

# BASES GENÉTICAS DA HERANÇA DO CARÁTER TOLERÂNCIA AO CRESTAMENTO EM GENÓTIPOS DE TRIGO<sup>1</sup>

RUBENS ONOFRE NODARI<sup>2</sup>, FERNANDO I.F. DE CARVALHO<sup>3</sup> e LUIZ C. FEDERIZZI<sup>4</sup>

**RESUMO** - Genótipos de trigo (*Triticum aestivum* L.) sensíveis e tolerantes ao alumínio foram usados para estudar a herança das respostas aos efeitos tóxicos deste elemento. As gerações P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>, F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, RC<sub>1</sub>F<sub>1</sub> e RC<sub>2</sub>F<sub>1</sub> foram desenvolvidas em solo tóxico de alumínio, no Centro Nacional de Pesquisa de Trigo (CNPT/EMBRAPA, Passo Fundo, RS) em 1979. As diferenças genéticas parecem altas, entre os grupos sensíveis (Anza, Siete Cerros e Toquifen), e tolerantes (BH-1146, Cotiporã, Lagoa Vermelha, Maringá e Nobre), na resposta ao alumínio. Os dados das populações segregantes de cruzamentos entre sensíveis e tolerantes mostraram que a tolerância foi condicionada, no mínimo, por um loco homocigoto com alelos dominantes. As estimativas dos efeitos de aditividade e da heritabilidade foram expressivas. Os resultados indicaram que a seleção para obtenção de genótipos tolerantes poderá ser simples e rápida.

Termos para indexação: alumínio, *Triticum aestivum* L., genética, trigo.

## GENETIC BASES OF THE INHERITANCE OF AL-TOXICITY TOLERANCE IN WHEAT GENOTYPES

**ABSTRACT** - Aluminium sensitive and aluminium tolerant wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) were used to study the inheritance of responses to aluminium toxic effects. P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>, F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, BC<sub>1</sub>F<sub>1</sub> and BC<sub>2</sub>F<sub>1</sub> generations were grown under Al-toxic soil at Centro Nacional de Pesquisa de Trigo (CNPT/EMBRAPA, Passo Fundo, RS) in 1979. There appeared to be high genetic differences between the two groups: sensitive (Anza, Siete Cerros e Toquifen) and tolerant (BH-1146, Cotiporã, Lagoa Vermelha, Maringá and Nobre) for aluminium response. Segregated population data from sensitive/tolerant crosses showed tolerance conditioned, at least, by a dominant homozygous locus. The additivity-effects and heritability estimations were large. The basic results indicated that selection of tolerant genotype could be simple and rapid.

Index terms: aluminium, *Triticum aestivum* L., genetic

## INTRODUÇÃO

Solos com acidez nociva extremamente forte se constituem num dos principais fatores limitantes do desenvolvimento das plantas.

O alumínio é o terceiro elemento químico, em frequência, na crosta terrestre; mas sua toxidez depende do seu teor no solo, e da sua solubilidade e atividade, que podem ser afetadas pelo pH, pelo tipo de argila presente no solo, pela concentração de cátions e pelo teor de matéria orgânica (Foy 1974).

O Al ocorre em concentrações tóxicas em mais de 50% do território brasileiro (Silva 1974), com o agravante de que a neutralização, que tem custos elevados, só pode ser feita na camada arável. Altos teores de Al no solo ou na planta podem limitar o desenvolvimento das mesmas, pois no solo este elemento determina a indisponibilidade de outros nutrientes e condiciona um ambiente inadequado às raízes; por outro lado, na planta, altera diversas funções, como absorção, transporte e metabolismo de nutrientes e ainda na divisão celular (Paiva 1944).

Trabalhando com melhoramento de trigo, Paiva (1942), após muitos anos de observações, caracterizou o crestamento como mal-de-queima ou morte das pontas das folhas, sendo esta característica mais ou menos acentuada de acordo com sensibilidade das plantas ao pH do solo, e mais expressiva após um período de seca no estágio inicial da cultura. Mais tarde, o mesmo autor, em 1944, admitiu que o crestamento era determinado pela excessiva acidez do solo. Posteriormente, Araújo (1951) apontou o Al trocável (Al) como a provável causa do crestamento.

<sup>1</sup> Aceito para publicação em 25 de novembro de 1981. Parte da dissertação apresentada pelo primeiro autor para a obtenção do grau de Mestre em Fito-tecnia à UFRS.

<sup>2</sup> Eng.º Agr.º M.Sc., Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC), Caixa Postal 476, 88000 - Florianópolis, SC. e Bolsista da Fundação CARGILL.

<sup>3</sup> Eng.º Agr.º Ph.D., Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRS), Caixa Postal 776, 90000 - Porto Alegre, RS.

<sup>4</sup> Eng.º Agr.º M.Sc., UFRS, Porto Alegre, RS.

Os sintomas típicos da toxidez de Al em trigo têm sido descritos como: amarelecimento e queima das pontas das folhas, colmos finos, coloração violácea ou púrpura nas folhas e colmos e definhamento da parte aérea; engrossamento e completa paralização do crescimento das raízes e reduzida ramificação do sistema radicular (Paiva 1942 e 1944, Kerridge et al. 1971, Silva 1974 e Foy 1974). Plantas sensíveis, segundo detalhamento feito por Araújo (1951), nem chegavam a florescer, e as que conseguiam, produziam poucos grãos.

Fleming & Foy (1968) observaram que a injúria em plantas de trigo sensíveis à toxidez de Al era caracterizada pela desorganização da epiderme radicular, sendo que as raízes laterais tinham um aspecto de massa de tecido sem forma. Foi observado também que o Al não afetava a emissão de raízes laterais, mas sim o seu desenvolvimento. A paralização do crescimento radicular foi apontado por Kerridge (1969) como sendo o principal efeito da toxidez de Al, também observada por Paiva (1942), Reid et al. (1969), Foy (1974) e Lafever & Campbell (1978). A associação entre esta paralização e a inibição da divisão celular foi verificada por Clarkson (1965) em cebola.

O Al provoca um decréscimo na permeabilidade de sais e água (Foy 1974); muitos pesquisadores têm associado a toxidez de Al com a redução na absorção de nutrientes pelas plantas. Em plantas injuriadas, a redução na absorção de cálcio (Ca) é facilmente observada e foi verificada por Kerridge (1969), Long & Foy (1970) e Foy (1974). Em solos tropicais é comum a ocorrência de Al e deficiência de fósforo (P), cujos efeitos e sintomas são difíceis de separar (Salinas & Sanchez 1976). Da quantidade total de P absorvida, uma parte foi inativada pelo Al dentro da planta, segundo Wright (1943). Esta interação resultaria na formação de um precipitado (AlPO<sub>4</sub>) em forma de glóbulos dispersos ao longo da superfície radicular (McCormick & Borden 1974). Estes autores admitiram a ocorrência de uma reação de adsorção-precipitação entre Al e P, externa e internamente às raízes.

Contudo, as variedades de trigo diferem amplamente na sua tolerância à toxidez de Al (Paiva 1942 e 1944, Beckman 1954, Fleming & Foy 1968, Silva 1974, Foy 1974 e Foy et al. 1974). Testando duas cultivares de trigo, Fleming & Foy (1968) admitiram que a tolerância era determinada pela capacidade das plantas em continuar a divisão e elogação celular, em modificar o ambiente ao redor das raízes e em manter áreas meristemáticas viáveis; foi observado, ainda, que havia diferenças na morfologia radicular entre variedades tolerantes e sensíveis. Outros trabalhos com trigo (Foy et al. 1965 e Mugwira & Elgawhary 1979) as-

sociaram a tolerância com o aumento de pH ao redor das raízes pelas plantas. Resultados similares foram obtidos em ervilha por Klimashevskii & Beresovskii em 1973.

É possível que exista uma associação entre sensibilidade ao Al e capacidade de troca de cátions (CTC), pois esta foi maior nas raízes de plantas sensíveis do que nas tolerantes (Fleming & Foy 1968, Mugwira & Elgawhary 1979 e Klimashevskii & Beresovskii 1973). No entanto, a principal causa da tolerância de cultivares de trigo à acidez do solo tem sido atribuída por Foy et al. (1974) à capacidade de absorver e utilizar Ca e P, pois Long & Foy (1970) verificaram que o Al induziu a deficiência de Ca em variedades de trigo sensível e Foy et al. (1965) notaram uma menor concentração de P na parte aérea de plantas sensíveis em comparação com as tolerantes.

Vários parâmetros têm sido utilizados e/ou sugeridos para estabelecer diferenças entre genótipos sob toxidez de Al: sintomatologia da parte aérea (Paiva 1944), peso seco da parte aérea e das raízes (Foy et al. 1974), taxa de translocação de P das raízes para a parte aérea (Salinas e Sanchez 1976), comprimento de raízes (Fleming & Foy 1968, Kerridge et al. 1971 e Lafever & Campbell 1978), comprimento relativo das raízes (Lafever et al. 1977 e Iorczeski 1977) e recrescimento (Camargo 1978). Entretanto, Kerridge & Kronstad (1968) não encontraram diferenças usando vários parâmetros juntos ou separados.

Independentemente do parâmetro, a relação Al/Ca é extremamente importante na separação de genótipos de distintas reações, pois Andrade (1976) observou que um mesmo genótipo pode apresentar diferentes reações sob diferentes valores da relação Al/Ca.

A maior ou menor sensibilidade à toxidez de Al foi admitida, pela primeira vez, por Paiva (1942), como sendo controlada geneticamente. O mesmo autor observou que os trigos brasileiros eram bem mais tolerantes que os estrangeiros, pois o melhoramento de trigo no Estado do Rio Grande do Sul foi embasado na seleção de plantas tolerantes ao Al (Beckman 1954). Posteriormente, Foy et al., em 1974, concluíram que a tolerância estava associada com a região de origem das cultivares.

Paiva (1944) concluiu que a segregação das populações segregantes era complexa. De certa forma, Beckman (1954) reforçou esta hipótese, quando analisou as frequências obtidas de um cruzamento entre duas variedades com distintas reações, em face do grande número de indivíduos de reação duvidosa, o que impediu um maior esclarecimento sobre as bases genéticas que controlam este caráter.

Contudo, não existe uniformidade nos trabalhos genéticos quanto à caracterização fenotípica da reação à acidez do solo. Números distintos de classes têm sido utilizados para estabelecer a distribuição dos diferentes genótipos: três classes (Kerridge et al. 1971), quatro classes (Paiva 1944), cinco classes (Souza & Gomes (1970) e Mesdag & Sloomaker (1969) e dez classes (Eenink & Garrestsen 1977).

Um gene de diferença para a tolerância ao Al entre as variedades Druchamp e Brevor foi detectado por Kerridge & Kronstad (1968), porém os autores admitiram a possibilidade de outros fatores estarem envolvidos na expressão do caráter, já que uma das variedades era moderadamente tolerante. Um único loco parece controlar a tolerância à toxidez de Al em cevada (Reid 1971), em milho (Rhue 1978) e em trigo (Kerridge 1969). Nos genótipos de trigo utilizados, Lafever & Campbell (1978) admitiram que a sensibilidade era condicionada por um só gene recessivo, mas a tolerância era complexa, pois não se ajustava à segregação para um só loco. Usando concentrações distintas de Al em solução nutritiva, Cámargo (1978) encontrou diferentes números de genes controlando a tolerância numa mesma variedade. Iorczeski (1977) admitiu que a diferença na tolerância entre os genitores era condicionada por mais que um gene.

Uma dominância parcial para a tolerância foi verificada por Beckman (1954), Kerridge & Kronstad (1968), Rhue et al. (1978) e Lafever & Campbell (1978), no estudo de ação gênica do caráter.

A seleção objetivando a criação de genótipos de trigo tolerantes tem sido realizada com sucesso pelos órgãos de pesquisa no sul do Brasil. A seleção também tem sido feita com certa facilidade em soja (Hanson & Kamprath 1979), em cevada (Reid 1971) e em alfafa (Devine et al. 1976).

A produtividade da cultura do trigo deve sofrer um substancial incremento, porém o uso de corretivos envolve altos custos; desta maneira, o melhoramento genético pode tornar-se a principal opção, criando genótipos de alta produtividade e ampla adaptabilidade às condições de clima e solo disponíveis.

Este trabalho teve como objetivo o estudo sobre as bases genéticas da herança do caráter tolerância ao crestamento, em genótipos de trigo, cujos resultados poderão ser utilizados na estratégia e escolha dos métodos de condução de populações para a criação de cultivares tolerantes e produtivas.

## MATERIAL E MÉTODOS

Foram incluídos, neste trabalho, oito cultivares de trigo (Tabela 1). Na primavera de 1978, foram re-

alizados os cruzamentos entre genótipos tolerantes e sensíveis, estabelecidos na Estação Experimental Agrônômica, em Guaíba (EEA/UFRS), obtendo-se, então, a geração F<sub>1</sub>. As populações segregantes (F<sub>2</sub>, RC<sub>1</sub> e RC<sub>2</sub>F<sub>1</sub>) foram obtidas na casa de vegetação da Faculdade de Agronomia/UFRS, no verão de 1978/1979.

Em junho de 1979, foram estabelecidos a campo os 15 cruzamentos na área experimental do Centro Nacional de Pesquisa de Trigo (CNPT/EMBRAPA), em Passo Fundo, RS, cujos teores de Al e Ca estão na Tabela 3. Foi utilizado o esquema experimental de blocos completamente casualizados, com duas repetições.

Em cada parcela (3 m x 4 m), foram semeadas 20 linhas, distando uma da outra 0,20 m. A distância entre plantas na linha foi de 0,10 m, o que permitiu a semeadura de 300 sementes da geração F<sub>2</sub>, 60 dos genitores e da F<sub>1</sub> e 50 dos retrocruzamentos, em cada parcela, quando o número de grãos era disponível.

Foram realizadas três avaliações da reação de cada planta sob toxidez de Al, sendo que a primeira delas foi feita 28 dias após a emergência de 50% das plantas, enquanto as outras duas foram realizadas 8 e 20 dias após a primeira, respectivamente. A média destas três avaliações forneceu o valor da reação de cada planta às condições ácidas do solo. Tais valores foram distribuídos em dez classes distintas, sendo que as plantas com sintomas típicos de crestamento foram incluídas na classe 1 enquanto as plantas completamente tolerantes foram inseridas na classe 10.

Após a última avaliação a campo, foi determinado o peso seco da parte aérea e das raízes de plantas de todas as gerações de cada um dos cruzamentos, resultados que foram correlacionados com o valor atribuído aos sintomas apresentados por aquelas plantas (Tabela 2).

As frequências esperadas e obtidas foram testadas pelo sistema de ajustamento X<sup>2</sup> (qui-quadrado). As médias e variâncias de cada geração, em cada um dos cruzamentos, foram estimadas pelos modelos apresentados por Steel & Torrie (1960).

A decomposição da variância fenotípica total em variância aditiva, de dominância e ambiental foi baseada nas fórmulas citadas por Allard (1960):

$$\begin{aligned} VE &= (VP_1 \cdot VP_2 \cdot VF_1)^{1/3} \\ VA &= 2VF_2 - (VRC_1 + VRC_2) \\ VD &= VF_2 - VA - VE, \end{aligned}$$

onde V representa a variância da respectiva geração indicada. A heritabilidade (sentidos amplo e restrito) do caráter tolerância ao crestamento foi estimada segundo o modelo descrito pelo mesmo autor:

$$h_r^2 = [2VF_2 - (VRC_1 + VRC_2)]/VF_2$$

$$h_a^2 = [VF_2 - (VP_1 \cdot VP_2 \cdot VF_1)^{1/3}]/VF_2$$

**TABELA 1. Origem, genealogia e reação às condições ácidas do solo das cultivares usadas como genitores, EEA/UFRS, Guaíba, RS, 1978.**

Genótipos	Origem	Genealogia	Reação
Anza	México	Jerma Rojo// Norin 10/Brevor /4/ Yaktana 54//Norin 10/Brevor/3/ *Andes	Sensível
BH-1146	Brasil	Polyssú//Fronreira/Mentana	Tolerante
Cotiporã	Brasil	Veranópolis*2/Egypt NA 101	Tolerante
Lagoa Vermelha	Brasil	Marroqui/Newthatch//Veranópolis	Tolerante
Maringá	Brasil	Frontana/Kenya 58/Polyssú	Tolerante
Nobre	Brasil	Colotana/295.52//Colotana 824/Yaktana 54	Tolerante
Siete Cerros	México	Penjano Sib/Gabo 55	Sensível
Toquifen	Chile	[[908-Frontana] <sup>2</sup> /4160 x (Yaktana 54-Norin 10/Brevor (Brevor))] C 14 <sup>2</sup>	Sensível

**TABELA 2. Coeficientes de correlação entre as observações das reações de plantas ao crestamento e peso seco da parte aérea (R<sub>1</sub>) e das raízes (r<sub>2</sub>) em 15 cruzamentos, CNPT/EMBRAPA, Passo Fundo, RS, 1979.**

Cruzamentos	r <sub>1</sub>	r <sub>2</sub>
Anza x Lagoa Vermelha	0,859**	0,928**
Anza x Nobre	0,833**	0,744**
BH-1146 x Anza	0,926**	0,649
Cotiporã x Toquifen	0,902**	0,788**
Lagoa Vermelha x Anza	0,894**	0,728**
Lagoa Vermelha x Siete Cerros	0,811**	0,890**
Maringá x Anza	0,905**	0,831**
Maringá x Siete Cerros	0,893**	0,666**
Nobre x Anza	0,891**	0,749**
Nobre x Siete Cerros	0,887**	0,618
Nobre x Toquifen	0,777**	0,657**
Siete Cerros x BH-1146	0,892**	0,818**
Siete Cerros x Maringá	0,835**	0,759**
Toquifen x Cotiporã	0,867**	0,822**
Toquifen x Nobre	0,876**	0,766**

\*\* Significância a nível de 1% de probabilidade.

A variância da heritabilidade no sentido restrito (Vh<sub>r</sub><sup>2</sup>) foi calculada pela fórmula apresentada por Ketata et al. (1976):

$$Vh_r^2 = \frac{2[(VRC_1 + VRC_2)^2/GLF_1 + (VRC_1)^2/GLRC + (VRC_2/GLRC_2)]}{r \cdot VF_2}$$

onde V significa variância e GL os graus de liberdade das respectivas gerações indicadas. Neste trabalho foram utilizados três métodos para calcular o número

mínimo de fatores efetivos, sendo que os dois primeiros foram desenvolvidos por (Wright, 1968 e Burton, 1951), e o terceiro, por Weng (1966), e simbolizados, respectivamente por N<sub>1</sub>, N<sub>2</sub> e N<sub>3</sub>:

$$N_1 = \frac{(\bar{P}_2 - \bar{P}_1)^2}{8(VF_2 - VF_1)}$$

$$N_2 = \frac{0,25(0,75 - \beta + \beta^2) \alpha^2}{VF_2 - VF_1}, \text{ para}$$

$$\beta = \frac{\bar{F}_1 - \bar{P}_1}{\alpha} \text{ e } \alpha = \bar{P}_2 - \bar{P}_1,$$

$$N_3 = \frac{3(\bar{P}_2 - \bar{P}_1)^2}{16(VF_2 - VF_1)}$$

onde: N<sub>1</sub>, N<sub>2</sub>, e N<sub>3</sub> representam o número mínimo de fatores efetivos;  $\bar{P}_1$  e  $\bar{P}_2$ , a média das gerações P<sub>1</sub> e P<sub>2</sub>; e VF<sub>1</sub> e VF<sub>2</sub>, as variâncias das gerações F<sub>1</sub> e F<sub>2</sub>, respectivamente. Em cada cruzamento foi estimada a ação gênica pelo método desenvolvido por Hayman (1958). Esta análise foi feita através do programa de computador "generation/mean", em linguagem Fortran, sendo que:

$$\begin{aligned} P_1 &= m + d - 1/2 h + i - j + 1/4 l \\ P_2 &= m - d - 1/2 h + i + j + 1/4 l \\ F_1 &= m + d + 1/2 h + i + j + 1/4 l \\ F_2 &= m \\ RC_1F_1 &= m + 1/2 d + 1/4 i \\ RC_2F_1 &= m - 1/4 d + 1/4 i, \end{aligned}$$

onde: m é a média; d é o efeito de aditividade; h é o efeito de dominância dentro de cada gene; i é a interação do efeito aditivo x aditivo; j é a interação do efeito aditivo x dominante e l é a interação do efeito dominante x dominante.

### RESULTADOS

As análises foram baseadas nas observações visuais da reação de cada planta às condições de toxidez de Al. Tais avaliações foram altamente correlacionadas com o peso seco tanto da parte aérea quanto das raízes (Tabela 2).

Em face das grandes diferenças na relação Al/Ca (Tabela 3) e na reação das plantas entre as duas repetições de alguns cruzamentos, os pontos de separação entre as plantas sensíveis (S), intermediárias (I) e tolerantes (T) foram distintos para cada repetição, respeitados os limites determinados pelas populações não-segregantes.

Os dados inseridos na Tabela 4 mostram o comportamento dos oito genótipos utilizados, onde Anza, Siete Cerros e Toquifen revelaram sensibilidade, enquanto que as cultivares BH-1146, Nobre, Maringá, Cotiporã e Lagoa Vermelha demonstraram tolerância à toxidez de Al. Os valores do teste t entre as médias dos genitores em cada um dos cruzamentos mostraram significância a nível de 1% de probabilidade.

A distribuição de freqüências das populações não-segregantes ( $P_1$ ,  $P_2$  e  $F_2$ ) condiciona uma suposta ocorrência de distribuição de 1:2:1 na geração  $F_2$ , sugerindo a aditividade como principal componente da variância genética. Entretanto, as gerações segregantes ( $F_2$ ,  $RC_1F_1$  e  $RC_2F_1$ ) não confirmaram tal suposição, pois os testes para diferentes números de genes nestas populações pelo sistema de ajustamento  $X^2$  (qui-quadrado) revelaram maior probabilidade para uma diferença de dois locos entre genótipos tolerantes e sensíveis. Por outro lado, as freqüências das gerações  $F_2$  dos cruzamentos envolvendo os genitores Anza e Siete Cerros com os tolerantes demonstraram uma adequação à proporção 3/16 S: 9/16 I: 4/16 T, enquanto que, nos cruzamentos com Toquifen, as freqüências das populações  $F_2$  se ajustaram à proporção 4/16 S: 9/16 I: 3/16 T (Tabela 4).

A análise dos retrocruzamentos mostrou uma expressiva concordância com estas proporções, pois a geração  $F_1$ , quando cruzada com o genitor tolerante, forneceu uma proporção de 1/2 I:1/2 T; e com o genótipo sensível, a freqüência de 1/2 S: 1/2 I, demonstrando alta probabilidade, com exceção apenas em alguns casos (Tabela 4).

Os resultados das estimativas da variância fenotípica total e sua decomposição, da heritabilidade (sentidos amplo e restrito) e do número

TABELA 3. Teores de Alumínio (Al) e Cálcio (Ca) no solo (mg/100 g de solo) e a relação Al/Ca das repetições 1 e 2 ( $R_1$  e  $R_2$ ) e suas diferenças (D), CNPT/EMBRAPA, Passo Fundo, RS, 1979.

Cruzamentos	Al			Ca			Al/Ca		
	$R_1$	$R_2$	D	$R_1$	$R_2$	D	$R_1$	$R_2$	D
Anza x Lagoa Vermelha	2,94	3,11	0,17	1,31	1,19	0,12	2,36	2,66	0,30
Anza x Nobre	2,50	2,60	0,10	1,88	1,95	0,07	1,43	1,46	0,03
BH-1146 x Anza	2,72	2,94	0,22	1,61	1,36	0,25	1,82	2,30	0,48
Cotiporã x Toquifen	2,78	2,22	0,56	1,42	2,35	0,93	2,06	0,98	1,08
Lagoa Vermelha x Anza	2,67	2,72	0,05	1,63	1,55	0,08	1,67	1,86	0,19
Lagoa Vermelha x Siete Cerros	2,94	2,83	0,11	1,38	1,36	0,02	2,24	2,22	0,02
Maringá x Anza	2,67	3,04	0,37	1,63	1,25	0,38	1,74	2,59	0,85
Maringá x Siete Cerros	2,44	2,83	0,39	2,08	1,44	0,64	1,28	2,17	0,89
Nobre x Anza	2,67	2,72	0,05	1,48	1,76	0,28	1,85	1,66	0,19
Nobre x Siete Cerros	2,83	2,67	0,16	1,33	1,70	0,37	2,18	1,71	0,47
Nobre x Toquifen	2,94	2,60	0,34	1,25	1,93	0,68	2,50	1,45	1,05
Siete Cerros x BH-1146	2,72	2,33	0,39	1,42	2,10	0,68	2,06	1,18	0,88
Siete Cerros x Maringá	2,78	2,67	0,11	1,46	1,46	0,00	1,97	1,92	0,05
Toquifen x Cotiporã	2,72	2,83	0,11	1,50	1,42	0,08	1,93	2,12	0,19
Toquifen x Nobre	2,50	2,89	0,39	1,55	1,50	0,05	1,78	2,03	0,25



TABELA 4. Continuação.

Cruzamentos	Geração	Distribuição de frequências									Total Número de plantas observadas			Proporção esperada	Probabilidade (P)				
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	S	I			T			
Maringá vs. Anza	P <sub>1</sub>						8	30	28	11	77								
	P <sub>2</sub>	72	13	7							92								
	F <sub>1</sub>			16	18	16	15	3			68								
	F <sub>2</sub>	15	20	26	54	47	47	35	9	4	257			48	137	72	3:9:4	0,50-0,75	
	RC <sub>1</sub> F <sub>1</sub>				4	6	2	3	2		17			0	11	6	0:1:1	0,10-0,25	
	RC <sub>2</sub> F <sub>1</sub>	4	8	4	1	4	2				23			14	8	1	1:1:0	0,10-0,25	
Maringá vs. S. Cerros	P <sub>1</sub>						10	29	35	15	89								
	P <sub>2</sub>	51	27	17							95								
	F <sub>1</sub>				12	25	30	25	7		99								
	F <sub>2</sub>	5	13	56	85	115	116	80	23	4	498			74	259	165	3:8:5	0,05-0,10	
	RC <sub>1</sub> F <sub>1</sub>				12	21	27	16	7		83			0	46	37	0:1:1	0,25-0,50	
	RC <sub>2</sub> F <sub>1</sub>	8	10	19	16	8	8				69			36	29	4	1:1:0	0,25-0,50	
Nobre vs. Anza	P <sub>1</sub>						9	35	37	27	108								
	P <sub>2</sub>	68	23	10							101								
	F <sub>1</sub>			8	12	34	21	15	6		96								
	F <sub>2</sub>	10	27	44	76	113	107	75	33	11	2	498			81	296	121	3:9:4	0,10-0,25
	RC <sub>1</sub> F <sub>1</sub>				4	11	12	11	5		43			0	27	16	0:1:1	0,10-0,25	
	RC <sub>2</sub> F <sub>1</sub>	5	13	13	16	12	11	8			78			31	39	8	1:1:0	0,10-0,25	
Cotiporã vs. Toquifen	P <sub>1</sub>						13	32	37	19	101								
	P <sub>2</sub>	41	28	25							94								
	F <sub>1</sub>				9	6	20	15			50								
	F <sub>2</sub>	45	59	64	83	84	80	57	17	5	494			132	279	79	4:9:3	0,25-0,50	
	RC <sub>1</sub> F <sub>1</sub>				9	18	20	26	14	6	93			5	68	20	0:1:1	<0,05	
	RC <sub>2</sub> F <sub>1</sub>	14	12	17	12	13	6	10			84			35	39	10	1:1:0	0,10-0,25	
L. Vermelha vs Anza	P <sub>1</sub>						28	19	9	8	64								
	P <sub>2</sub>	71	19	5							95								
	F <sub>1</sub>			20	23	13	9	8			73								
	F <sub>2</sub>	31	35	78	84	86	83	47	25	5	474			105	250	119	3:9:4	0,10-0,25	
	RC <sub>1</sub> F <sub>1</sub>			17	13	19	13	5			67			9	46	12	0:1:1	<0,05	
	RC <sub>2</sub> F <sub>1</sub>	9	15	8	9	10	5				56			28	26	2	1:1:0	0,50-0,75	
L. Vermelha vs. S. Cerros	P <sub>1</sub>						23	41	30	15	109								
	P <sub>2</sub>	49	25	9							83								
	F <sub>1</sub>			14	3	17	6	6			46								
	F <sub>2</sub>	20	28	74	92	77	89	43	16	4	443			85	250	108	3:9:4	0,90-0,95	
	RC <sub>1</sub> F <sub>1</sub>			10	16	10	9	7	2		54			5	35	14	0:1:1	<0,05	
	RC <sub>2</sub> F <sub>1</sub>	12	6	6	2	0	1				27			21	6	0	1:1:0	<0,05	

de fatores efetivos, estão inseridos na Tabela 5. Em geral, a variância fenotípica total foi alta, e, praticamente, não houve grandes diferenças entre os diversos cruzamentos. Os efeitos de aditividade foram notáveis, e os mais expressivos foram detectados nos cruzamentos entre Toquifen com os tolerantes Cotiporã e Nobre. A variância de dominância só foi expressiva em três cruzamentos, enquanto que os maiores valores para a variância ambiental foram obtidos nos cruzamentos de genótipos tolerantes com Siete Cerros.

Os resultados das análises do método de Hayman (1958) para três parâmetros dos componentes da variância (média, aditividade e dominância) estão na Tabela 6. O teste  $X^2$  para o ajustamento deste modelo

revelou a inexistência de epistasia como componente importante da variância genética do caráter estudado.

O número mínimo de fatores efetivos envolvidos na expressão do caráter tolerância à toxidez de Al, calculado pelos métodos de Wright (1968) e Burton (1951), revelou alta similaridade com os resultados obtidos pela análise da distribuição de frequências; entretanto, o mesmo não foi verificado com estimativas obtidas pelo método de Weng (1966).

## DISCUSSÃO

Os altos coeficientes de correlação entre as avaliações visuais dos sintomas do crestamento e o peso

TABELA 5. Estimativas das variâncias fenotípicas da geração F<sub>2</sub> (VF<sub>2</sub>), genética (VG), ambiental (VE), aditiva (VA) e de dominância (VD), do número mínimo de fatores efetivos (N<sub>1</sub>, N<sub>2</sub> e N<sub>3</sub>) e da heritabilidade nos sentidos amplos (h<sub>a</sub><sup>2</sup>) e restrito (h<sub>r</sub><sup>2</sup>) e sua respectiva (Vh<sub>r</sub><sup>2</sup>) do caráter de tolerância ao crestamento em 15 cruzamentos, CNPT/EMBRAPA, Passo Fundo, RS, 1979

Cruzamentos	VF <sub>2</sub>	VG	VE	VA	VD	N <sub>1</sub>	N <sub>2</sub>	N <sub>3</sub>	h <sub>a</sub> <sup>2</sup>	h <sub>r</sub> <sup>2</sup>	Vh <sub>r</sub> <sup>2</sup>
Anza x Lagoa Vermelha	3,74	2,97	0,77	2,75	0,22	2,10	2,32	3,16	0,79	0,73	0,10
Anza x Nobre	3,15	2,27	0,88	0,74	1,53	2,99	3,05	4,49	0,72	0,23	0,25
BH-1146 x Anza	3,45	2,91	0,54	2,50	0,41	1,87	1,91	2,80	0,84	0,72	0,18
Cotiporã x Toquifen	3,58	2,78	0,80	1,65	1,13	1,64	1,76	2,46	0,78	0,46	0,15
Lagoa Vermelha x Anza	3,58	2,78	0,80	3,37	-0,59	1,84	1,85	2,76	0,78	0,94	0,09
Lagoa Vermelha x Siete Cerros	3,09	2,17	0,92	2,66	-0,49	3,65	3,67	5,48	0,70	0,86	0,12
Maringá x Anza	3,49	2,77	0,71	2,66	0,12	2,38	2,39	3,57	0,79	0,76	0,32
Maringá x Siete Cerros	2,35	1,50	0,85	1,19	0,31	4,21	4,59	6,32	0,64	0,51	0,10
Nobre x Anza	3,09	2,51	0,58	1,64	0,87	3,63	3,76	5,45	0,81	0,53	0,14
Nobre x Siete Cerros	3,08	2,02	1,05	3,18	-1,15	3,22	3,35	4,84	0,66	1,03	0,07
Nobre x Toquifen	3,92	3,12	0,80	2,97	0,15	1,84	1,84	2,76	0,80	0,76	0,16
Siete Cerros x BH-1146	2,69	1,72	0,97	1,31	0,41	3,35	3,37	5,03	0,64	0,49	0,10
Siete Cerros x Maringá	3,63	2,81	0,82	2,85	-0,04	1,98	2,01	2,97	0,77	0,78	0,08
Toquifen x Cotiporã	4,22	2,41	0,81	3,74	-0,33	1,65	1,66	2,47	0,81	0,89	0,09
Toquifen x Nobre	4,23	3,35	0,87	3,18	0,17	1,87	0,93	2,80	0,79	0,75	0,15

N<sub>1</sub> (WRIGHT, 1968)

N<sub>2</sub> (WRIGHT, citado por BURTON, 1951)

N<sub>3</sub> (WENG, 1966)

seco da parte aérea e das raízes (Tabela 2) estão de acordo com os resultados obtidos por Reid et al. (1971) e Lafever et al. (1977), pois estes autores verificaram que a classificação visual de plantas sob toxidez de Al era de adequada eficiência na separação de diferentes reações. Sendo assim, a classificação visual foi altamente expressiva na caracterização da reação de cada uma das plantas.

As marcantes diferenças entre os genótipos tolerantes e sensíveis, encontradas neste trabalho (Tabela 4), demonstram a variabilidade genética existente no material utilizado e também já caracterizado por vários pesquisadores (Paiva 1942, Beckman 1954, Fleming & Foy 1968, Mesdag & Sloodmaker 1969, Silva 1974 e Foy 1974). O valor do teste t entre as médias dos genitores para cada um dos cruzamentos foi alto, revelando significância a nível de 1% de probabilidade, indicando a ocorrência de diferenças genéticas entre os genótipos em cada cruzamento realizado.

As primeiras cultivares brasileiras foram desenvolvidas em solo ácido e com elevados teores de Al (Beckman 1954), e mais tarde foram classificadas como as mais tolerantes na comparação com genótipos de diversas origens por Mesdag & Sloodmaker (1969). Posteriormente, em 1974, Foy et al. verificaram que a tolerância estava associada com a região

de origem de cada variedade. Estes resultados justificam o tipo de reação apresentada pelos diversos genótipos utilizados neste trabalho de pesquisa.

A partir da evidência da existência de variabilidade genética, foram estabelecidas proporções que melhor representassem as diferenças entre os genitores em cada cruzamento.

Atribuindo valores de tolerância às plantas de reação intermediária, foi possível ajustar razoavelmente a segregação da F<sub>2</sub> à proporção 1/4 S: 3/4 T. Esta mesma frequência foi encontrada por Lafever & Campbell (1978), embasada na segregação da geração F<sub>2</sub> e na dominância da F<sub>1</sub>. Contudo, a reação demonstrada pelas plantas P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub> e F<sub>1</sub>, conforme mostra a distribuição de frequências (Tabela 4), que sugerem uma provável ocorrência da proporção para a hipótese acima admitida, a qual também não encontra embasamento nos expressivos valores dos efeitos de aditividade e da heritabilidade. Sendo assim, esta relação não se constituiu na proporção que melhor representasse os resultados obtidos.

A grande quantidade de trabalhos genéticos realizados revelou uma diferença de um só loco entre os genitores empregados (Kerridge & Kronstad 1968, Reid 1971, Lafever & Campbell 1978 e Camargo 1978). Entretanto, Kerridge & Kronstad (1968) admitiram o

TABELA 6. Média das gerações P<sub>1</sub> P<sub>2</sub> F<sub>1</sub> F<sub>2</sub>, RC<sub>1</sub>F<sub>1</sub> e RC<sub>2</sub>F<sub>1</sub> e ação gênica para 3 ou 6 parâmetros, segundo Hayman (1958), CNPT/EMBRAPA, Passo Fundo, RS, 1979.

Geração ou parâmetro	Anza vs Lagoa Vermelha	Anza vs Nobre	BH-1146 vs Anza	Cotiporã vs Toquifen	Lagoa Vermelha vs Anza
P <sub>1</sub>	1,25 ± 0,49	1,55 ± 0,74	7,26 ± 0,84	7,61 ± 0,90	6,95 ± 1,05
P <sub>2</sub>	6,70 ± 0,97	7,90 ± 0,93	1,33 ± 0,44	1,83 ± 0,78	1,30 ± 0,57
F <sub>1</sub>	5,19 ± 1,41	5,35 ± 1,21	4,90 ± 1,05	5,82 ± 1,01	4,48 ± 1,19
F <sub>2</sub>	4,68 ± 1,93	5,29 ± 1,78	4,76 ± 1,86	4,38 ± 1,89	4,58 ± 1,89
RC <sub>1</sub> F <sub>1</sub>	3,35 ± 1,46	4,02 ± 1,68	5,38 ± 1,37	5,39 ± 1,35	4,64 ± 1,15
RC <sub>2</sub> F <sub>1</sub>	6,32 ± 1,61	5,79 ± 1,66	279 ± 1,59	3,66 ± 1,92	3,19 ± 1,57
m	4,67 ± 0,59	5,02 ± 0,55	4,48 ± 0,48	5,01 ± 0,50	4,12 ± 0,51
a	-2,75 ± 0,52	-3,09 ± 0,57	2,92 ± 0,46	2,77 ± 0,57	2,65 ± 0,56
d	1,33 ± 1,33	0,64 ± 1,26	0,48 ± 1,08	0,87 ± 1,14	0,25 ± 1,24
X <sub>2</sub>	0,045	0,370	0,256	0,897	0,743
P	0,75 - 0,90	0,50 - 0,75	0,25 - 0,75	0,25 - 0,50	0,25 - 0,50

Geração ou parâmetro	Lagoa Vermelha vs Siete Cerros	Maringá vs Anza	Maringá vs Siete Cerros	Nobre vs Anza	Nobre vs Siete Cerros
P <sub>1</sub>	7,34 ± 0,97	7,54 ± 0,86	7,62 ± 0,90	7,76 ± 0,89	7,33 ± 0,97
P <sub>2</sub>	1,52 ± 0,66	1,29 ± 0,59	1,64 ± 0,77	1,42 ± 0,66	1,98 ± 0,79
F <sub>1</sub>	4,72 ± 1,39	4,57 ± 1,20	5,90 ± 1,13	5,43 ± 1,31	5,39 ± 1,40
F <sub>2</sub>	4,63 ± 1,76	4,74 ± 1,87	5,21 ± 1,53	5,25 ± 1,76	5,08 ± 1,76
RC <sub>1</sub> F <sub>1</sub>	4,87 ± 1,41	5,59 ± 1,37	5,82 ± 1,15	6,04 ± 1,19	6,30 ± 1,24
RC <sub>2</sub> F <sub>1</sub>	2,07 ± 1,24	2,95 ± 1,56	3,43 ± 1,48	4,05 ± 1,77	2,18 ± 1,20
m	4,19 ± 0,55	4,44 ± 0,53	5,05 ± 0,49	4,97 ± 0,54	4,72 ± 0,54
a	2,88 ± 0,56	3,09 ± 0,50	2,90 ± 0,56	3,08 ± 0,53	2,83 ± 0,59
d	-0,25 ± 1,32	0,10 ± 1,20	1,04 ± 1,19	0,82 ± 1,28	0,27 ± 1,35
X <sup>2</sup>	0,909	0,122	0,500	0,328	1,186
P	0,25 - 0,50	0,50 - 0,75	0,25 - 0,50	0,50 - 0,75	0,25 - 0,50

Geração ou parâmetro	Nobre vs Toquifen	Siete Cerros vs BH-1146	Siete Cerros vs Maringá	Toquifen vs Cotiporã	Toquifen vs Nobre
P <sub>1</sub>	7,55 ± 0,98	2,12 ± 0,78	1,51 ± 0,63	1,58 ± 0,71	1,53 ± 0,65
P <sub>2</sub>	1,36 ± 0,61	7,47 ± 0,82	7,21 ± 0,94	7,58 ± 0,84	7,33 ± 0,90
F <sub>1</sub>	4,67 ± 1,15	5,06 ± 1,27	3,81 ± 1,25	4,95 ± 1,22	5,16 ± 1,41
F <sub>2</sub>	4,17 ± 1,98	5,40 ± 1,64	4,65 ± 1,90	4,41 ± 2,05	4,29 ± 2,06
RC <sub>1</sub> F <sub>1</sub>	4,79 ± 1,48	4,32 ± 1,64	3,38 ± 1,56	3,16 ± 1,63	3,04 ± 1,66
RC <sub>2</sub> F <sub>1</sub>	3,10 ± 1,64	6,34 ± 1,18	5,46 ± 1,40	5,31 ± 1,43	5,16 ± 1,59
m	4,36 ± 0,53	5,07 ± 0,53	4,21 ± 0,55	4,58 ± 0,55	4,55 ± 0,60
a	2,97 ± 0,55	-2,64 ± 0,58	-2,82 ± 0,54	-2,93 ± 0,53	-2,84 ± 0,54
d	0,04 ± 1,21	0,45 ± 1,30	-0,36 ± 1,26	0,15 ± 1,24	0,40 ± 1,36
X <sup>2</sup>	0,652	0,209	0,242	0,360	0,389
P	0,25 - 0,50	0,50 - 0,75	0,50 - 0,75	0,50 - 0,75	0,50 - 0,75

envolvimento de mais de um fator influenciando a tolerância à toxidez de Al, enquanto que Lafever & Campbell (1978) admitiram que a tolerância era de natureza complexa, pois um só gene explicaria somente a sensibilidade, mas não as demais reações. De certa forma, Paiva, em 1944, já admitia que a segregação era de difícil interpretação, o que também foi comprovado por Beckman em 1954.

Por outro lado, Iorczeski (1977) detectou vários genes de diferenças entre genitores de distintas reações.

Camargo (1978) obteve distintos números de locos num mesmo genitor, variando a concentração de Al na solução nutritiva. Anteriormente, Andrade, em 1976, já salientava que distintos valores na relação Al/Ca provocaram diferentes reações para um mesmo genótipo. Evidências similares aos resultados destes autores foram detectadas entre repetições de alguns cruzamentos neste experimento em discussão.

Admitida a existência de mais de um mecanismo de tolerância (Foy 1974), poderá ser evidenciada a possibilidade de ocorrência de um número de genes maior que um, desde que os mecanismos, teoricamente, sejam controlados por bases genéticas distintas e nas possíveis interações entre elas.

Entre as hipóteses que admitem mais que um gene, uma delas está fundamentada em dois locos ligados e um independente, controlando a tolerância ao crescimento. Esta hipótese tem suporte nas frequências da totalidade das populações  $F_2$ , sendo reforçada pela frequência de segregação na maioria dos retrocruzamentos e nos valores da variância aditiva. Entretanto, a existência de dois locos poderia possibilitar a ocorrência de recombinantes, ainda que em pequena frequência, caso a distância entre ambos fosse reduzida, determinando um decréscimo na frequência dos homozigotos e o conseqüente aumento do número de indivíduos na classe intermediária, tal decréscimo não foi revelado, pois existe uma diferença entre as frequências dos homozigotos sensíveis e tolerantes, permitindo a possível aceitação da hipótese, porém com ressalvas e dependendo de futura comprovação.

A hipótese que revela um ajuste expressivo em relação aos dados obtidos nas populações segregantes é a de dois locos independentes e com efeitos distintos diferenciando genótipos tolerantes e sensíveis. As frequências obtidas nas populações  $F_2$  de todos os cruzamentos concordam com as proporções esperadas, pois altas probabilidades foram reveladas pelo teste  $X^2$ . Os dados inseridos na Tabela 4 mostram ainda que a maioria dos retrocruzamentos segregam na frequência esperada. A hipótese tem viabilidade, considerando-se ainda o fato de que parâmetros como adi-

tividade e heritabilidade proporcionam um bom suporte, graças aos seus altos valores.

O número mínimo de fatores efetivos, calculado pelos métodos de Wright (1968) e Burton (1951), está em alta equivalência com aqueles revelados pela distribuição de frequências, e - concordando-se com esta hipótese -, dois genes independentes. Camargo (1978) também detectou dois genes no genótipo Atlas 66 controlando a tolerância à toxidez de Al.

As análises dos dados conduzem à evidência da existência de dois locos de diferença entre os genótipos sensíveis (alelos recessivos) e tolerantes (alelos dominantes); entretanto, nem sempre esta diferença foi condicionada pelos mesmos dois locos nos diversos cruzamentos, pois não havia condições de obtenção de uma conclusão mais concreta sobre a constituição genética de cada genitor utilizado, o que poderia ser verificado em um estudo detalhado.

O método de Hayman (1958), testado para o modelo de três parâmetros (Tabela 6), não detectou epistasia como um componente importante da variância genética, o que concorda com as estimativas dos efeitos de aditividade e heritabilidade, que foram expressivos (Tabela 5 e 6).

“A afirmação segundo a qual a resistência ao crescimento é incompatível com alta produtividade não tem confirmação experimental” (Silva 1973); ao contrário: pois a variabilidade genética tem sido usada pelos melhoristas com resultados espetaculares, em termos de aumento de rendimento associado com outras características, como por exemplo, resistência às moléstias e às condições ácidas do solo (Epstein 1972), o que foi observado por Carvalho & Lagos<sup>5</sup> (dados não publicados), que obtiveram, em trabalhos isolados, aproximadamente 6.000 kg e 4.000 kg por hectare na Califórnia (USA) e em Júlio de Castilhos (RS), com e sem irrigação, respectivamente. Por outro lado, altos rendimentos (mais que 4.000 kg/ha) foram produzidos por cultivares tolerantes à toxidez de Al em vários ensaios, conduzidos em Ponta Grossa, no Estado do Paraná (Philipovsky et al. 1978). Além disso, uma correlação positiva entre a tolerância ao Al e o teor de proteína no grão foi detectada por Mesdag et al. (1970), sugerindo a possibilidade de uso de outras características desejáveis juntamente com a tolerância à acidez do solo.

<sup>5</sup> Fernando I.F. de Carvalho, Departamento de Fitoecnia, UFRS (RS). e Mário Bastos Lagos, Secretaria da Agricultura, Estação Experimental Fitotécnica de Júlio de Castilhos, (RS). Dados não publicados.

Sendo assim, a seleção para obtenção de genótipos produtivos tolerantes à toxidez de Al é relativamente fácil, considerando-se os resultados obtidos. Por outro lado, a seleção natural tende a auxiliar o melhorista, que, por sua vez, poderá usar esquemas simples e de fácil condução, como seleção individual e retrocruzamentos.

### CONCLUSÕES

1. Existe uma marcante variabilidade genética entre os genótipos de trigo.

2. A relação Al/Ca parece ser a principal causa ambiental determinante na diferenciação do tipo de reação das plantas à toxidez de Al.

3. Os efeitos de aditividade são de alta expressividade como componentes da variância genética.

4. Os desvios da dominância revelam uma importância reduzida.

5. As diferenças entre as reações de sensibilidade e tolerância à toxidez parecem ser condicionadas por apenas dois locos independentes.

6. O caráter tolerância ao crestamento é de alta heritabilidade, o que induz a admitir a obtenção de um progresso genético expressivo através da seleção artificial pelos métodos mais freqüentemente utilizados no melhoramento de plantas de trigo.

### AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao CNPq (Projeto Integrado de Genética-PIG), ao CNPT/EMBRAPA, à UFRS, à UFSC e à Fundação CARGILL, pelos recursos financeiros e facilidades na realização e desenvolvimento desta linha de pesquisa.

### REFERÊNCIAS

- ALLARD, R.W. *Principles of plant breeding*. 3 ed. New York. John Wiley, 1960. 485p.
- ANDRADE, J.M.V. 1976. Identificação e seleção, em casa de vegetação, de genótipos de trigo (*Triticum aestivum* L.) tolerantes ao manganês com modificações das características químicas do solo. UFRGS - Faculdade de Agronomia, 1976. 114p. Tese Mestrado - Agronomia.
- ARAÚJO, J.E.G. Comunicações complementares a respeito do problema do crestamento do trigo. *Arch Fitotec. Urug.*, 4:337-86, 1951.
- BECKMAN, I. Sobre o cultivo e melhoramento do trigo (*Triticum vulgare*, Vill.) no sul do Brasil. *Agron. sul-riogr.*, 1:64-72, 1954.
- BURTON, G.W. Quantitative inheritance in pearl millet (*Pennisetum glaucum*). *Agron. J.*, 43 (9): 409-17, 1951.
- CAMARGO, C.E.O. Differential response and inheritance aluminium toxicity, heritability estimates and associations of different height levels with aluminium toxicity, grain yield and other agronomic characteristics in wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell). Corvallis, Oregon State University, 1978.
- CLARKSON, D.T. The effect of aluminium and some other trivalent metal cations on cell division in the root apices of *Allium cepa*. *Ann. Bot.*, 29(114): 309-15, 1965.
- DEVINE, T.E.; FOY, C.D.; FLEMING, A.L.; HANSON, C.H.; CAMPBELL, T.A.; McMURTREY III, J.E. & SCHWARTZ, J.W. Development of alfalfa strains with differential tolerance to aluminium toxicity. *Plant Soil*, 44(1):73-9, 1976.
- EENINK, A.H. & GARRESTSEN, F. Inheritance of insensitivity of lettuce to a surplus of exchangeable manganese in steam-sterilised soils. *Euphytica*, 26:47-53, 1977.
- EPSTEIN, E. *Mineral nutrition of plants: principles and perspectives*. New York, John Wiley, 1972. 412p.
- FLEMING, A.L. & FOY, C.D. Root structure reflects differential aluminium tolerance in wheat varieties. *Agron. J.*, 60(2):172-6, 1968.
- FOY, C.D. Effects of aluminum on plant growth. In: CARSON, E.W., ed., *The plant root and its environment*. Charlottesville, University Press of Virginia, 1974. p.601-42.
- FOY, C.D.; BURNS, G.R.; BROWN, J.C. & FLEMING, A.L. Differential aluminum tolerance of two wheat varieties associated with plant-induced pH changes around their roots. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 29(1):64-7, 1965.
- FOY, C.D.; LAFEVER, H.N.; SCHWARTZ, J.W. & FLEMING, A.L. Aluminum tolerance of wheat cultivars related to regio of origin. *Agron. J.* 66 (6):751-8, 1974.
- HANSON, W.D. & KAMPRATH, E.J. Selection for aluminum tolerance in soybeans based on seedling-root growth. *Agron. J.*, 71(4):581-6, 1979.
- HAYMAN, B.I. The separation of epistatic from additive and dominance variation in generation means. *Heredity*, 12:371-90, 1958.
- IORCZESKI, E.J. *Segregation for aluminum tolerance in wheat*. Lafayette, Purdue University, 1977. 41p. Tese Mestrado.
- KERRIDGE, P.C. *Aluminum toxicity in wheat (Triticum aestivum Vill, host)*. Corvallis, Oregon State University, 1969. 170p. Tese Doutorado.
- KERRIDGE, P.C.; DAWSON, M.D. & MOORE, D.P. Separation of degrees of aluminum in wheat. *Agron. J.*, 63(4):586-91, 1971.

- KERRIDGE, P.C. & KRONSTAND, W.E. Evidence of Genetic resistance to aluminum toxicity in wheat (*Triticum aestivum* Vill., Host). *Agron. J.*, 60(6):710-1, 1968.
- KETATA, H.; EDWARDS, L.H. & SMITH, E.L. Inheritance of eight agronomic characters in a winter wheat cross. *Crop Sci.*, 16(1):19-22, 1976.
- KLIMASHEVSKII, E.L. & BEREZOVSKII, K.K. Genetic resistance of plant to ionic toxicity in the root zone. *Sov. Plant Physiol.*, 20(1):51-4, 1973.
- LAFEVER, H.H. & CAMPBELL, L.G. Inheritance of aluminum tolerance in wheat. *Can. J. Genet. Cytol.*, 20:355-64, 1978.
- LAFEVER, H.H.; CAMPBELL, L.G. & FOY, C.D. Differential response of wheat cultivars to Al. *Agron. J.* 69(4):563-8, 1977.
- LONG, F.L. & FOY, C.D. Plant varieties as indicators of aluminum toxicity in the A<sub>2</sub> horizon of a Norfolk soil. *Agron. J.*, 62(5):679-81, 1970.
- MCCORMICK, L.H. & BORDEN, F.Y. The occurrence of aluminum-phosphate precipitate in plant roots. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 38(6):931-4, 1974
- MESDAG, J. & SLOOTMAKER, L.A.J. Classifying wheat varieties for tolerance to high soil acidity. *Euphytica*, 18(1):36-42, 1969.
- MESDAG, J.; SLOOTMAKER, L.A.J. & POST JUNIOR, J. Linkage between tolerance to high soil acidity and genetically high protein content in the kernel of wheat, (*Triticum aestivum* L.) and its possible use in breeding. *Euphytica*, 19: 163-74, 1970.
- MUGWIRA, L.M. & ELGAWHARY, S.M. Aluminum accumulation and tolerance of triticale and wheat in relation to root cation exchange capacity. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 43(4):736-40, 1979.
- PAIVA, B.O. Notas sobre fisiologia e seleção de trigo. *R. agron.*, 6:535-6, 1942.
- PAIVA, B.O. Selection and fertilization. In: WRIGHT, M.J. ed. *Plant adaptation to mineral stress in problem soil*. Beltsville, Cornell University Agricultural Experimental Stations, 1944. p.401-7.
- PHILIPOVSKY, J.F.; SILVA, A.C.; BRUNETTA, D. & GASPARELLO, L.C. *Ensaio de cultivares de trigo para recomendação no Paraná*. Ponta Grossa, IAPAR, 1978. 34p.
- REID, D.A. Genetic control of reaction to aluminum in winter barley. In: INTERNATIONAL BARLEY GENETICS SYMPOSIUM, 2 Pullman. *Proceedings...* Washington State Press. 1971. 409-13.
- REID, D.A.; FLEMING, A.L. & FOY, C.D. A method for determining aluminum response of barley in nutrient solution in comparison to response in Al-toxic soil. *Agron. J.*, 63(4):600-3, 1971.
- REID, D.A.; JONES, G.D.; ARMINGER, W.H.; FOY, C.D.; KOCK, E. J. & STARLING, T.M. Differential aluminum tolerance of winter barley varieties and selections in associated greenhouse and field experiments. *Agron. J.*, 61(2):218-22, 1969.
- RHUE, R.D.; GROGAN, C.O.; STOCKMEYER, E.W. & EVERETT, H.L. Genetic control of aluminum tolerance in corn. *Crop Sci.*, 18(5):1063-7, 1978.
- SALINAS, J.G. & SANCHEZ, P.A. 1976. Soil-plant relationship affecting varietal and species differences to low available soil phosphorus. *Ci. e Cult.*, 28(2):156-68, 1976.
- SILVA, A.R. Trigo mexicano, a falsa esperança de salvação. *A Granja*, 29(305):44-53, 1973.
- SILVA, A.R. Uma pesquisa prioritária; criação de variedades de plantas cultivadas resistentes à toxidez de manganês e alumínio nos solos. *A Lavoura*. Rio de Janeiro, 77:11-3, 1974.
- SOUZA, C. & GOMES, E.P. *Informações preliminares sobre a reação de variedades de trigo ao crestamento em condições de campo*. Passo Fundo, s.ed., 1970. 4p. Relatório do IPEAS.
- STEEL, R.G.D. & TORRIE, J.L. *Principles and procedures of statistics*. New York, McGRAN-HILL, 1960. 481p.
- WENG, T.S. A note on the estimations of effective number of factors by means of probability generating. *Bot. Bull. Acad. Sin.*, 7:101-4, 1966.
- WRIGTH, K.E. Internal precipitation of phosphorus in relation to aluminum toxicity. *Plant Physiol.*, 18 (4):708-12, 1943.
- WRIGHT, S. *Evolution and the genetics of populations; genetic and biometric foundation*. Chicago, University of Chicago Press, 1968. v.1, 469p.