	2								10	13,70	0,6778
F_{319}			3	6		1								10	12,90	0,7667
F_{320}						7	3							10	15,30	0,2333
F_{321}			2	5	1	2								10	13,30	1,1222
F_{322}				6		2	2							10	14,00	1,7778
F_{323}				5	1	4								10	13,90	0,9889
F_{324}			3	4	3									10	13,00	0,6667
F_{325}					1	4	5							10	15,40	0,4888
F_{326}				3	7									10	13,70	0,2333
F_{327}				4	1	5								10	14,10	0,9889
F_{328}						3		5	2					10	16,60	1,3778
F_{329}					3	7								10	14,70	0,2333
F_{330}			2	5	3									10	13,10	0,5444
F_{331}					3	2	5							10	15,20	0,8444
F_{332}				4	4	2								10	13,80	0,6222
F_{333}					3	2	5							10	15,20	0,8444
F_{334}			1	6	3									10	13,20	0,4000
F_{335}	2		2	5										10	12,20	1,5111
F_{336}				2	1	6								10	14,60	0,9333
F_{337}					3	2	5							10	15,20	0,8444
F_{338}	7	2	1											10	10,40	0,4889
F_{339}					6		4							10	14,80	1,0667
F_{340}		1	3	6										10	12,50	0,5000
F_{341}				2	5	2	1							10	14,20	0,8444
F_{342}	2	2	4	2										10	11,60	1,1556
F_{343}		2	4	4										10	12,20	0,6222
F_{344}					5	4	1							10	14,60	0,4888
F_{345}	5	3	2											10	10,70	0,6778

APÊNDICE 8. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, número de plântulas (n), média ($\bar{X}$) e variância (s^2) para os progenitores e gerações F_2 e F_3 do cruzamento Bico Ganga (P_1) x Dourado Precoce (P_2), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al. Piracicaba, 1987.

Geração	Comprimento de raíz (cm)																n	$\bar{X}$	s ²
	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25			
P ₁					8	5	14	3									30	15,40	1,0068
P ₂			3			10	17										30	15,27	1,4437
F ₂	4	6	3	30	41	39	63	47	46	28	43	9	6	5	1	2	373	16,70	7,3031
F ₃ ¹				3		4	3										10	14,70	1,5667
F ₃ ²					2	1	7										10	15,50	0,7222
F ₃ ³				1	4	1	4										10	14,00	1,2889
F ₃ ⁴				5	1	2	2										10	14,70	1,6556
F ₃ ⁵				4	4	2											10	13,80	0,6222
F ₃ ⁶						4	3	1	2								10	16,10	1,4333
F ₃ ⁷				4		4	2										10	14,40	1,2649
F ₃ ⁸					2	6	2										10	15,00	0,4444
F ₃ ⁹							1	4	1	4							10	17,80	1,2889
F ₃ ¹⁰			3	2	2	3											10	13,50	1,6111
F ₃ ¹¹										2	6		2				10	20,00	1,0667
F ₃ ¹²					1	7	2										10	15,10	0,3222
F ₃ ¹³						3	4	3									10	16,00	0,6667
F ₃ ¹⁴				3	3	4											10	13,50	1,8333
F ₃ ¹⁵				1	3	6											10	14,50	0,5000
F ₃ ¹⁶						1	2	7									10	16,60	0,4889
F ₃ ¹⁷			1	5	4												10	13,30	0,4556
F ₃ ¹⁸			1	3	4	2											10	13,80	0,6222
F ₃ ¹⁹		2	2	4	2												10	12,60	1,1556
F ₃ ²⁰					4	2	4										10	15,00	0,8889
F ₃ ²¹		3	5	2													10	11,90	0,5444
F ₃ ²²						3	3	4									10	16,10	0,7667
F ₃ ²³					3		6	1									10	15,50	1,1667
F ₃ ²⁴				3	2	1	4										10	14,60	1,8222
F ₃ ²⁵					1	4	5										10	15,40	0,4889
F ₃ ²⁶					4	5	1										10	14,70	0,4555
F ₃ ²⁷					5	3	2										10	14,70	0,6778
F ₃ ²⁸					1	6	3										10	15,20	0,4000
F ₃ ²⁹					2	3	5										10	15,30	0,6778
F ₃ ³⁰			1	2	6		1										10	13,80	1,0667
F ₃ ³¹					2		4	4									10	16,00	1,3333
F ₃ ³²				5	5												10	13,50	0,2778
F ₃ ³³								3	7								10	17,70	0,2333
F ₃ ³⁴		2	5	2	1												10	11,90	0,5444
F ₃ ³⁵			1	4		5											10	13,90	1,4333
F ₃ ³⁶					3	4		3									10	15,30	1,5667
F ₃ ³⁷				1		6	2	1									10	15,20	1,0667
F ₃ ³⁸				2	3	5											10	14,30	0,6778
F ₃ ³⁹			4	6													10	12,60	0,2667
F ₃ ⁴⁰						3	6	1									10	15,80	0,4000
F ₃ ⁴¹					1	9											10	14,90	0,1000
F ₃ ⁴²						1	6	3									10	16,20	0,4000
F ₃ ⁴³			2	8													10	12,80	0,1778
F ₃ ⁴⁴			3	3	2	2											10	13,30	1,3444
F ₃ ⁴⁵		2	4	4													10	12,20	0,6222

APÊNDICE 9. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, número de plântulas (n), média ($\bar{X}$) e variância (s^2) para os progenitores e gerações F_2 e F_3 do cruzamento Bico Preto (P_2) x Dourado Precoce (P_1), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al. Piracicaba, 1987.

Geração	Comprimento da raiz (cm)																	n	$\bar{X}$	s^2
	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26			
P_1			3			10	17											30	15,27	1,4437
P_2			1	5	6	9	6	3										30	14,77	1,7713
F_2	3	2	11	24	29	39	46	43	37	21	33	6	5	2	1			302	16,51	6,7358
F_{31}							4	5	1									10	16,70	0,4555
F_{32}							3	4	3									10	17,00	0,6667
F_{33}						1	5	2	2									10	16,50	0,9444
F_{34}									3		7							10	19,40	0,9333
F_{35}						7	2	1										10	15,40	0,4889
F_{36}							4	4		2								10	17,00	1,3333
F_{37}					1	9												10	14,90	0,1000
F_{38}			3	1	3	3												10	13,60	1,6000
F_{39}				3	3	4												10	14,10	0,7667
F_{310}				2	4	4												10	14,20	0,6222
F_{311}				4	4		2											10	14,00	1,3333
F_{312}				2	4	4												10	14,20	0,6222
F_{313}				1	6	3												10	14,20	0,4000
F_{314}			1	2	4	3												10	13,90	0,9889
F_{315}					3	7												10	14,70	0,2333
F_{316}					1	2	7											10	15,60	0,4889
F_{317}				2	4	1	3											10	14,50	1,3889
F_{318}						1	6	3										10	16,20	0,4000
F_{319}						5	3	1	1									10	16,80	1,0667
F_{320}					5	4	1											10	14,60	0,4889
F_{321}							5	4	1									10	16,60	0,4889
F_{322}				2	3	5												10	14,30	0,6778
F_{323}				1	2	4	3											10	14,90	0,9889
F_{324}				4	2	4												10	14,00	0,8889
F_{325}						4		3	3									10	16,50	1,8333
F_{326}					1	6	3											10	15,20	0,4000
F_{327}							4		6									10	17,20	1,0667
F_{328}				3	5	2												10	13,90	0,5444
F_{329}							3	1	6									10	17,30	0,9000
F_{330}							3	7										10	16,70	0,2333
F_{331}								5	1	4								10	17,90	0,9889
F_{332}					2	5	3											10	15,10	0,5444
F_{333}								5	5									10	17,50	0,2778
F_{334}						3	1	6										10	16,30	0,9000
F_{335}				1	4	3	2											10	14,60	0,9333
F_{336}				5	1	1	3											10	14,20	1,9556
F_{337}					5	3	2											10	14,70	0,6778
F_{338}								8	2									10	18,20	0,1778
F_{339}					3		7											10	15,40	0,9333
F_{340}					4	2	4											10	15,00	0,8889
F_{341}						1	1	6	2									10	16,90	0,7667
F_{342}								4	4	2								10	17,80	0,6222
F_{343}							3	5	2									10	16,90	0,5444
F_{344}					2		8											10	15,60	0,7111
F_{345}						3	3	4										10	16,10	0,7667

APÊNDICE 10. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, número de plântulas (n), média ($\bar{X}$) e variância (s^2), para os progenitores e gerações F_2 e F_3 do cruzamento Fernândes (P_1) x IAC-5544 (P_2), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al. Piracicaba, 1987.

Geração	Comprimento de raiz (cm)																n	$\bar{X}$	s^2
	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23			
P_1							14	5	1	9	1						30	15,27	1,9954
P_2						8	10	5	4	2	9	1					30	14,50	1,9137
F_2	1	1	18	1	17	14	16	22	28	21	19	18	10	1	2	1	190	15,40	9,3523
F_{31}								3	2		2	2	1				10	17,10	3,6556
F_{32}					3	6			1								10	13,00	1,3333
F_{33}								3	3	4							10	16,10	0,7667
F_{34}			2	2	1	2	1	2									10	12,40	3,6000
F_{35}				1	4	3	2										10	12,60	0,9333
F_{36}									4	3	1	2					10	17,10	1,4333
F_{37}							1		2	3	4						10	16,90	1,6555
F_{38}								5	4	1							10	15,60	0,4889
F_{39}					3	2	4	1									10	14,30	1,1222
F_{310}		1	1	1	3	4											10	12,80	1,9556
F_{311}								4	3	3							10	15,90	0,7667
F_{312}				1	4	3	2										10	13,60	0,9333
F_{313}						3	7										10	14,70	0,2333
F_{314}				1	4	2	2	1									10	12,80	1,5111
F_{315}								2	8								10	15,80	0,1778
F_{316}								1	1	6	2						10	16,40	0,7667
F_{317}							4		1	5							10	15,70	2,2333
F_{318}								1	4	3	2						10	16,60	0,9333
F_{319}									1	1	7	1					10	17,80	0,6222
F_{320}									4	6							10	17,60	0,2667
F_{321}							1	1	8								10	15,70	0,4555
F_{322}								7	3								10	16,30	0,2333
F_{323}							4	1	3								8	15,88	0,9821
F_{324}					1		5	4									10	15,20	0,8444
F_{325}									3	4	1						8	17,75	0,5000
F_{326}								1	5	1	3						10	16,60	1,1555
F_{327}								5	5								10	15,50	0,2778
F_{328}									1	2	6	1					10	17,70	0,6778
F_{329}									7	3							10	16,30	0,2333
F_{330}									5		4	1					10	17,10	1,4333
F_{331}										2	3		5				10	18,80	1,7333
F_{332}									2	1			7				10	18,85	2,3447
F_{333}							1	1	2	6							10	19,30	1,1222
F_{334}					5	2	2	1									10	12,90	1,2111
F_{335}						2	4	3		1							10	14,40	1,3778
F_{336}						1		3		5	1						10	16,10	2,3222
F_{337}									2	2	2		4				10	18,20	2,8444
F_{338}									2	6		1	1				10	17,30	1,5667
F_{339}							1	2	1	2	3						10	16,44	2,2778
F_{340}									1	6	3						10	18,20	0,4000
F_{341}							1	1	1	3	4						10	16,80	1,9555
F_{342}							1	1		4	3	1					10	17,00	2,2222
F_{343}						2	2	2	1	1	2						10	15,30	3,5667
F_{344}							4	4	1	1							10	14,90	0,9887
F_{345}					1	1	1	2	3	2							10	15,10	2,7667

APÊNDICE 11. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, número de plântulas (n), média ($\bar{X}$) e variância (s^2) para os progenitores e gerações F_2 e F_3 do cruzamento Fernandes (P_1) x IAC-5100 (P_2), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al. Piracicaba, 1987.

Geração	Comprimento de raiz (cm)																	n	$\bar{X}$	s^2
	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23				
P ₁						4	6	5	6	7	2						30	15,40	2,3862	
P ₂					9	10	5	1	5								30	13,43	1,9782	
F ₂			5	3	23	37	23	42	22	20	19	9	11				217	15,12	6,1985	
F ₃ ¹			4	2	3	1											10	11,10	1,2111	
F ₃ ²						3	3	2	1								10	14,00	1,1111	
F ₃ ³			6	2		2											10	10,80	1,5111	
F ₃ ⁴			5		2		3										10	11,60	3,3778	
F ₃ ⁵		1	3	1	3	1	1										10	11,30	2,4555	
F ₃ ⁶			6	4													10	10,40	0,5164	
F ₃ ⁷					3	4	2	1									10	13,10	0,9889	
F ₃ ⁸			9		1												10	10,20	0,4000	
F ₃ ⁹	6	3	1														10	8,50	0,5000	
F ₃ ¹⁰			1			5	3	1									10	13,20	1,7333	
F ₃ ¹¹							4	1	3	1	1						10	15,40	2,0444	
F ₃ ¹²			4	2	4												10	11,00	0,8889	
F ₃ ¹³							1	2	3	4							10	16,00	1,1111	
F ₃ ¹⁴							3	6	1								10	14,80	0,4000	
F ₃ ¹⁵					2	4	4										10	13,20	0,5222	
F ₃ ¹⁶						5	3										10	12,70	2,2333	
F ₃ ¹⁷					2	1	4	2	1								10	13,90	1,6555	
F ₃ ¹⁸		2	5	2				1									10	11,40	2,0444	
F ₃ ¹⁹							5	5									10	14,50	0,2778	
F ₃ ²⁰			1	5	1	3											10	11,60	1,1556	
F ₃ ²¹			8		1	1											10	10,50	1,1667	
F ₃ ²²						7		1	2								10	13,80	1,7333	
F ₃ ²³					2	5	2										10	12,90	0,5444	
F ₃ ²⁴			5	4	1												10	11,10	1,4333	
F ₃ ²⁵				3	1	3		3									10	13,90	2,7667	
F ₃ ²⁶				1	2	2	3										10	13,30	1,7889	
F ₃ ²⁷			5		3	2											10	11,20	1,7333	
F ₃ ²⁸	3	3	3	2	2												10	10,30	1,3444	
F ₃ ²⁹					4	2	2	1	1								10	13,30	2,0111	
F ₃ ³⁰			8	2													10	10,20	0,1778	
F ₃ ³¹			1		5	3	1										10	12,30	1,1222	
F ₃ ³²				1	4	5											10	12,40	0,4889	
F ₃ ³³			2	2	1	4	1										10	12,00	2,0000	
F ₃ ³⁴						3	1	4		2							10	14,70	2,2333	
F ₃ ³⁵			2		2	2	3	1									10	12,70	2,9000	
F ₃ ³⁶						1	3	4	1	1							10	14,80	1,2889	
F ₃ ³⁷					5	5											10	12,50	0,2778	
F ₃ ³⁸					3	2	5										10	13,20	0,8444	
F ₃ ³⁹				2	4		2	1	1								10	12,90	2,9889	
F ₃ ⁴⁰			6		3	1											10	10,90	1,4333	
F ₃ ⁴¹			4	1	4	1											10	11,20	1,2889	
F ₃ ⁴²			2	3	3	2											10	11,50	1,1667	
F ₃ ⁴³	3	3	3	2	2												10	10,30	1,3444	
F ₃ ⁴⁴							1	5	2	2							10	15,50	0,9444	
F ₃ ⁴⁵			2	3	3	2											10	11,50	1,1667	

APÊNDICE 12. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, número de plântulas (n), médias ($\bar{X}$) e variância (s^2) para os progenitores e gerações F_2 e F_3 do cruzamento Pérola (P_1) x Matão (P_2), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al. Piracicaba, 1987.

Geração	Comprimento de raiz (cm)																n	$\bar{X}$	s^2
	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25			
P_1						2	7	5	11	3	2						30	17,40	1,7655
P_2					1	2	8	10	9								30	16,80	1,1310
F_2	1		1	15	49	41	47	38	29	18	25	3	4		1	1	274	16,81	5,5975
F_{3_1}								5	2	1	2						10	18,00	1,5556
F_{3_2}					2	3	5										10	15,30	0,6778
F_{3_3}								4	5	1							10	17,70	0,4556
F_{3_4}					1	1	5	3									10	16,00	0,8889
F_{3_5}						4	3	3									10	15,90	0,7667
F_{3_6}						2	2	6									10	16,40	0,7111
F_{3_7}					5	5											10	14,50	0,2778
F_{3_8}					3	4	3										10	15,00	0,6667
F_{3_9}						2	3		5								10	16,60	1,6000
$F_{3_{10}}$						3	7										10	14,70	0,2333

APÊNDICE 13. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, número de plântulas (n), média ($\bar{x}$) e variância (s^2) para os progenitores e gerações F_2 e F_3 do cruzamento Matão (P_2) x Pérola (P_1), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al. Piracicaba, 1987.

Geração	Comprimento de raíz (cm)														n	$\bar{X}$	s ²
	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24				
P ₁				2	7	5	11	3	2						30	17,40	1,7655
F ₂			1	2	8	10	9								30	16,80	1,1310
F ₂		3	34	28	37	19	27	15	25	6	5		1		200	16,91	5,4432
F ₃ ¹		2	4	2	2										10	14,40	1,1556
F ₃ ²				1	5	2	1	1							10	16,60	1,3778
F ₃ ³		3	3	2	2										10	14,30	1,3444
F ₃ ⁴			4	1	5										10	15,10	0,9888
F ₃ ⁵			7	3											10	14,30	0,2333
F ₃ ⁶				2	6	2									10	16,00	0,4444
F ₃ ⁷				1	1	6	2								10	16,90	0,7667
F ₃ ⁸			5	4	1										10	14,60	0,4889
F ₃ ⁹					2	6	2								10	17,00	0,4444
F ₃ ¹⁰							2	3	5						10	19,30	0,6778
F ₃ ¹¹			6	2	2										10	14,60	0,7111
F ₃ ¹²							6	4							10	18,40	0,2667
F ₃ ¹³				2	3	5									10	16,30	0,6778
F ₃ ¹⁴				3	1	4	2								10	16,50	1,3888
F ₃ ¹⁵							1		9						10	19,80	0,4000
F ₃ ¹⁶			4	4	2										10	14,80	0,6222
F ₃ ¹⁷							8		2						10	18,40	0,7111
F ₃ ¹⁸			2	3	5										10	15,30	0,6778
F ₃ ¹⁹					2	6	2								10	17,00	0,4444
F ₃ ²⁰				3	1	4	2								10	16,50	1,3880
F ₃ ²¹				2	5	2	1								10	16,20	0,8444
F ₃ ²²			2	2	2										10	15,40	0,7111
F ₃ ²³					8	2									10	16,20	0,1778
F ₃ ²⁴				1	2	7									10	16,60	0,4889
F ₃ ²⁵					6	1	3								10	16,70	0,9000
F ₃ ²⁶			1	4	5										10	15,40	0,4889
F ₃ ²⁷			7	3											10	14,30	0,2333
F ₃ ²⁸			4	5	1										10	14,70	0,4555
F ₃ ²⁹			6	4											10	14,40	0,2667
F ₃ ³⁰				3	3	4									10	16,10	0,7667
F ₃ ³¹						3	4	3							10	18,00	0,6667
F ₃ ³²			3	4	3										10	15,00	0,6667
F ₃ ³³				4	2	1	3								10	16,30	1,7889
F ₃ ³⁴		7	3												10	13,30	0,2333
F ₃ ³⁵			2	4	4										10	15,20	0,6222
F ₃ ³⁶				5	5										10	15,50	0,2778
F ₃ ³⁷				3	4	3									10	16,00	0,6667
F ₃ ³⁸				2	2	4	2								10	16,60	1,1556
F ₃ ³⁹			3	1	2	4									10	15,70	1,7880
F ₃ ⁴⁰					5	4	1								10	16,60	0,4880
F ₃ ⁴¹				2	5	3									10	16,10	0,5444
F ₃ ⁴²		5	5												10	13,50	0,2778
F ₃ ⁴³				3	3	4									10	16,10	0,7667
F ₃ ⁴⁴				4	5	1									10	15,70	0,4555
F ₃ ⁴⁵			5	5											10	14,50	0,2778

APÊNDICE 14. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, número de plântulas (n), média ($\bar{X}$) e variância (s^2) para os progenitores e gerações F_2 e F_3 do cruzamento Pérola (P_1) x Pratao (P_2), quando crescidas em solução contendo 45 ppm de Al. Piracicaba, 1987.

Geração	Comprimento de raiz (cm)													n	$\bar{X}$	s^2
	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24			
P_1				2	7	5	11	3	2					30	17,40	1,7655
P_2		3	2	2	10	13								30	15,93	1,7195
F_2		10	18	20	40	36	25	20	12	10	4	3	2	200	17,09	5,6241
F_{31}			3	4	3									10	15,00	0,6667
F_{32}			6	4										10	13,40	0,2667
F_{33}			2	5	3									10	14,10	0,5444
F_{34}				2	6	2								10	15,00	0,4444
F_{35}					6	2		2						10	15,80	1,5111
F_{36}			1	7	2									10	14,10	0,3222
F_{37}				5	2	3								10	14,80	0,8444
F_{38}			2	7	1									10	13,90	0,3222
F_{39}				2	2	1								10	15,50	0,9444
F_{310}				3	5	2								10	14,90	0,5444
F_{311}			1	5	3	1								10	14,40	0,7111
F_{312}				4	6									10	14,60	0,2667
F_{313}			7	2	1									10	13,40	0,4889
F_{314}			4	4	2									10	13,80	0,6222
F_{315}						3	4	3						10	17,00	0,6667
F_{316}					1	5	4							10	16,30	0,4556
F_{317}				1	6	3								10	15,20	0,4000
F_{318}						2	3	5						10	17,30	0,6778
F_{319}			6	3	1									10	13,50	0,5000
F_{320}			4	4	2									10	13,80	0,6222
F_{321}			7	3										10	13,30	0,2333
F_{322}				1	6		3							10	16,50	1,1667
F_{323}			4	3	3									10	14,90	0,7667
F_{324}				1	2	3	4							10	17,30	0,6778
F_{325}				1	6	3								10	16,20	0,4000
F_{326}						6	4							10	17,40	0,2667
F_{327}			4	2	4									10	15,00	0,8889
F_{328}				2	4	2	2							10	16,40	1,1556
F_{329}			1	4	2	3								10	15,70	1,1222
F_{330}			4	2	4									10	15,00	0,8889
F_{331}					4		6							10	17,20	1,8667
F_{332}				3	5	2								10	15,90	0,5444
F_{333}			4	3	3									10	14,90	0,7667
F_{334}		7	3											10	13,30	0,2333
F_{335}				1	4	5								10	16,40	0,4889

APÊNDICE 15. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, número de plântulas (n), média ($\bar{X}$) e variância (s^2) para os progenitores e gerações F_2 e F_3 do cruzamento Pratao (P_2) x Pérola (P_1), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al. Piracicaba, 1987.

Geração	Comprimento de raiz (cm)												n	$\bar{X}$	s ²
	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23				
P ₁			2	7	5	11	3	2					30	17,40	1,7655
P ₂	3	2	2	10	13								30	15,93	1,7195
F ₂	3	9	25	24	22	38	12	25	1		1		160	17,21	3,8288
F ₃ ₁					1	6	3						10	18,20	0,4000
F ₃ ₂	4	5	1										10	13,70	0,4556
F ₃ ₃	7	2	1										10	13,40	0,4889
F ₃ ₄		4	4	2									10	14,80	0,6222
F ₃ ₅					7	1	2						10	17,50	0,7222
F ₃ ₆		3	2	5									10	15,20	0,8444
F ₃ ₇		4	3	3									10	14,90	0,7667
F ₃ ₈		4	2	4									10	15,00	0,8889
F ₃ ₉				3	3	2	2						10	17,30	1,3444
F ₃ ₁₀						2	2	6					10	19,40	0,7111
F ₃ ₁₁					2	6	2						10	18,00	0,4444
F ₃ ₁₂		4	2	4									10	15,00	0,8889
F ₃ ₁₃			1	6	3								10	16,20	0,4000
F ₃ ₁₄					1	1	1	7					10	19,40	1,1556
F ₃ ₁₅	8	2											10	13,10	0,1000
F ₃ ₁₆			2	3	5								10	16,30	0,6778

APÊNDICE 16. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, número de plântulas (n), média ($\bar{X}$) e variância (s^2), para os progenitores e gerações F_2 e F_3 do cruzamento Pêrola (P_1) x Dourado Precoce (P_2), quando crescidas em solução contendo 45 ppm de Al^{+3} Piracicaba, 1987.

Geração	Comprimento de raiz (cm)																n	$\bar{X}$	s ²
	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26				
P ₁				2	7	5	11	3	2							30	17,40	1,7655	
P ₂		3	1	2	11	13										30	16,00	1,5862	
F ₂	4	10	29	38	27	26	28	22	39	14	11	4	6	1	1	260	17,51	8,4207	
F ₃ ¹			1	2		7										10	16,30	1,3444	
F ₃ ²			7	1	2											10	14,50	0,7222	
F ₃ ³			6	1	3											10	14,70	0,9000	
F ₃ ⁴			5	2	1	2										10	15,00	1,5556	
F ₃ ⁵			1	4	4	1										10	15,50	0,7222	
F ₃ ⁶			1	3	6											10	15,50	0,5000	
F ₃ ⁷			3	4	3											10	15,00	0,6667	
F ₃ ⁸		1	9													10	13,90	0,1000	
F ₃ ⁹			6	2	2											10	14,60	0,7111	
F ₃ ¹⁰				3	5		2									10	16,10	1,2111	
F ₃ ¹¹					3	4	3									10	17,00	0,6667	
F ₃ ¹²		6	1	3												10	13,70	0,9000	
F ₃ ¹³				3	3	1	3									10	16,40	1,6000	
F ₃ ¹⁴		5	2	3												10	13,80	0,8444	
F ₃ ¹⁵		4	6													10	13,60	0,2667	
F ₃ ¹⁶				6		4										10	15,80	1,0667	
F ₃ ¹⁷		1	6	3												10	14,20	0,4000	
F ₃ ¹⁸					3	3	4									10	17,10	0,7667	
F ₃ ¹⁹				3	7											10	15,70	0,2333	
F ₃ ²⁰					3	4	3									10	17,00	0,6667	
F ₃ ²¹			3	3	4											10	15,10	0,7667	
F ₃ ²²		5	2	3												10	13,80	0,8444	
F ₃ ²³					2	1	7									10	17,50	0,7222	
F ₃ ²⁴			6	2	2											10	14,60	0,7111	
F ₃ ²⁵			4	3	3											10	14,90	0,7667	
F ₃ ²⁶				4	6											10	15,60	0,2667	
F ₃ ²⁷					6	3	1									10	16,70	0,9000	
F ₃ ²⁸			3	1	6											10	15,30	0,9000	
F ₃ ²⁹					4	2	4									10	17,00	0,8889	
F ₃ ³⁰			2	6	2											10	15,00	0,4444	
F ₃ ³¹					2	3	5									10	17,30	0,6778	
F ₃ ³²		3	3	4												10	14,10	0,7667	
F ₃ ³³				5	2	1	2									10	16,00	1,5556	
F ₃ ³⁴					2	6	1									10	17,00	0,4444	
F ₃ ³⁵			3	7												10	13,70	0,2333	

APÊNDICE 17. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, número de plântulas (n), média ($\bar{X}$) e variância (s^2), para os progenitores e gerações F_2 e F_3 do cruzamento Quatro Meses (P_2) x Bico Preto (P_1), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al. Piracicaba, 1987.

Geração	Comprimento de raiz (cm)																n	$\bar{X}$	s^2
	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23			
P_1					8	4	12	3	3								30	13,63	1,6195
P_2		2	8	7	3	9											30	11,33	1,8161
F_2	1	4	14	5	26	30	16	30	20	16	16	10	2	1	1		192	14,43	7,6332
F_{31}					1		5	2	2								10	14,40	1,3778
F_{32}					3		5	2									10	13,60	1,3778
F_{33}					3	2	4	1									10	13,30	1,1222
F_{34}					1		4	3	2								10	14,50	1,3889
F_{35}					5	2	1	2									10	13,00	1,5556
F_{36}				3	1		6										10	12,90	2,1000
F_{37}							3	3	4								10	15,10	0,7667
F_{38}				2	1	2	3	2									10	13,20	2,1778
F_{39}					1	1	4	3	1								10	14,20	1,2889
F_{310}								8	2								10	15,20	0,1778
F_{311}					3	2	3	2									10	13,40	1,3778
F_{312}							2	2	3	2	1						10	15,80	1,7333
F_{313}			3	2	1		4										10	12,00	3,3333
F_{312}			1	1	6	1	1										10	12,00	1,1111
F_{315}					1		5	4									10	14,20	0,8445
F_{316}							4	5	1								10	14,70	0,4556
F_{317}						4		3	3								10	14,50	1,8333
F_{318}										4	2	2	2				10	18,20	1,5111
F_{319}						2	4		4								10	14,60	1,6000
F_{320}						2	1	3	3	1							10	16,00	1,7778
F_{321}						3	1	4	2								10	14,50	1,3889
F_{322}							1	8	1								10	15,00	0,2222
F_{323}									4	1	2	3					10	17,40	1,8222
F_{324}										1	6		3				10	18,50	1,1667
F_{325}						3	1	6									10	15,30	0,9000
F_{326}			2		1	5	2										10	12,50	2,0555
F_{327}			4	2	2	2											10	11,20	1,5111
F_{328}			1		3		2	3	1								10	13,50	3,6111
F_{329}			8				2										10	10,80	2,8444
F_{330}						4		4	2								10	14,40	1,6000
F_{331}								2	7	1							10	15,90	0,3222
F_{332}							3	2	3	2							10	15,40	1,3778
F_{333}					2	3	4	1									10	13,30	1,5667
F_{334}				1	2	1	5	1									10	13,40	1,8222
F_{335}			3		3	4											10	11,80	1,7333
F_{336}						3	2	3	2								10	14,40	1,3778
F_{337}							1	3	6								10	15,50	0,5000
F_{338}								3	1	2	4						10	16,70	1,7889
F_{339}						4	3	3									10	12,90	0,7667
F_{340}		3	7														10	9,70	0,2333
F_{341}			5	1			1	3									10	11,60	3,6000
F_{342}							2	4	3	1							10	14,30	0,9000
F_{343}				1		1	4	3	1								10	13,10	1,8778
F_{344}	2	2	6														10	9,40	0,7111
F_{345}					4	3	1	2									10	13,10	1,4333

APÊNDICE 18. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, número de plântulas (n), média ($\bar{x}$) e variância (s^2), para os progenitores e gerações F₂ e F₃ do cruzamento Bico Preto (P₁) x Catalão (P₂), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al. Piracicaba, 1987.

[illegible]

APÊNDICE 19. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, número de plântulas (n), média ($\bar{X}$) e variância (s^2) para os progenitores e gerações F_2 e F_3 do cruzamento IAC-1131 (P_2) x Pérola (P_1), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al. Piracicaba, 1987.

Geração	Comprimento de raiz (cm)														n	$\bar{X}$	s^2
	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24			
P_1					3	14	2	4	7						30	16,93	1,9954
P_2					2	17	2	6	3						30	16,70	1,3897
F_2				30	30	35	28	37	8	25	7				200	16,85	4,1547
$F_{3,1}$				4	3	1	2								10	15,10	1,4333
$F_{3,2}$							1	2	1	6					10	19,20	1,2889
$F_{3,3}$				1	7	2									10	15,10	0,3222
$F_{3,4}$					3	7									10	15,70	0,2333
$F_{3,5}$					3	5	2								10	15,90	0,5444
$F_{3,6}$					4	3	3								10	15,90	0,7667
$F_{3,7}$			4	4	2										10	13,80	0,6222
$F_{3,8}$			7	1	2										10	13,50	0,7222
$F_{3,9}$						7	1	2							10	16,60	0,7111
$F_{3,10}$				3	4	3									10	15,00	0,6667
$F_{3,11}$			3	4	3										10	14,00	0,6667
$F_{3,12}$			3	2	4	1									10	14,30	1,1222
$F_{3,13}$				4	3	3									10	14,90	0,7667
$F_{3,14}$				6	1	3									10	14,70	0,9000
$F_{3,15}$				7	1	1	1								10	14,60	1,1556
$F_{3,16}$	3	4	1	2											10	13,20	1,2889
$F_{3,17}$		1	3	3	3										10	14,89	1,0667
$F_{3,18}$				6		3	1								10	15,90	1,4333
$F_{3,19}$				6	3	1									10	15,50	0,5000
$F_{3,20}$				2	6	2									10	15,00	0,4444
$F_{3,21}$							5	2		3					10	18,10	1,8778
$F_{3,22}$			5	2	3										10	13,60	0,8444
$F_{3,23}$				6	2	2									10	15,66	0,7111
$F_{3,24}$				4	5	1									10	14,70	0,4555
$F_{3,25}$			8	2											10	13,22	0,1944
$F_{3,26}$		2	4	3	1										10	13,30	0,9000
$F_{3,27}$							6	2	1	3					10	18,30	1,7889
$F_{3,28}$							2	4	1	3					10	18,50	1,3889
$F_{3,29}$					1	4	2	2	1						10	16,80	1,5111
$F_{3,30}$		3	5	2											10	12,90	0,5444
$F_{3,31}$		2	4	4											10	13,20	0,6222
$F_{3,32}$							3		5	2					10	18,60	1,3778
$F_{3,33}$				2		4	4								10	16,00	1,3333
$F_{3,34}$			2	7		1									10	14,00	0,6667
$F_{3,35}$			3	4	1	2									10	14,20	1,2889
$F_{3,36}$		8	2												10	12,20	0,1778
$F_{3,37}$		5		5											10	13,00	1,1111
$F_{3,38}$				5	4	1									10	14,60	0,4889
$F_{3,39}$					1	4	5								10	16,40	0,4889
$F_{3,40}$				5	1	3	1								10	15,00	1,3333
$F_{3,41}$					8	1	1								10	15,30	0,4556
$F_{3,42}$				2	1	6	1								10	15,60	0,9333
$F_{3,43}$				5	1	4									10	14,90	0,9889
$F_{3,44}$		3	4	3											10	13,00	0,6667
$F_{3,45}$								1	1	8					10	19,70	0,4555

APÊNDICE 20. Frequência de plântulas distribuídas em diferentes classes de comprimento de raiz, número de plântulas (n), média ($\bar{X}$) e variância (s^2), para os progenitores e gerações F_2 e F_3 do cruzamento Pérola (P_2) x IAC-1246 (P_1), quando crescidas em solução nutritiva contendo 45 ppm de Al. Piracicaba, 1987.

Geração	Comprimento de raiz (cm)												n	$\bar{x}$	s^2	
	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21				22
P ₁							7	6	10	4	3			30	17,67	1,6092
P ₂						3	14	2	4	7				30	16,93	1,9954
F ₂	1			2	10	17	18	60	30	12	44	4	2	200	17,57	3,9139
F ₃ ¹						1	6	3						10	16,20	0,4000
F ₃ ²									4	2	4			10	19,00	0,8889
F ₃ ³						8	2							10	15,20	0,1778
F ₃ ⁴						6		4						10	15,60	1,0667
F ₃ ⁵				3	4	3								10	14,00	0,6667
F ₃ ⁶							6	2	2					10	16,60	0,7111
F ₃ ⁷			6	2	1	1								10	12,60	1,1555
F ₃ ⁸								6	3		1			10	17,60	0,9333
F ₃ ⁹					6	1	3							10	14,70	0,9000
F ₃ ¹⁰						3	2	5						10	16,20	0,8444
F ₃ ¹¹					2	6	2							10	15,00	0,4444
F ₃ ¹²							3	5	2					10	16,90	0,5444
F ₃ ¹³				1	8	1								10	14,00	0,2222
F ₃ ¹⁴			7	3										10	12,30	0,2333
F ₃ ¹⁵						6	1	3						10	15,70	0,9000
F ₃ ¹⁶							4	6						10	16,60	0,2667
F ₃ ¹⁷					4	1	5							10	15,10	0,9889
F ₃ ¹⁸						6	2	2						10	15,60	0,7111
F ₃ ¹⁹							3	3						10	17,10	0,7667
F ₃ ²⁰						4	4	1						10	15,60	0,4889
F ₃ ²¹				2	5	2	1							10	14,20	0,8444
F ₃ ²²					6	1	3							10	14,70	0,9000
F ₃ ²³								3	1	2	4			10	18,70	1,7889
F ₃ ²⁴					4	3	3							10	14,90	0,7667
F ₃ ²⁵					8	1	1							10	14,30	0,4556
F ₃ ²⁶									2		8			10	19,60	0,7111
F ₃ ²⁷				1	7	1	1							10	14,20	0,6222
F ₃ ²⁸				1	5	3	1							10	14,40	0,7111
F ₃ ²⁹				3	6	1								10	13,80	0,4000
F ₃ ³⁰			2	8										10	12,80	0,1778
F ₃ ³¹	3	2	5											10	11,20	0,8444
F ₃ ³²			2	2	4	2								10	13,60	1,1556
F ₃ ³³			3		1	3								10	13,50	1,8333
F ₃ ³⁴				2	3	5								10	14,30	0,6778
F ₃ ³⁵					5	5								10	14,50	0,2778
F ₃ ³⁶				4	6									10	13,60	0,2667
F ₃ ³⁷				3	7									10	13,70	0,2333
F ₃ ³⁸			1		5	4								10	14,00	1,0000
F ₃ ³⁹				1	7	2								10	14,10	0,3222
F ₃ ⁴⁰						3	7							10	15,70	0,2333
F ₃ ⁴¹					1	2	6	1						10	15,70	0,6778
F ₃ ⁴²					5	3	2							10	14,70	0,6778
F ₃ ⁴³			3	4	3									10	13,00	0,6667
F ₃ ⁴⁴							5	5						10	16,50	0,2778
F ₃ ⁴⁵						1	5	4						10	16,30	0,4556