

ESTUDO SOBRE A HERANÇA DA TOLERÂNCIA AO ALUMÍNIO EM TOMATEIRO

Luis Carlos da Silva Ramos

Orientador:

Prof. Dr. Lourival do Carmo Monaco

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual
de Campinas, para a obtenção do
grau de Mestre em Ciências.

CAMPINAS
Estado de São Paulo

1981

UNICAMP

A meus pais e meus irmãos,
Ao meu amigo L. V. Gentil,
d e d i c o

AGRADECIMENTOS

- Ao Dr. Lourival do Carmo Monaco, pela orientação segura e pela amizade dispensada durante a realização deste trabalho.
- À UNICAMP, pela formação técnica e conhecimentos ministrados.
- Ao Instituto Agrônômico, pelo apoio fundamental recebido, em especial, ao Dr. Reinaldo Foster e ao Dr. Carlos A. M. Ferraz, em serviços de alvenaria e transportes.
- Ao CNPq, pela ajuda financeira, na forma de bolsa de pesquisa.
- Aos Eng^{os} Agr^{os} Kees van Maaswaal, Walter J. Siqueira e a Sra. Ana M. O. Evangelhista, pelas valiosas colaborações.
- Aos Professores Dr. I. R. Baracho, Dr. Maro Sondahl e Rolf D. Illg, pela revisões e críticas ao texto.
- Aos Eng^{os} Agr^{os} Dr. Alcides Carvalho e Albertus Eskes pelas sugestões e críticas construtivas.
- À Dra. Eloisa M. Garcia, pelas traduções russas.
- Aos Eng^{os} Agr^{os} Dr. Altino A. Ortolani e Toshio Igue, pelo empréstimo de calculadoras.
- Ao Eng^o Agr^o Dr. Bernardo van Raij, pelas análises de solo e pelos pareceres de adubação.
- À Srta. Margarida M. Silva Abreu, pelos serviços datilográficos.
- A todos que, direta ou indiretamente, prestigiaram com sua amizade e estímulo na realização deste trabalho, a gratidão do autor.

Í N D I C E

| | Pag. |
|---|------|
| 1 INTRODUÇÃO | 1 |
| 1.1 Aspectos gerais sobre o alumínio do solo em plantas. | 1 |
| 1.2 Fisiologia da ação do alumínio | 4 |
| 1.3 Controle genético da tolerância ao alumínio | 5 |
| 2 MATERIAIS E MÉTODOS | 8 |
| 2.1 Multiplicação das linhagens e obtenção dos híbridos. | 8 |
| 2.2 Obtenção de F ₂ e dos retrocruzamentos no campo | 9 |
| 2.3 Experimentos preliminares: | |
| 2.3.1 Discriminação das introduções em seis níveis de saturação de alumínio do solo | 10 |
| 2.3.2 Verificação da existência de efeito materno na reação das famílias a quatro níveis de saturação de alumínio no solo | 11 |
| 2.4 Avaliação da reação dos pais, F ₁ , F ₂ e dos retrocru- zamentos em três diferentes níveis de saturação do alumínio de solo | 11 |
| 2.5 Análise dos dados obtidos das famílias, nos três di- ferentes níveis de saturação de alumínio do solo ... | 12 |
| 3 RESULTADOS E DISCUSSÃO | 15 |
| 3.1 Descrição das famílias obtidas | 15 |
| 3.2 Resultados dos experimentos preliminares | 15 |
| 3.2.1 Discriminação das introduções em seis níveis de saturação de alumínio do solo | 16 |
| 3.2.2 Verificação da existência de efeito materno na reação das famílias em quatro níveis de satura- ção de alumínio do solo | 18 |

| | |
|--|----|
| 3.3 Avaliação da reação dos pais, F_1 , F_2 e dos retrocruzamentos em três níveis de saturação de alumínio do solo | 19 |
| 3.3.1 Interpretação genética dos dados obtidos | 20 |
| 4 CONCLUSÕES | 26 |
| 5 RESUMO | 28 |
| 6 SUMMARY | 30 |
| 7 REFERÊNCIAS CITADAS | 50 |

Í N D I C E D E Q U A D R O S

Pag.

| | |
|---|----|
| Quadro 1. Características dos frutos maduros de duas variedades de tomateiro e de seus híbridos recíprocos: comprimento, largura, índice, comprimento sobre largura, peso e volume médio, número de sementes por fruto e peso de cem sementes | 32 |
| Quadro 2. Altura de plantas de duas variedades de tomateiro, BGH 402 (A - Sensível) e BGH 588 (B - tolerante), aos 20 dias após a germinação, sob diferentes níveis de saturação de Al do solo | 33 |
| Quadro 3. Altura de plantas de duas variedades de tomateiro, BGH 402 (A - sensível) e BGH 588 (B - tolerante), aos 30 dias após a germinação, sob diferentes níveis de saturação de Al do solo | 34 |
| Quadro 4. Peso seco total de plantas de duas variedades de tomateiro, BGH 402 (A - sensível) e BGH 588 (B - tolerante), aos 30 dias após a germinação, sob diferentes níveis de saturação de Al do solo | 35 |
| Quadro 5. Altura de plantas de duas variedades de tomateiro, BGH 402 (A - sensível) e BGH 588 (B - tolerante) e de seus híbridos recíprocos AxB e BxA, aos 50 dias após a germinação, sob diferentes níveis de saturação de Al do solo | 36 |
| Quadro 6. Peso seco da parte aérea de plantas de duas variedades de tomateiro, BGH 402 (A - sensível), BGH 588 (B - tolerante) e de seus híbridos recíprocos AxB e BxA, aos 50 dias após a germinação, sob diferentes níveis de saturação de Al do Solo | 37 |

| | | |
|------------|---|----|
| Quadro 7. | Peso seco de raízes de plantas de duas variedades de tomateiro, BGH 402 (A - sensível), e BGH 588 (B - tolerante) e de seus híbridos recíprocos AxB e BxA, aos 50 dias após a germinação, sob diferentes níveis de saturação de Al do solo | 38 |
| Quadro 8. | Valores para o teste F e coeficiente de variação de altura de plantas, de seis famílias de tomateiro, em diferentes períodos após a germinação, e diferentes níveis de saturação de Al do solo | 39 |
| Quadro 9. | Altura média de plantas de famílias de tomateiro, avaliadas em três diferentes períodos após a germinação, sob três diferentes níveis de saturação de Al do solo | 40 |
| Quadro 10. | Número observado e esperado de plantas de tomateiro tolerantes e sensíveis ao Al, avaliadas pela altura da parte aérea, em solo com 35% de saturação de Al, aos 17 e 32 dias após a germinação | 41 |
| Quadro 11. | Parâmetros estimados do modelo aditivo-dominante, com seus desvios padrões e níveis de significância, grau médio de dominância (GMD) e herdabilidade (H), obtidos a partir de altura de plantas de famílias de tomateiro em solo com 35% de saturação de Al, avaliados aos 17 e 32 dias após a germinação | 42 |
| Quadro 12. | Alturas observadas e esperadas de plantas de famílias de tomateiro, avaliadas em so | |

lo com 35% de saturação de Al, aos 17 e
32 dias após a germinação 43

Í N D I C E D E F I G U R A S

Pag.

- Figura 1. Comprimento da parte aérea (C.P.A.) aos 20 e 30 dias e peso seco total aos 30 dias, após a germinação, de duas variedades de tomateiro, BGH 402 (A - sensível) e BGH 588 (B - tolerante), em seis níveis de saturação do Al do solo 44
- Figura 2. Comprimento e peso seco da parte aérea (C.P.A., P.S.P.A.) e peso seco das raízes (P.S.R.), aos 50 dias após a germinação, de duas variedades de tomateiro, BGH 402 (A - sensível), BGH 588 (B - tolerante) e de seus híbridos recíprocos AxB e BxA, em quatro níveis de saturação do AL do solo 45
- Figura 3. Distribuição das frequências de alturas das seis famílias de tomateiro, avaliadas aos 17 (a) e 32 (b), após a germinação, em solo com 35% de saturação do Al 46
- Figura 4. Frutos e experimentos com os tomateiros usados no estudo. (a) Frutos das variedades BGH 402 (A - sensível), BGH 588 (B - tolerante) e de seus híbridos recíprocos, AxB e BxA. (b) Experimentos envolvendo as seis famílias (A, B, F₁, F₂, BC_A e BC_B), recém-germinadas e sombreadas e, (c) aos 50 dias após a germinação 47
- Figura 5. Variedades testadas, BGH 402 (A - sensível) e BGH 588 (B - tolerante), para tolerância ao Al, em solo com seis níveis de saturação (da

esquerda para direita 95, 80, 60, 40, 30 e 2%) em casa de vegetação aos 20 dias após a germinação. (a) variedade A, (b) variedade B, (c) A e B sob o nível de 60% de saturação e (d) idem, a 80% 48

Figura 6 Variedades testadas BGH 402 (A - sensível) e BGH 588 (B - tolerante) para tolerância ao Al, em solo com 2% (1^a e 3^a planta, da esquerda para direita) e 30% (2^a e 4^a planta, idem) de saturação 49

1. INTRODUÇÃO

1.1 Aspectos gerais sobre o alumínio do solo em plantas

Terras outrora consideradas inaptas para a agricultura, estão agora sendo utilizadas, em consequência de um aumento na demanda de alimentos e do encarecimento das terras, consideradas nobres. É neste sentido que vastas áreas do Brasil, cobertas com vegetação do tipo "cerrado", vêm sendo gradativamente ocupadas pela agricultura, para a produção de alimentos. Estes solos caracterizam-se por serem oligotróficos, ácidos em sua grande maioria e ainda por apresentarem teores relativamente altos de alumínio (44). No Estado de São Paulo, já se chamou a atenção para a grande extensão de solos ácidos, também com problema de Al (42).

Geralmente a presença do Al se acha associada a solos ácidos e com baixo nível nutricional. Levantamentos mostram uma distribuição do Al no perfil do solo onde, em muitos casos, a concentração deste cátion se eleva com a profundidade (90). Como um dos efeitos do Al é o da limitação do desenvolvimento radicular (27, 48, 74, 79, 81), as raízes crescem mais na camada superficial do solo, ficando as plantas mais suscetíveis ao calor e à deficiência hídrica, como consequência. Como a calagem pode resolver o problema apenas na camada superficial do solo, a restrição ao crescimento das raízes é mantida. Assim sendo, o melhoramento genético de espécies cultivadas, visando o melhor desenvolvimento nestes tipos de solo, representa uma alternativa econômica relevante. Já se conhece a existência de variabilidade genética em relação à tolerância de plantas ao Al em várias espécies, como mostram revisões sobre o assunto (39,89). Trata-se,

portanto, de selecionar genótipos que se adaptem às condições locais de solo (7, 8, 9).

Diversas teorias têm sido elaboradas para explicar a tolerância de plantas ao Al. Devido ao antagonismo entre o alumínio e o cálcio, propôs-se que a maior tolerância seria devido à capacidade das plantas absorverem maior quantidade de Ca em presença do Al (19, 35, 72). Outras observações porém, contrariam esta teoria, mostrando que a tolerância ao Al e absorção de Ca são independentes (1, 43). Devido ao antagonismo entre o Al e o fósforo, sugeriu-se que a maior tolerância de algumas plantas a esse metal fosse explicada pela maior capacidade de absorver P em presença do Al (28, 29). De fato, algumas linhagens de sorgo (10) e de milho (14), mais eficientes em absorver P, são mais tolerantes ao Al, que outras linhagens menos eficientes. Esta teoria também merece críticas (1, 65). Sugere-se também que a tolerância ao Al estaria ligada à capacidade das plantas absorverem maior quantidade de magnésio em presença de Al (14). Tal hipótese também é criticada (1). Tem-se sugerido ainda, que a tolerância de algumas plantas seja devida à capacidade destas de elevar o pH ao redor de suas raízes, insolubilizando o Al (31). Entretanto, esta alteração de pH é vista mais como uma consequência do que como causa da tolerância ao Al (83). Uma outra explicação sugerida, estaria ligada à constituição genética das plantas. Plantas tolerantes à acidez e ao Al originar-se-iam em regiões com solos apresentando essas características enquanto plantas sensíveis seriam de regiões onde este problema não existiria (30, 32, 37, 38, 76). Esta hipótese também é contestada pelas exceções existentes (43,95). Ainda é sugerido que a capacidade de troca catiônica (CTC) das raízes estaria ligada à tolerância ao Al, isto é, plantas com menor CTC seriam mais tolerantes (34, 43, 96). Este critério contudo, não tem sido usado para seleção de plantas tolerantes ao Al.

As avaliações de tolerância de plantas ao Al, através de testes realizados em laboratório e casa de vegetação, em geral, têm confirmado resultados obtidos no campo (29, 36, 37, 38, 46, 79, 81). Assim, técnicas de hidroponia e solo em vasos são comumente empregados. Algumas técnicas diferentes têm sido às vezes empregadas, como o uso de areia inoculada com solução de Al (21, 41), cultura de tecidos in vitro incluindo níveis seletivos de Al (66, 67) e coloração de raízes, após incubação em soluções deste metal (74).

O comprimento de raízes é uma característica frequentemente usada para estimar a tolerância de plantas ao Al em gramíneas (27, 41, 48, 74, 79, 81). No entanto, essa característica não tem sido usada para avaliar a tolerância de plantas ao Al nas dicotiledôneas. Para esse grupo de plantas, apenas o peso seco da parte aérea e o das raízes tem sido utilizado (2, 28, 32, 33, 36, 38, 73, 95). Todavia, a medida de comprimento de raízes foi usada para selecionar plantas tolerantes ao Al em soja (Glycine max), sem indicar seu potencial como critério discriminatório (46).

A expressão do nível de tolerância ao Al em plantas, também é influenciada por fatores ambientais como luminosidade e temperatura (86), concentração de nutrientes (1, 40, 86) e pH do substrato usado, que regula a solubilidade do Al.

O tomateiro (Lycopersicon esculentum), é considerado como uma espécie sensível ao Al, quando comparado a outras espécies estudadas (36), apresentando resposta favorável à calagem em solos ácidos que contenham Al (25). A aparente tolerância desta espécie relatada em solo ácido, com uma boa produtividade na ausência e presença de calagem, poderia ser explicada pelo alto nível de adubação fosfatada empregada. A adubação fosfatada neutralizaria a ação do Al, pois é sabido que o P interfere na atividade deste cátion. O Al é neutralizado pelo P, através da formação de

fosfatos insolúveis de Al.

1.2 Fisiologia da ação do alumínio

Tem-se demonstrado que o Al precipita juntamente com P na superfície das células epidérmicas da raiz (16, 70, 77), alterando o padrão de distribuição destas células (51) e inibindo a alongação das raízes (47, 51, 65). O Al, que tem como ação primária a inibição da divisão celular (15, 18, 20, 53, 88), parece encontrar-se associado ao núcleo (47, 65, 69), às mitocôndrias (16, 35, 53), aos cloroplastos (3) e às paredes celulares (35, 47, 53, 54, 55, 70, 83). Tem sido relatado que o Al inibe a absorção de nitrato e reduz a atividade enzimática no metabolismo inicial do nitrogênio, principalmente em plantas mais sensíveis (4, 5). A atividade da fosfatase ácida, nas raízes, também é mais fortemente inibida em plantas mais sensíveis ao Al do que em plantas mais tolerantes (6, 13, 52).

A possibilidade do Al ser absorvido e translocado sob a forma complexada foi sugerida (49). Provas têm sido apresentadas que contrariam essa asserção, sugerindo-se que o Al é absorvido através de sítios específicos (cadeias de ácidos galacturônicos da membrana celular) na forma hidroxilada (17, 63). Após o Al ter penetrado no citoplasma, ocasiona uma queda na formação de açúcares fosforilados (16), aumento de P inorgânico e conseqüente redução na forma orgânica (16, 24). No entanto, a síntese de ATP não é afetada (16).

O Al tem sido relatado associado ao DNA (64, 65, 68), aumentando-lhe a estabilidade (18, 68). A presença do Al interfere significativamente na atividade de síntese do DNA (20, 68, 88). A fidelidade da replicação não é alterada pela presença de Al (92). A presença de histonas contribui para que o distúrbio ocasionado

pelo Al, na síntese do DNA e RNA (62, 68), seja bastante reduzido, sugerindo uma ação protetora (62). Também a presença de proteínas complexadoras de metais, em plantas do gênero Agrostis, sugere a existência de um outro tipo de tolerância a metais pesados, ou seja a ação detoxificante de proteínas específicas (77).

Alterações nas propriedades físicas da parede celular são relatadas como devidas à presença do Al (18, 23, 53, 54, 55). A diminuição da plasticidade (18, 53), elasticidade (53), capacidade de retenção de água (23) e diminuição de incorporação de C^{14} nas paredes celulares (54), são alterações observadas, mais acentuadamente, em plantas mais sensíveis ao Al do que plantas mais tolerantes. As diferenças de tolerância observadas entre plantas são, em última análise, consideradas como devidas às diferenças de permeabilidade de membranas ao Al (5, 47, 83). Embora pouco estudada, a ação de proteínas detoxificantes de metais (77), pode ser importante para explicar reações de tolerância e sensibilidade ao Al.

1.3 Contrôlo genético da tolerância ao alumínio.

A variabilidade genética de plantas em relação à tolerância ao Al do solo é bastante conhecida (2, 14, 27, 29, 30, 33, 34, 36, 37, 38, 50, 56, 57, 74, 79, 80, 96). Estudos têm mostrado que a tolerância ao Al é controlada por um gene dominante em trigo (50), em cevada (80) e em milho (46, 84). No caso do trigo, também é relatado que a sensibilidade ao Al é condicionada por um gene recessivo e, que a tolerância seria controlada por mais de um gene (57). Estudos semelhantes, feitos em relação à acidez do solo, mostram que a tolerância a esta condição também é controlada por um gene dominante (93, 94). Todavia, ainda não está bem definida a associação entre a tolerância ao Al e a condição de maior aci-

dez. A presença de quantidades significativas de Al, nos solos ácidos (42), tem sido sugerida como uma possibilidade de ambos os mecanismos estarem sob o controle do mesmo fator genético (93). Todavia, os estudos em trigo (11) permitem inferir que tanto variedades tolerantes quanto sensíveis, são tolerantes à acidez, sugerindo a independência dos dois fatores, para o caso desta espécie. Também não foi observada a existência de efeito materno para a tolerância ao Al, nos estudos genéticos em trigo (50, 57), cevada (80), e milho (41, 84).

A existência de variedades com tolerância intermediária em trigo, sugere que essa característica possa ser condicionada por mais de um gene (57). A ocorrência de uma grande distribuição de classes em gerações segregantes de cruzamento de variedade tolerante com sensível ao Al, também sugere que a tolerância seja condicionada por mais de um gene (57). De fato, populações oriundas de híbridos entre diferentes genótipos de trigo, testadas em diferentes concentrações de Al, mostraram a existência de genes para alta e baixa tolerância (11).

No tomateiro, pesquisas sobre a variabilidade genética para a tolerância ao Al, revelaram a existência de grande número de tipos intermediários (36). Esta semelhança de comportamento em relação ao trigo, permite também especular sobre a existência de mais de um gene envolvido no controle da tolerância ao Al em tomateiro. Nesta espécie, a literatura não revela nenhum estudo sobre a herança da tolerância ao Al. Por outro lado, tem-se conhecimento do controle genético para a podridão estilar (45, 98), uma desordem fisiológica que aparece nos frutos do tomateiro, em consequência da deficiência de Ca (25, 45, 91). A tolerância à podridão foi sugerida como sendo regulada por vários genes (98) e, posteriormente foi verificada ser controlada por genes recessivos (45). Devido ao antagonismo entre Al e Ca em plantas (19, 35, 72),

é sugerido que a tolerância ao Al estaria associada à tolerância à podridão estilar (36). Contudo, não são conhecidas evidências para suportar esta hipótese.

No tomateiro ainda é relatada a existência de um gene recessivo que condiciona a deficiência de boro (97) e, de genes aditivo-dominantes, os quais controlariam a eficiência de absorção de potássio (58).

O tomateiro apresenta características favoráveis para o estudo da herança da tolerância ao Al. Pela rapidez de seu desenvolvimento e sua sensibilidade ao Al, o tomateiro apresenta expressões fenotípicas que podem estar associadas à reação da planta a níveis tóxicos de Al.

Baseado na descrição de variedades de tomateiro tolerantes e sensíveis ao Al, tanto em condições de solo quanto de solução nutritiva (36), procurou-se identificar o tipo de herança envolvida no controle genético da tolerância, utilizando-se uma variedade tolerante e outra sensível em solo com alto nível de saturação deste elemento. O conhecimento do tipo de herança envolvido na tolerância ao Al em tomateiro, é de interesse do ponto de vista do melhoramento genético desta cultura.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

Foram obtidas junto ao Banco de Germoplasma de Ames (Iowa, USA), as seguintes variedades de tomateiro (Lycopersicon esculentum), da Universidade Federal de Viçosa (Viçosa, MG): BGH 402 (P. I. 367977) e BGH 588 (P. I. 367991). Esses genótipos representam extremos de tolerância ao Al numa discriminação de 18 variedades, tanto em solo quanto em solução nutritiva (36). Por essa razão foram escolhidos para um estudo de herança genética.

2.1 Multiplicação das linhagens e obtenção dos híbridos

As duas variedades foram semeadas, em vasos de 10 litros com solo e em casa de vegetação, a fim de serem multiplicadas e cruzadas entre si para a obtenção dos híbridos recíprocos. Foram semeadas três sementes por vaso, deixando-se apenas duas plantas em cada um deles. Foram utilizados oito vasos para cada variedade.

Os dados referentes ao plantio, cruzamentos e colheita são os seguintes:

| Operações | Datas | Dias |
|-------------------------|----------|------|
| Semeadura | 04/04/78 | 0 |
| Germinação | 11/04/78 | 6 |
| Início do florescimento | 25/05/78 | 51 |
| Início de cruzamento | 20/06/78 | 77 |
| Início da colheita | 20/07/78 | 107 |
| Final dos cruzamentos | 30/07/78 | 116 |
| Final da colheita | 20/08/78 | 138 |

As variedades apresentaram bom aspecto vegetativo, porte normal, crescimento indeterminado, frutos avermelhados e biloculares. Os frutos da variedade BGH 402, doravante denominados de

A, são pequenos (cerca de 2,3 cm de diâmetro) e os frutos da variedade BGH 588, denominados de B, são grandes (cerca de 6 cm de diâmetro). Foram obtidas sementes dos cruzamentos AxB e BxA (a primeira letra indicará variedade receptora de pólen, a segunda doadora) e multiplicadas as sementes das duas variedades.

As sementes foram extraídas dos frutos, fermentadas por três dias e posteriormente lavadas e secadas à sombra. As sementes que se apresentavam defeituosas eram eliminadas.

2.2 Obtenção de F₂ e dos retrocruzamentos no campo

As sementes de A, B, AxB e BxA foram semeadas em copinhos de papel (100 ml aproximadamente), em casa de vegetação para obtenção das mudas e posterior transplante no campo. Foram transplantadas três mudas por cova, com espaçamento 1,0 m entre linhas e 0,4 m entre covas, desbastando-se uma delas mais tarde. Para cada família foram plantadas duas linhas de 15 covas e, o estaqueamento foi feito duas semanas após o transplante. Para a manutenção do ensaio foram efetuadas adubações, carpas, irrigação e pulverização com defensivos. Plantas com sintomas de viroses eram eliminadas.

A sequência das operações foi a seguinte:

| Operações | Datas | Dias |
|-------------------------|----------|------|
| Semeadura | 21/10/78 | 0 |
| Germinação | 28/10/78 | 6 |
| Transplântio | 09/11/78 | 18 |
| Início do florescimento | 15/12/78 | 54 |
| Início dos cruzamentos | 28/12/78 | 67 |
| Final dos cruzamentos | 30/01/79 | 99 |
| Início da colheita | 02/02/79 | 101 |
| Final da colheita | 25/03/79 | 153 |

Foram obtidos os seguintes tipos de famílias: A, B, AxB, BxA, Ax(AxB), Bx(AxB), (AxB)xA e (BxA)xB.

2.3 Experimentos preliminares

2.3.1 Discriminação das variedades em seis níveis de saturação de alumínio do solo

Foi utilizado nos testes um solo tipo Latossolo Vermelho Escuro Distrófico textura argilosa, da região de Limeira, SP (71). Este solo foi escolhido em razão da presença de Al em alta saturação, cuja análise química fornecida pelo Instituto Agrônomico é a seguinte:

| % M.O. | pH | e. mg/100 ml TFSA | | | µg/ml TFSA | |
|--------|-----|-------------------|-----|-----|------------|---|
| | | Al | Ca | Mg | K | P |
| 2,3 | 4,3 | 2,3 | 0,0 | 0,1 | 28 | 2 |

A fim de se obter um gradiente de saturação de Al, foram usados seis níveis de calagem no solo: 0,0, 0,3, 0,7, 1,2, 1,8 e 6,0 t/ha, utilizando-se carbonato de cálcio como corretivo. A incubação foi feita durante um mês, mantendo-se a umidade do solo na capacidade de campo. A saturação de Al do solo foi calculada em função dos teores de Al, Ca e Mg, em e. mg/100 ml TFSA:

$$\text{Saturação de Al} = 100 \cdot \text{Al} / (\text{Al} + \text{Ca} + \text{Mg})$$

| | Calagem (t/ha) | | | | | |
|---------------------|----------------|-----|-----|-----|-----|-----|
| | 0,0 | 0,3 | 0,7 | 1,2 | 1,8 | 6,0 |
| Saturação de Al (%) | 95 | 80 | 60 | 40 | 30 | 02 |

O experimento foi montado em vasos plásticos de 600 ml, em casa de vegetação (fig. 5). Foram utilizadas as duas variedades A e B e os seis níveis de saturação de Al, em delineamento inteiramente casualizado, com duas repetições e duas plantas por

vaso.

As plantas foram avaliadas, aos 20 dias, em altura e, aos 30 dias após a germinação, em altura e peso seco total.

2.3.2 Verificação da existência de efeito materno na reação das famílias a quatro níveis de saturação de alumínio do solo

Utilizando-se as linhagens paternas e os híbridos re c í p r o c o s, fez-se um experimento com quatro das seis saturações de Al usadas (95, 60, 30 e 2%), com quatro repetições e duas plantas por vaso. O experimento foi montado em casa de vegetação, em vasos plásticos de 600 ml, em delineamento inteiramente casualizado.

As plantas foram avaliadas, aos 50 dias após a germi na ç ã o, quanto à altura e peso seco, tanto da parte aérea quanto das raízes.

2.4 Avaliação da reação dos pais, F₁, F₂ e dos retrocruzamentos em diferentes níveis de saturação de alumínio do solo

Foram construídas quatro caixas de alvenaria, com 3,0 m de comprimento, 0,7 m de profundidade, 0,75 m e 0,7 m de lar g u r a m á x i m a e m i n i m a, respectivamente, para a avaliação das famílias obtidas, no mesmo tipo de solo descrito anteriormente. Tais caixas foram construídas ao ar livre.

Como níveis de calagem foram adotados 0,8, 1,0 e 2,0 t/ha de calcário dolomítico passado em peneira de malha 2 mm, obten do se as seguintes saturações de Al: 40, 35 e 25%. Estes níveis de saturação foram escolhidos em função dos resultados preliminares, pois, permitiram melhor discriminação. A calagem foi feita considerando-se apenas a camada superficial de 30 cm do solo, como é feita em condições normais de campo.

O número de sementes usadas no plantio foi o seguinte: 100 para os pais e F_1 , 600 para F_2 e 300 para os retrocruzamentos.

A sequência das operações foi a seguinte:

| Operação | Datas | Dias |
|----------------------|----------|------|
| Calagem | 03/08/79 | - |
| Plantio das famílias | 20/09/79 | 0 |
| Germinação | 28/09/79 | 8 |
| 1º Avaliação | 16/10/79 | 25 |
| 2º Avaliação | 30/10/79 | 39 |
| 3º Avaliação | 13/11/79 | 54 |

A área do ensaio foi recoberta com tela de plástico escuro do tipo "Sombrite - 80" (marca do fabricante) fornecendo 80% de sombra, até duas semanas após a germinação (fig. 4b). Este recurso se fez necessário para evitar o rápido secamento da superfície do solo e melhor adaptação inicial das plântulas ao ambiente.

Foi efetuada uma adubação mínima no início do ensaio, sob forma líquida, à base de 33 kg/ha de N (uréia), 10 kg/ha de P (super-simples) e 25 kg/ha de K (sulfato de potássio). Foram também efetuadas pulverizações à base de PCNB (pentacloronitrobenzeno, 3g/l) e Carvin (1-naftilmetilcarbamato, 1g/l) a fim de evitar o aparecimento de doenças e controlar pragas.

Foram feitas três avaliações quinzenais a partir da germinação, medindo-se apenas a altura de plantas. Tal procedimento foi feito em razão dos experimentos anteriores e da praticabilidade da medida. Em cada avaliação eram medidas 50% das plantas de cada parcela, de forma alternada em cada linha (uma planta sim, outra não).

2.5 Análises dos dados obtidos das famílias nos três diferentes níveis de saturação do alumínio do solo

Foram calculadas as médias, variâncias, desvios padrões e coeficientes de variação de cada família, adotando-se o número total de plantas independentemente do número de repetições. Para a obtenção de classes de tolerância em histogramas, adotou-se o desvio padrão médio dos pais e F₁ como intervalo de classes, para cada nível de saturação de Al em cada período de avaliação.

A altura de plantas é uma característica que pode ser influenciada por genes modificadores e, mesmo a expressão da tolerância ao Al parece ser alterada por estes genes (41, 50, 57). Assim, empregou-se o teste "joint scaling" (61) para verificar a possibilidade de outros genes estarem interferindo na expressão da tolerância ao Al, avaliada pela altura de plantas neste estudo. O referido teste avalia os dados obtidos pelo modelo aditivo-dominante (60), que permite verificar a existência de interação não alélica envolvendo os genes para a tolerância ao Al. A existência deste tipo de interação pode alterar o padrão de segregação aditivo-dominante dos genes, nas gerações em estudo.

O teste "joint scaling" (61) foi empregado com uma modificação (87) que minimiza os erros de estimativa dos parâmetros \underline{m} (média), \underline{d} (desvios aditivos) e \underline{h} (desvios de dominância) do modelo aditivo-dominante (60).

$$\hat{M} = (C'NS^{-1}C)^{-1}C'NS^{-1}Y \quad \begin{array}{l} ' = \text{transposta} \\^{-1} = \text{inversa} \end{array}$$

\hat{M} = vetor dos parâmetros genéticos

C = matriz das esperanças genéticas do modelo

N = matriz do número de indivíduos de cada família

S = matriz das variâncias de cada família

Y = vetor dos valores médios observados nas famílias

Os valores esperados das famílias foram obtidos a partir das estimativas dos parâmetros de \hat{M} e das esperanças genéticas, C:

$$\hat{Y} = C\hat{M}$$

O valor de χ^2 é obtido através do modelo:

$$\chi^2_{(k-p)} = (Y - \hat{Y})' NS^{-1} (Y - \hat{Y}), \quad k = \text{número de famílias}$$

$$p = \text{número de parâmetros}$$

As estimativas das variâncias dos parâmetros m, d e h acham-se inseridas na matriz:

$$(C'NS^{-1}C)^{-1} \chi^2_{(k-p)} / (k-p)$$

Assim, também foi possível calcular as estimativas dos desvios dos parâmetros e, testar sua significância pelo teste c (59).

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 Descrição das famílias obtidas

As duas variedades de tomateiro diferiram morfológicamente, apenas em relação às características do fruto (fig. 4a). O fruto da variedade A é mais arredondado, de menor tamanho e peso, menor número médio de sementes e menor peso de 100 sementes, do que o fruto da variedade B. Não foram observadas diferenças entre os híbridos recíprocos. Estes apresentaram valores intermediários aos pais para as características do fruto, exceto para o peso de 100 sementes, onde observou-se efeito de dominância do maior peso da variedade B, como é visto no quadro 1.

As duas variedades são de crescimento indeterminado e apresentaram desenvolvimento vegetativo semelhante no campo (1,5 m a 1,6 m de altura). Foram efetuadas podas nas plantas de ambas as variedades, para facilitar o pegamento e o desenvolvimento normal dos frutos.

O florescimento ocorreu na mesma época para as famílias estudadas: tipos parentais e híbridos recíprocos. As flores apresentaram estigma curto, o que constitui uma garantia para a autofecundação (85).

Os cruzamentos foram efetuados em dias alternados, antes da abertura da flor, de manhã e ao entardecer, ou em qualquer hora do dia caso estivesse nublado. Assim, foram obtidos 75 frutos do tipo AxB, 15 BxA, 165 (AxB)xA e 110 (BxA)xB, além de grande quantidade de frutos F₂ e parentais. O ciclo total da cultura foi de 150 dias, aproximadamente.

3.2 Resultados dos experimentos preliminares

3.2.1 das variedades em seis níveis de saturação de

a.

o

ção de Al do solo tem sido relatada como o melhor critério dos da reação da produtividade e crescimento vegetativo em relação à tolerância ao Al do solo (40). O nível de saturação do Al nas plantas é afetado pelos teores de Ca, Mg e P. ¹²⁴ Já a importância do seu nível de saturação (40, 73, 86). Assim, foram empregados inicialmente seis níveis de saturação de Al a fim de selecionar um nível, ou níveis, que discriminassem mais claramente a tolerância e sensibilidade das variedades. Da mesma forma, foram efetuadas medidas de altura nas plantas em diferentes idades, para se encontrar uma idade mais adequada para discriminar a tolerância das variedades.

Na avaliação feita aos 20 dias após a germinação, observou-se uma drástica redução na altura de plantas para o maior nível de saturação de Al (95%) e, uma maior altura para o menor nível (2%). Nos outros níveis, observou-se um comportamento intermediário das variedades (quadro 2 e fig. 1 e 5). Na literatura, verificou-se que quando a saturação de Al do solo se eleva de 20 para 40%, é observada uma redução na produtividade do milho (40), na altura de plantas adultas de algodoeiro (73) e também uma redução na penetração das raízes da forrageira Onobrichis sativa no solo (86). Contudo não é mencionado o nível de tolerância destas espécies. Para o tomateiro, embora fossem usados diferentes níveis de calagem em solo com Al, o nível de saturação não foi estimado (36) não sendo possível inferir sobre a reação das variedades estudadas com relação à saturação. Dentro de uma mesma espécie, é de se esperar que variedades menos tolerantes ao Al apresentem maior redução em produtividade, peso seco e altura, do que variedades mais tolerantes, quando a saturação de Al é aumentada significativamen

te. Este tipo de comportamento foi observado neste experimento. A variedade de tomateiro A, sensível ao Al, mostrou maior queda de altura com a elevação do nível de saturação de Al do solo, do que a variedade tolerante B (quadro 2). A melhor discriminação para a tolerância das variedades A e B, ocorreu entre os níveis de saturação de Al de 60 e 30%.

Na avaliação da altura das plantas aos 30 dias, observou-se um comportamento semelhante à primeira avaliação quanto às reações de sensibilidade (A) e tolerância (B) (quadro 3 e fig. 1). Nesta fase, o nível de 40% de saturação de Al apresentou melhor discriminação entre as variedades A e B. Nesta avaliação, o cultivar B apresentou um decréscimo de altura e de peso seco no nível de 30% de saturação de Al (fig. 1), variação esta atribuída a erro experimental.

Avaliou-se também, aos 30 dias após a germinação, o peso seco total das plantas (quadro 4 e fig. 1). Similarmente à altura de plantas, foi observado um efeito dos níveis de saturação de Al em ambas as variedades A e B. As diferenças entre essas variedades nos níveis de saturação de Al foram pequenas, exceto no nível de 40%, onde a discriminação foi maior. O peso seco total apresentou uma maior variação do que a altura de plantas, o que é constatado pelo maior coeficiente de variação do experimento. Também foi observada uma alta correlação entre o peso seco total (quadro 4) e o comprimento da parte aérea (quadro 3) ($r = 0,98$ $P < 0,01$). Tal fato indica que o comprimento da parte aérea pode ser empregado para estudar as reações de tolerância/sensibilidade ao Al do solo nas variedades A e B.

O comprimento das raízes não foi avaliado, pela ausência de discriminação entre as variedades por essa medida, na presença dos níveis de saturação de Al do solo estudado (fig.6).

Em plantas dicotiledôneas, o comprimento de raízes não tem sido empregado para caracterizar a tolerância ao Al (2, 28, 32, 33, 36, 38, 73, 95), provavelmente devido também a ausência de resposta.

3.2.2 Verificação da existência de efeito materno na reação das famílias em quatro níveis de saturação de alumínio do solo

Apesar de não ter sido mencionado, na literatura, a existência de efeito materno para a tolerância ao Al, foi montado um experimento para averiguar essa possibilidade. Neste experimento foram adotados somente quatro níveis de saturação de Al (95,60, 30 e 2%), cobrindo uma ampla faixa de saturação de 95 a 2%. As avaliações de comprimento (quadro 5) e peso seco da parte aérea (quadro 6) e, peso seco das raízes (quadro 7), mostraram a inexistência de efeito materno sobre a tolerância ao Al das variedades em estudo. Tal observação permite a utilização de qualquer um dos pais empregados para a obtenção de híbridos, para o estudo da tolerância ao Al em tomateiro, como também é relatado para outras espécies (41, 50, 57, 80, 84).

Como pode ser visto nos quadros 5, 6 e 7 e na figura 2, o nível mais alto de saturação de Al afetou drasticamente as plantas das diferentes famílias. Observou-se também que o comprimento da parte aérea permitiu melhor discriminação para as reações de tolerância/sensibilidade ao Al entre as variedades do que as medidas de peso seco, apresentando também menor coeficiente de variação. As altas correlações observadas entre altura (quadro 5) e peso seco da parte aérea (quadro 6) ($r = 0,99$ $P < 0,01$) e entre altura e peso seco das raízes (quadro 7) ($r = 0,98$ $P < 0,01$), indicam também que o comprimento da parte aérea pode ser usado com um critério seguro para distinguir reações de plantas de tomateiro a ní

veis de saturação de Al do solo. Assim, a altura de plantas foi adotada por ser de fácil avaliação e permitir o emprego de um grande número de plantas.

3.3 Avaliação da reação dos pais, F₁, F₂ e dos retrocruzamentos em três níveis de saturação de alumínio do solo

As avaliações nos três níveis de saturação de Al (40, 35, e 25%), aos 17, 32 e 47 dias após a germinação, foram efetuadas com objetivo de identificar um período e um nível mais adequados para classificar as plantas quanto à sua tolerância ao Al nas novas condições. Adotaram-se apenas níveis intermediários de saturação de Al, níveis estes que são próximos aos intermediários usados preliminarmente que deram melhor discriminação entre as variedades A e B. Nesse experimento, os níveis de saturação de Al usados se enquadram dentro de uma faixa onde ocorre maior queda de produtividade em milho (40), maior redução na altura de plantas adultas de algodoeiro (73) e maior redução na penetração de raízes de Onobrichis sativa no solo (86).

As análises de dados obtidos pelo teste F (quadro 8) mostraram que as famílias reagiram diferentemente nos três níveis de saturação de Al e nas três idades consideradas. A maior variação entre famílias, indicada por um maior valor de F, foi observada no nível de 35% de saturação de Al, aos 32 dias. No nível de saturação 25%, não foram observadas diferenças significativas e, no nível de 40% as diferenças foram menores que no nível de 35% de saturação de Al. Nas avaliações, aos 17 e 47 dias, obtiveram-se menores valores para F famílias, que na avaliação dos 32 dias. Este fato indica que houve maior diferenciação entre as famílias quando estas foram avaliadas aos 32 dias. Este comportamento é inter-

pretado pelo fato de que, aos 17 dias, as plantas de tomateiro ainda não teriam sofrido efeito dos níveis de saturação com intensidade. Aos 47 dias, o baixo nível nutricional do solo empregado e o pequeno espaçamento (4 cm entre plantas, aproximadamente) causaram grande competição entre as plantas, o que teria mascarado as diferenças de tolerância entre as famílias. Observou-se também que em testes preliminares com duas variedades apenas, as plantas de tomateiro apresentaram maior altura do que no experimento em que foram incluídas as seis famílias. Tal ocorrência poderia ser explicada pelo fato de que as condições ambientais em casa de vegetação, tais como umidade e calor, tivessem sido mais adequadas para o crescimento das plantas do que as condições posteriores ao ar livre.

A análise conjunta das famílias nos diferentes níveis de saturação de Al é vista no quadro 9. Observou-se que o pai sensível ao Al (A) mantém a mesma altura média nos níveis de 40 e 35% de saturação de Al, ao passo que o pai tolerante (B) apresentou um aumento de altura com a diminuição do nível de saturação. No nível 25% de saturação de Al, as diferenças foram menos acentuadas, tornando esse nível menos adequado para a discriminação das famílias. Desta forma, o nível de 35% de saturação de Al foi escolhido para analisar as populações quanto à sua provável constituição genética com relação à tolerância ao Al, por apresentar maior diferenciação entre as famílias do que os demais níveis.

3.3.1 Interpretação genética dos dados obtidos

Histogramas das diferentes famílias indicam as distribuições das classes, nas avaliações aos 17 (fig. 3a) e aos 32 dias (fig. 3b). Adotou-se o intervalo de classes, de 0,5 cm na pri-

meira avaliação e 0,7 cm na segunda, que correspondem aos desvios padrões médios dos pais e F_1 . Na avaliação realizada aos 17 dias, foram classificadas como tolerantes as classes de frequência acima de 4,25 cm e sensíveis abaixo deste valor, de acordo com as distribuições das classes parentais. Aos 32 dias, as classes de frequência acima de 5,50 cm foram classificadas como tolerantes e, abaixo como sensíveis. A exemplo de outros autores (11, 47, 50), tornou-se necessária a escolha de um ponto de referência, além do qual as plantas seriam consideradas tolerantes ou sensíveis, para fins de classificação. O número de plantas sensíveis e tolerantes das famílias é visto no quadro 10.

Os valores observados na geração F_2 não confirmam os resultados obtidos com a geração F_1 e em ambos os retrocruzamentos, pois é visível a dominância completa do fator para a tolerância. A dominância completa de genes para a tolerância ao Al é conhecida em outras espécies (11, 41, 50, 57, 80, 84). Assim, deveria ser observado um maior número de classes tolerantes do que sensíveis em F_2 , tendo ocorrido o inverso. A ocorrência de distribuição de classes sensíveis/tolerantes diferentes do modelo monogênico com dominância completa, já foi relatada em literatura (57). Naquele trabalho os autores concluíram que a sensibilidade seria condicionada por um único gene recessivo. Foi concluído também, que o controle genético para a tolerância seria diferente e mais complexo, devido à ocorrência de ampla distribuição nas classes tolerantes de F_2 e retrocruzamentos, oriundos de hibridações entre tipos sensíveis e tolerantes. No presente trabalho, entretanto, observou-se um maior número de classes sensíveis do que tolerantes em F_2 , notando-se ainda uma redução na altura média desta família nos três níveis de saturação de Al (quadro 9). Devido à observação de ocorrência anormal de falhas nesta população, rea-

lizou-se um teste de germinação, a fim de verificar a viabilidade das sementes. Os resultados obtidos, em porcentagem de germinação, foram os seguintes:

| | |
|------------------------------|-------------------------------|
| A = 78,0 ± 2,8% | F ₂ = 34,0 ± 2,8% |
| B = 90,0 ± 8,5% | BC _A = 93,0 ± 4,2% |
| F ₁ = 84,0 ± 5,6% | BC _B = 95,0 ± 4,2% |

A baixa viabilidade de sementes associada a uma menor velocidade de germinação, menor vigor e menor desenvolvimento vegetativo das plântulas (75), poderia explicar os resultados obtidos de F₂, discordantes com os de F₁ e com os do retrocruzamento para o tipo sensível, em todos os níveis de saturação. De fato, num teste de germinação em condições ideais, estas sementes apresentaram alta porcentagem de germinação tardia. O retrocruzamento de F₁ para o pai sensível foi então escolhido para a análise genética das reações de tolerância/sensibilidade ao Al do solo, por ser considerado também como teste mais preciso do que F₂. Este retrocruzamento (BC_A) mostrou segregação do tipo 3:1 (quadro 10), que se enquadra no tipo de segregação de dois fatores independentes, duplo dominante (15:1), condicionando a tolerância ao Al.

A pequena distinção entre as classes sensíveis e tolerantes, sugere a existência de algum tipo de interação não alélica, que estaria mascarando a diferenciação entre as classes sensíveis e tolerantes: heterose, vigor ou epistasia. Uma forma de interação não alélica, é a interação condicionada por genes modificadores. A ocorrência de distribuições contínuas em gerações segregantes para um gene, na reação de tolerância/sensibilidade ao Al (41, 50, 57), também tem sido explicada pela possível presença de genes modificadores. Tal explicação também poderia ser aplicada aos resultados obtidos neste estudo, pois também é visível a normalidade de distribuição das classes de tolerância nas gerações

segregantes.

A tolerância ao Al tem sido demonstrada ser monogênica em cevada (80), trigo (50) e milho (41, 84). Entretanto, a grande ocorrência de tipos com tolerância intermediária, sugere que o controle genético dessa característica deve ser mais complexo. Mesmo em trigo onde se verificou que o tipo de controle genético era simples (50), concluiu-se mais tarde que este controle era mais complexo, tendo-se sugerido que a sensibilidade ao Al seria condicionada por um gene recessivo (57). Assim, o número de genes detectáveis para tolerância ao Al em trigo é função do genótipo dos pais e níveis de Al empregados (11). Desta forma, foram detectados um par ou dois pares de genes independentes que atuam a diferentes concentrações de Al (11). Para o tomateiro, não foram encontrados relatos de estudos de herança da tolerância ao Al. No presente trabalho, embora se tenha usado diferentes níveis de saturação de Al, as diferenças entre as famílias foram menores para os níveis de saturação maior (40 %) e menor (25%), que no nível intermediário (35%). Isto seria de se esperar, apoiado no próprio conceito de tolerância, onde existiria um teor mínimo de Al que não alteraria a expressão do caráter para tolerância e, um nível máximo onde a tolerância fosse totalmente anulada. Como consequência, a seleção é dificultosa em níveis extremos e mais eficientes em níveis próximos a um ótimo. Caso tivéssemos um tipo de tolerância onde o Al tóxico fosse neutralizado por proteínas complexadoras (78), provavelmente diferenças de tolerância poderiam ser explicadas por variações na eficiência de complexação destas proteínas. Mesmo considerando apenas um tipo destas proteínas, esta também teria um ponto ótimo de eficiência. Como também foi sugerido que a tolerância ao Al poderia estar ligada à permeabilidade de membranas celulares (5, 47, 83), pode-se especular que apenas alterando-se um ou poucos

tipos de proteínas nestas membranas, seria suficiente para alterar sua permeabilidade e, conseqüentemente sua tolerância. Assim seria plausível a existência de poucos genes condicionando a tolerância ao Al em plantas. Contudo, não são conhecidos trabalhos considerando aspectos moleculares de reação ao Al.

A expressão da tolerância ao Al, medida através da altura de plantas neste trabalho, poderia estar sofrendo interferência de genes não ligados à tolerância ao Al. Neste caso, o padrão de segregação nas famílias obtidas não se ajustaria perfeitamente a um modelo esperado. Para verificar a possibilidade da ocorrência de interação não alélica nos genes para a tolerância ao Al, empregou-se o teste "joint scaling" (61), com correção (87), que testa os dados obtidos no modelo aditivo-dominante (60). Este modelo pressupõe que apenas componentes aditivos e dominantes regulem a expressão gênica nas famílias. Interações não alélicas estariam presentes se os dados não se ajustassem ao modelo.

Os valores estimados do modelo aditivo-dominante (60) \bar{m} (média), \bar{d} (desvios aditivos) e \bar{h} (desvios de dominância) são vistos no quadro 11. Os valores obtidos diferem significativamente de zero pelo teste c (59), exceto para \bar{h} , quando se incluiu F_2 no modelo. Incluiu-se F_2 no modelo, para evidenciar a anormalidade dos dados obtidos nessa população. Esta anormalidade é refletida pelo aumento dos erros das estimativas dos parâmetros e os valores de χ^2 . Os valores médios de altura observados nas famílias, \bar{d}_i diferem dos esperados pelo modelo aditivo-dominante (60). A justificativa mais provável para este resultado é de que esteja ocorrendo algum tipo de interação não alélica, que poderia explicar as diferenças entre os valores observados nas famílias e os valores esperados de acordo com o modelo aditivo-dominante (60).

O teste "joint scaling" (61) também permite incluir

parâmetros que avaliam interações não alélicas (87), obtendo-se assim um novo modelo de melhor ajuste aos dados observados. Contudo tal modelo, além de pouco alterar os valores de \underline{m} , \underline{d} , e \underline{h} , carece de interesse prático (22). O grau médio de dominância (60) mostrou dominância completa, observando-se ainda, heterose. A herdabilidade da tolerância ao Al, calculada pela relação $\underline{d}/\underline{h}$ (61), mostrou ser alta, o que parece decorrer do pequeno número de fatores presentes. A presença de interação não alélica indica também, que devem ser observadas algumas combinações específicas, em caso de um programa de melhoramento. Depreende-se portanto, que a tolerância a níveis relativamente altos de saturação de Al do solo (35%) em tomateiro (L. esculentum) pode ser facilmente manipulada em poucas gerações, num programa de melhoramento, a exemplo de variedades de cevada recentemente obtidas (82).

4 CONCLUSÕES

Observou-se uma resposta diferencial das duas variedades de tomateiro BGH 402 (A - sensível) e BGH 588 (B - tolerante), estudadas em relação a vários níveis de saturação de Al do solo, conforme resultados de experimentos preliminares. O nível de saturação de Al do solo é considerado como o melhor critério para avaliar o nível de toxicidade do Al em plantas, uma vez que está melhor associado ao crescimento vegetativo e produtividade (40, 73, 86). Em altos níveis de saturação de Al, houve restrição ao desenvolvimento vegetativo para as duas variedades. Em baixos níveis de saturação de Al, as duas variedades tiveram desenvolvimento normal e semelhante. Nos níveis intermediários, foram observadas reações que discriminam estas duas variedades de tomateiro. Nas avaliações preliminares, a altura de plantas mostrou-se mais eficiente para discriminação das reações de tolerância/sensibilidade a níveis relativamente elevados de saturação de Al, do que peso seco da parte aérea ou das raízes. A altura de plantas foi portanto usada para classificar as reações de tolerância/sensibilidade das variedades A e B. O comprimento de raízes não discriminou a tolerância das variedades estudadas. Essa característica tem sido bastante usada para avaliar a tolerância ao Al em gramíneas (27, 41, 48, 74, 78, 80), mas não em dicotiledôneas (2, 28, 32, 33, 36, 73, 95).

Não foi observada a existência de efeito materno para a reação de tolerância ao Al, o que foi demonstrado pelo comportamento similar dos híbridos em diferentes saturações de Al.

Os resultados dos experimentos preliminares levaram à escolha de níveis intermediários de saturação de Al, para se testarem as famílias paternas, F₁, F₂ e ambos os retrocruzamentos.

Nos ensaios definitivos foram usados três níveis de saturação de Al (40, 35 e 25%) e três avaliações subsequentes à germinação (17, 32 e 47 dias). Neste ensaio, verificou-se maior discriminação para a tolerância ao Al entre as famílias no nível de 35% de saturação de Al, na avaliação aos 32 dias.

Os dados obtidos sugerem ser a reação de tolerância ao Al do solo, controlada por dois genes dominantes independentes. Foi também verificado o efeito de aditividade e dominância dos genes para tolerância ao Al, utilizando-se o teste "joint scaling" (61). Este teste determina se a ação dos genes para a tolerância ao Al segue um modelo aditivo-dominante (60). Detectou-se a existência de interação não alélica e heterose, quando se compararam os valores médios obtidos nas famílias, pelos valores esperados no modelo aditivo-dominante (60), através do teste "joint scaling" (61), ajustado (87). Também foi verificado que os genes para a tolerância ao Al mostraram dominância completa e alta herdabilidade, como consequência da existência de poucos alelos condicionando a tolerância. Os resultados obtidos indicam ainda que a característica de tolerância a níveis relativamente elevados de saturação de Al (35%), pode ser facilmente incorporada em poucas gerações, a cultivares de tomateiro num programa de melhoramento.

5 RESUMO

Duas variedades de tomateiro (Lycopersicon esculentum) BGH 402 (PI 367977) e BGH 588 (PI 367991), conhecidas como de resposta sensível e tolerante ao Al, respectivamente, foram utilizadas em estudo visando conhecer a herança da reação de tolerância à toxidez de Al em solo.

As variedades foram multiplicadas e cruzadas reciprocamente em maio de 1978. Em outubro do mesmo ano, os pais e os híbridos recíprocos foram plantados no campo para a obtenção de F₂ e dos retrocruzamentos recíprocos. Nesta ocasião verificou-se que as duas variedades apresentavam desenvolvimento vegetativo semelhante, diferindo entre si apenas pelas características de fruto.

Empregou-se um solo do tipo "Latossolo Vermelho Escuro Distrófico, textura argilosa, Unidade Limeira - Fase Muito Ácida", com Al em saturação elevada (95%). A este solo foram adicionados seis níveis de calagem, a fim de se obterem seis níveis de saturação de Al (95, 80, 60, 40, 30 e 2%). Verificou-se melhor discriminação entre as variedades, na faixa de saturação compreendida entre 60 e 30%. No nível de 95% de saturação de Al, o desenvolvimento vegetativo das variedades foi inexpressivo e no nível de 2%, foi normal. Nos níveis intermediários de saturação de Al, verificaram-se reações diferenciais entre as variedades.

O comportamento similar dos híbridos recíprocos, em quatro níveis de saturação de Al (95, 60, 30 e 2%), sugere a inexistência de efeito citoplasmático para a reação de tolerância ao Al, como ocorre em outras espécies estudadas.

Nos testes preliminares, verificou-se que a altura de plantas foi uma medida mais eficiente na discriminação das

variedades para a tolerância ao Al, do que o peso seco de raízes ou da parte aérea. Observou-se ainda que o comprimento das raízes não discriminou a reação de tolerância das variedades.

Ao se estudar a reação dos pais, F_1 , F_2 e dos retrocruzamentos recíprocos, em três níveis de saturação de Al (40, 35 e 25%) e em três idades (17, 32, 47 dias), verificou-se maior diferenciação entre as famílias no nível de 35% de saturação de Al, na avaliação aos 32 dias. Nestas condições, os dados obtidos sugerem que a característica de tolerância ao Al seria condicionada por dois genes dominantes e independentes (15:1).

Como a avaliação para a tolerância ao Al neste estudo, foi feita através da medida de altura de plantas, que é uma característica métrica e ainda pode sofrer a ação de genes modificadores, testou-se os dados obtidos das famílias pelo modelo aditivo-dominante, através do teste "joint scaling". Este teste revelou a existência de interação não alélica, que poderia explicar a normalidade dos dados obtidos nas gerações segregantes. Verificou-se ainda que os genes para a tolerância ao Al apresentam dominância completa, heterose e alta herdabilidade. A alta herdabilidade seria de se esperar, uma vez que poucos genes estão envolvidos na tolerância ao Al, nas variedades de tomateiro usadas.

Os dados do presente estudo demonstram que a tolerância a níveis relativamente elevados do solo (35%), pode ser facilmente incorporada em outras variedades de tomateiro, em poucas gerações, num programa de melhoramento visando maior tolerância ao Al.

6 SUMMARY

The inheritance of aluminum tolerance in tomato

Two Lycopersicon esculentum lines, one tolerant BGH 588 (PI 367991) and other sensitive BGH 402 (PI 367977) to Al toxicity in both soil and nutrient solution were used to investigate the inheritance of the Al tolerance in soil with saturation level of Al.

The parental lines and the reciprocal hybrids were grown in the field. The F₁s were selfed and the backcrosses to each parent were done. It was observed that both parental lines had the same vegetative growth in field conditions, differing only in fruit characteristics.

A clay soil classified as "Latossolo Vermelho Escuro, Distrófico, Unidade Limeira - Fase Muito Ácida" was used because of its high level of Al saturation. To this soil was added six different amounts of lime in order to obtain the following Al levels of saturation: 95, 80, 60, 40, 30 and 2%. It was observed that the differences between the lines were more clearly distinguishable in the 60 - 30% interval of Al saturation. In the 95% level both genotypes were equally affected in growth. In the 2% level, the vegetative growth of both lines were normal and similar to each other. Differences however were observed between the tolerant and intolerant lines in the intermediary levels of Al saturation.

The parents and the reciprocal hybrids were tested with four Al saturation levels (95, 60, 30 and 2%) in order to verify the presence of any maternal effects. No maternal effects were observed for Al tolerance.

In the preliminaray tests, plant height, shoot, root and total dry weight were used to evaluate Al tolerante in both lines. Plant height was found the most suitable characteristic to screen for Al tolerance. Plant height measurements have the advantage of being an easy and non-destructive method. Root lenght revealed no relation with Al tolerance.

The parental lines, F_1 , F_2 and the two backcrosses were sown in three Al saturation levels (40, 35 and 25%) in concrete boxes of 3,00 x 0,70 x 0,75 m, outside the greenhouse. Plant height measured at 17, 32 and 47 days after germination, showed largest differences between the families at the 32nd day evaluation. In the same manner, the largest differences between the families were obtained with the 35% Al saturation level. At these conditions the segregation pattern for Al tolerance fitted in a model with two independent and dominant factors (15:1).

The joint scaling test applied to the data showed non-allelic interaction. Complete dominance, heterosis and high heritability for Al tolerance were also detected by this test.

The results suggest that breeding tomatoes for high Al saturation level (35%) is feasible and could be easily pursued.

Quadro 1. Características dos frutos maduros de duas variedades de tomateiro, BGH 402 (A - sensível), BGH 588 (B - tolerante) e de seus híbridos recíprocos AxB e BxA: comprimento, largura, índice comprimento sobre largura, peso e volume médio, número de sementes por fruto e peso de cem sementes.

| Famílias | CF | LF | CF/LF | PMF | VMF | NS/F | 100S |
|----------|------|------|-------|-------|-----------------|------|------|
| | cm | cm | | g | cm ³ | | g |
| A | 2,05 | 2,35 | 0,87 | 6,0 | 6,0 | 84 | 0,20 |
| B | 6,20 | 5,60 | 1,12 | 100,0 | 100,0 | 135 | 0,28 |
| AxB | 3,17 | 3,32 | 0,95 | 19,6 | 17,7 | 99 | 0,30 |
| BxA | 3,17 | 3,23 | 0,98 | 21,6 | 21,0 | 101 | 0,30 |

CF = comprimento e LF = largura do fruto, PMF = peso e VMF = volume médio do fruto, NS/F = número de sementes por fruto, 100S = peso de cem sementes

Quadro 2. Altura de plantas de duas variedades de tomateiro, BGH 402 (A- sensível) e BGH 588 (B - tolerante), aos 20 dias após a germinação, sob diferentes níveis de saturação de Al do solo.

| Variedades | Níveis de saturação do Al (%) | | | | | | média |
|------------|-------------------------------|------|------|------|------|------|-------|
| | 95 | 80 | 60 | 40 | 30 | 02 | |
| | cm | cm | cm | cm | cm | cm | cm |
| A | 2,6 | 5,1 | 8,8 | 9,9 | 10,8 | 15,0 | 8,7 |
| B | 4,6 | 11,0 | 15,6 | 17,1 | 15,0 | 15,0 | 13,1 |
| média | 3,6 | 8,0 | 12,2 | 13,5 | 12,9 | 15,0 | 10,9 |

DMS 5%: Variedade = 2,0 cm

Níveis de saturação = 5,3 cm

Variedades dentro de níveis = 4,9 cm

CV = 20,6%

Quadro 3. Altura de plantas de duas variedades de tomateiro, BGH 402 (A - sensível) e BGH 588 (B - tolerante), aos 30 dias após a germinação, sob diferentes níveis de saturação de Al do solo.

| Variedades | Níveis de saturação de Al (%) | | | | | | média |
|------------|-------------------------------|------|------|------|------|------|-------|
| | 95 | 80 | 60 | 40 | 30 | 02 | |
| A | 3,5 | 5,6 | 18,9 | 15,4 | 21,3 | 22,6 | 14,5 |
| B | 7,5 | 10,9 | 21,8 | 23,1 | 17,8 | 23,1 | 17,4 |
| média | 5,5 | 8,2 | 20,3 | 19,2 | 19,5 | 22,8 | 15,9 |

DMS 5%: Variedade = 1,5 cm

Níveis de saturação = 3,8 cm

Variedades dentro de níveis = 3,6 cm

CV = 15,7%

Quadro 4. Peso seco total de plantas de duas variedades de tomateiro, BGH 402 (A - sensível) e BGH 588 (B - tolerante), aos 30 dias após a germinação, sob diferentes níveis de saturação de Al de solo (*)

| Variedades | Níveis de saturação de Al (%) | | | | | | média |
|------------|-------------------------------|------|------|------|------|------|-------|
| | 95 | 80 | 60 | 40 | 30 | 02 | |
| A | 0,01 | 0,10 | 1,30 | 1,00 | 1,30 | 1,70 | 0,91 |
| B | 0,20 | 0,50 | 1,50 | 1,80 | 1,40 | 1,90 | 1,22 |
| média | 0,11 | 0,30 | 1,40 | 1,40 | 1,30 | 1,80 | 1,06 |

(*) com apenas uma repetição.

DMS 5% = Variedade = 0,27 g

Saturação = 0,77 g

CV = 18,0 %

Quadro 5. Altura de plantas de duas variedades de tomateiro, BGH 402 (A - sensível) e BGH 588 (B - tolerante) e de seus híbridos recíprocos AxB e BxA, aos 50 dias após a germinação, sob diferentes níveis de saturação de Al do solo.

| Famílias | Níveis de saturação de Al (%) | | | | média |
|----------|-------------------------------|------|------|------|-------|
| | 95 | 60 | 30 | 02 | |
| | cm | cm | cm | cm | cm |
| A | 3,0 | 22,0 | 20,8 | 26,0 | 18,0 |
| B | 4,1 | 22,3 | 25,2 | 28,4 | 20,0 |
| AxB | 4,1 | 26,0 | 26,6 | 28,0 | 21,2 |
| BxA | 4,3 | 25,4 | 25,0 | 28,7 | 20,0 |
| média | 3,9 | 23,9 | 24,4 | 27,7 | 20,0 |

DMS 5%: Famílias = 2,2 cm

Níveis de saturação = 2,2 cm

Famílias dentro de nível = 4,4 cm

CV = 11,7 %

Quadro 6. Peso seco da parte aérea de plantas de duas variedades de tomateiro, BGH 402 (A - sensível), BGH 588 (B - tolerante) e de seus híbridos recíprocos AxB e BxA, aos 50 dias após a germinação, sob diferentes níveis de saturação de Al do solo.

| Famílias | Níveis de saturação de Al (%) | | | | média |
|----------|-------------------------------|------|------|------|-------|
| | 95 | 60 | 30 | 02 | |
| | g | g | g | g | g |
| A | 0,02 | 1,84 | 1,91 | 2,81 | 1,65 |
| B | 0,05 | 1,95 | 2,16 | 2,84 | 1,78 |
| AxB | 0,04 | 2,38 | 2,68 | 2,91 | 2,00 |
| BxA | 0,05 | 2,24 | 2,36 | 2,92 | 1,89 |
| média | 0,04 | 2,10 | 2,27 | 2,87 | 1,82 |

DMS 5%: Famílias = 0,33 g

Níveis de saturação = 0,33 g

Famílias dentro de níveis = 0,66 g

CV = 19,3 %

Quadro 7. Peso seco de raízes de plantas de duas variedades de tomateiro, BGH 402 (A - sensível), e BGH 588 (B - tolerante) e de seus híbridos recíprocos AxB e BxA, aos 50 dias após a germinação, sob diferentes níveis de saturação de Al do solo.

| Famílias | Níveis de saturação de Al (%) | | | | média |
|----------|-------------------------------|------|------|------|-------|
| | 95 | 60 | 30 | 02 | |
| | g | g | g | g | g |
| A | 0,01 | 0,64 | 0,61 | 0,79 | 0,51 |
| B | 0,02 | 0,66 | 0,72 | 0,82 | 0,56 |
| AxB | 0,03 | 0,72 | 0,78 | 0,85 | 0,59 |
| BxA | 0,02 | 0,74 | 0,79 | 0,87 | 0,61 |
| média | 0,02 | 0,69 | 0,73 | 0,83 | 0,57 |

DMS 5% : Famílias = 0,09 g

Níveis de saturação = 0,09 g

Famílias dentro de níveis = 0,18 g

CV = 17,6%

Quadro 8. Valores para o teste F e coeficiente de variação (CV) de altura de plantas, de seis famílias de tomateiro, em diferentes períodos após a germinação e em diferentes níveis de saturação de Al do solo.

| Saturação de Al (%) | Dias após a germinação | | | |
|---------------------|------------------------|---------|---------|---------|
| | 17 | 32 | 47 | |
| 40 | F* | 6,67 | 11,24 | 6,55 |
| | P | < 0,005 | < 0,005 | < 0,005 |
| | CV% | 8,70 | 5,80 | 6,80 |
| 35 | F | 15,16 | 20,13 | 13,93 |
| | P | < 0,005 | < 0,005 | < 0,005 |
| | CV% | 7,00 | 5,70 | 4,80 |
| 25 | F | 0,80 | 1,00 | 1,97 |
| | P | > 0,10 | > 0,10 | > 0,10 |
| | CV% | 14,40 | 13,10 | 10,20 |

* Proveniente de análise de variação de experimentos individuais (F famílias)

Quadro 9. Altura média de plantas de famílias de tomateiro, avaliadas em três diferentes períodos após a germinação, sob três diferentes níveis de saturação de Al do solo.

| Níveis de saturação de Al do solo (%) | | | | | | | | | | | | | | | |
|---------------------------------------|---------|-----|---------------------|---------|-----|-----|---------|-----|-----|---------------------|-----|----|---------------------|----|----|
| Famílias | 17 dias | | | 32 dias | | | 47 dias | | | DMS _{5%} * | | | DMS _{5%} * | | |
| | 35 | 25 | DMS _{5%} * | 40 | 35 | 25 | cm | cm | cm | 40 | 35 | 25 | cm | cm | cm |
| | cm | cm | cm | cm | cm | cm | cm | cm | cm | cm | cm | cm | cm | cm | cm |
| A | 3,6 | 5,4 | 1,1 | 4,5 | 4,4 | 6,2 | 1,1 | 6,8 | 6,8 | 8,2 | 1,3 | | | | |
| B | 4,7 | 5,5 | 1,1 | 5,7 | 6,4 | 6,6 | 1,1 | 8,4 | 8,3 | 9,4 | 1,3 | | | | |
| F ₁ | 5,2 | 6,0 | 1,1 | 6,2 | 6,4 | 7,2 | 1,1 | 9,1 | 9,2 | 9,8 | 1,3 | | | | |
| F ₂ | 4,0 | 4,1 | 1,1 | 4,9 | 4,9 | 5,7 | 1,1 | 7,4 | 7,3 | 8,2 | 1,3 | | | | |
| BC _A | 4,7 | 4,8 | 1,1 | 5,6 | 5,6 | 6,6 | 1,1 | 8,2 | 8,1 | 9,6 | 1,3 | | | | |
| BC _B | 4,6 | 5,2 | 1,1 | 5,4 | 6,1 | 6,6 | 1,1 | 8,1 | 8,3 | 9,7 | 1,3 | | | | |
| DMS _{5%} | 1,1 | 0,7 | 2,2 | 0,9 | 0,9 | 2,3 | 1,5 | 1,1 | 2,5 | | | | | | |
| média | 4,4 | 4,7 | 5,5 | 5,4 | 5,6 | 6,5 | 8,0 | 8,0 | 9,1 | | | | | | |
| DMS _{5%} * | | | 0,4 | | | 0,4 | | | 0,5 | | | | | | |

* Proveniente da análise conjunta dos experimentos de cada nível.

Quadro 10. Número observado e esperado de plantas de tomateiro tolerantes e sensíveis ao A1, avaliadas pela altura da parte aérea, em solo com 35% de saturação de A1, aos 17 e 32 dias após a germinação.

| Família | 17 dias | | | | 32 dias | | | |
|--------------------------|-----------|----|-----------------|----|-----------|----|-----------------|----|
| | Observado | | Esperado (a) | | Observado | | Esperado (a) | |
| | T | S | T | S | T | S | T | S |
| A | 1 | 28 | 0 | 29 | 0 | 26 | 0 | 26 |
| B | 25 | 0 | 25 | 0 | 23 | 3 | 26 | 0 |
| F ₁ | 23 | 1 | 24 | 0 | 24 | 0 | 24 | 0 |
| F ₂ | 22 | 70 | 86 | 6 | 28 | 52 | 75 | 5 |
| BC _A | 62 | 16 | 59 | 19 | 49 | 25 | 55 | 19 |
| BC _B | 74 | 7 | 81 | 0 | 60 | 16 | 76 | 0 |
| χ^2 BC _A | 0,63 | | 0,50 > P > 0,25 | | 2,55 | | 0,25 > P > 0,10 | |

(a) Dois fatores independentes com dominância completa (15:1)

T = tolerante, S = sensível

Quadro 11. Parâmetros estimados do modelo aditivo-dominante, com seus desvios padrões e níveis de significância, grau médio de dominância (GMD) e herdabilidade (H), obtidos a partir de altura de plantas de famílias de tomateiro em solo com 35% de saturação de Al, avaliados aos 17 e 32 dias após a germinação.

| Parâmetros | 17 dias | | 32 dias | |
|------------|--------------|-----------|--------------|-----------|
| | Altura CM | Teste c | Altura CM | Teste c |
| m | 4,56 ± 0,34 | P < 0,001 | 5,17 ± 0,41 | P < 0,001 |
| d | 0,85 ± 0,30 | P ≈ 0,001 | 0,77 ± 0,39 | P = 0,050 |
| h | 0,45 ± 0,73 | P ≈ 0,500 | 1,15 ± 0,70 | P = 0,100 |
| GMD | 0,53 | | 1,49 | |
| H | 1,88 | | 0,67 | |
| m | 4,59 ± 0,13 | P < 0,001 | 5,33 ± 0,18 | P < 0,001 |
| d | 0,85 ± 0,11 | P < 0,001 | 0,86 ± 0,17 | P < 0,001 |
| h | 0,67 ± 0,29 | P = 0,020 | 1,17 ± 0,30 | P < 0,001 |
| GMD | 0,79 | | 1,36 | |
| H | 0,67 | | 0,74 | |

m = média; d = desvios aditivos h = desvios de dominância

Quadro 12. Alturas observadas e esperadas de plantas de famílias de tomateiro, avaliadas em solo com 35% de saturação de Al, aos 17 e 32 dias após a germinação

| Famílias | F ₂ incluído | | | | F ₂ excluído | | | |
|-----------------|-------------------------|-----|---------|-----|-------------------------|-----|---------------|-----|
| | 17 dias | | 32 dias | | 17 dias | | 32 dias | |
| | O | E | O | E | O | E | O | E |
| | cm | cm | cm | cm | cm | cm | cm | cm |
| A | 3,6 | 3,7 | 4,4 | 4,4 | 3,6 | 3,7 | 4,4 | 4,5 |
| B | 5,6 | 5,4 | 6,5 | 5,9 | 5,4 | 5,4 | 6,5 | 6,2 |
| F ₁ | 5,2 | 5,0 | 6,5 | 6,3 | 5,2 | 5,3 | 6,5 | 6,5 |
| F ₂ | 4,0 | 4,8 | 5,0 | 5,7 | - | - | - | - |
| BC _A | 4,7 | 4,4 | 5,6 | 5,4 | 4,7 | 4,5 | 5,6 | 5,5 |
| BC _B | 5,2 | 5,2 | 6,2 | 6,1 | 5,2 | 5,3 | 6,2 | 6,3 |
| χ^2 | 65,4 | | 63,2 | | 9,6 | | 7,8 | |
| | P<0,005 | | P<0,005 | | 0,010>P>0,005 | | 0,025>P>0,010 | |

O = observado, E = esperado

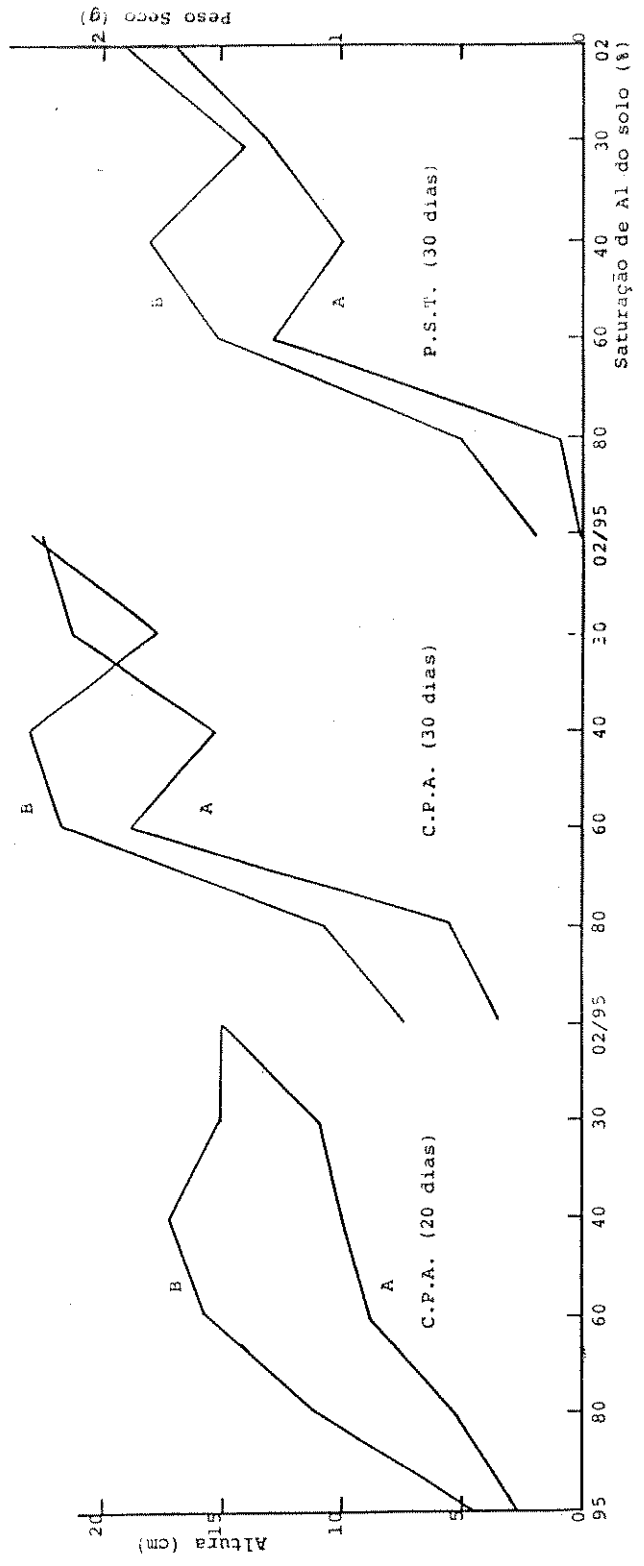


Figura 1 Comprimento da parte aérea (C.P.A.) aos 20 e 30 dias, peso seco total (P.S.T.) aos 30 dias após a germinação, de duas variedades de tomateiro, BGH 402 (A-sensível) e BGH 588 (B-tolerante), em seis níveis de saturação de Al do solo.

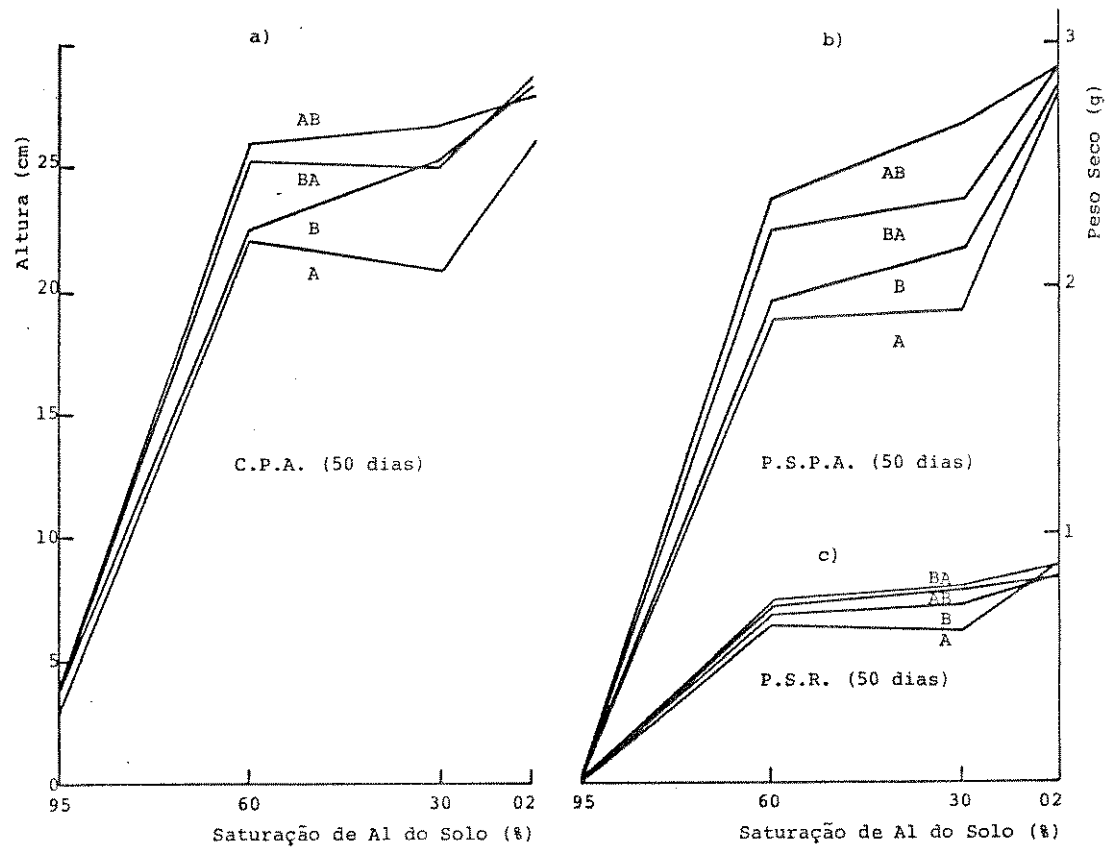


Figura 2 a) Comprimento e b) peso seco da parte aérea (C.P.A., P.S.P.A.) e c) peso seco das raízes (P.S.R.), aos 50 dias após a germinação, de duas variedades de tomateiro, BGH 402 (A-sensível), BGH 588 (B-tolerante) e de seus híbridos recíprocos AxB e BxA, em quatro níveis de saturação de Al do solo.

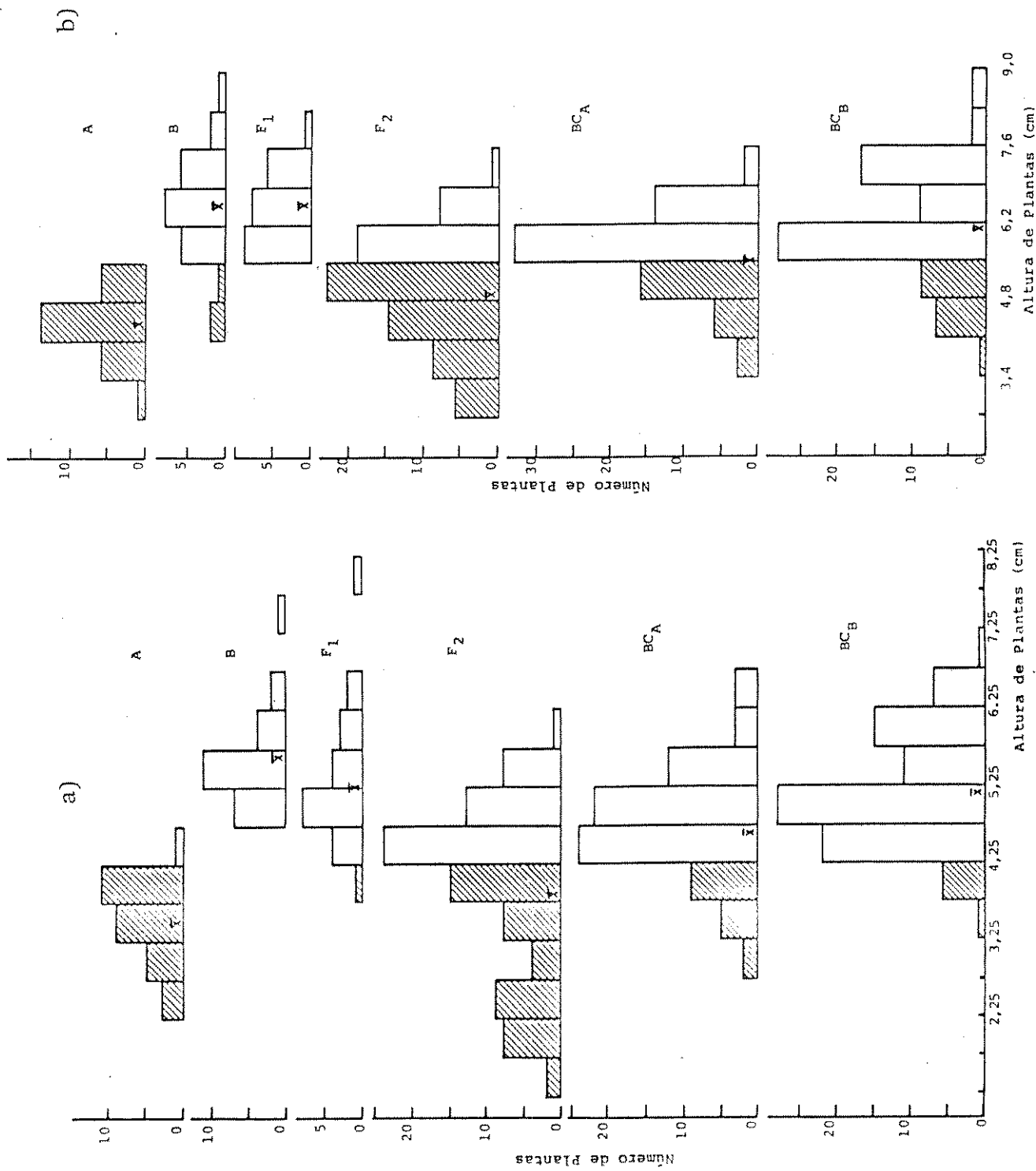


Figura 3 Distribuição das freqüências de alturas das seis famílias de tomateiro, avaliadas aos 17 (a) e 32 dias (b) após a germinação, em solo com 35% de saturação de Al.

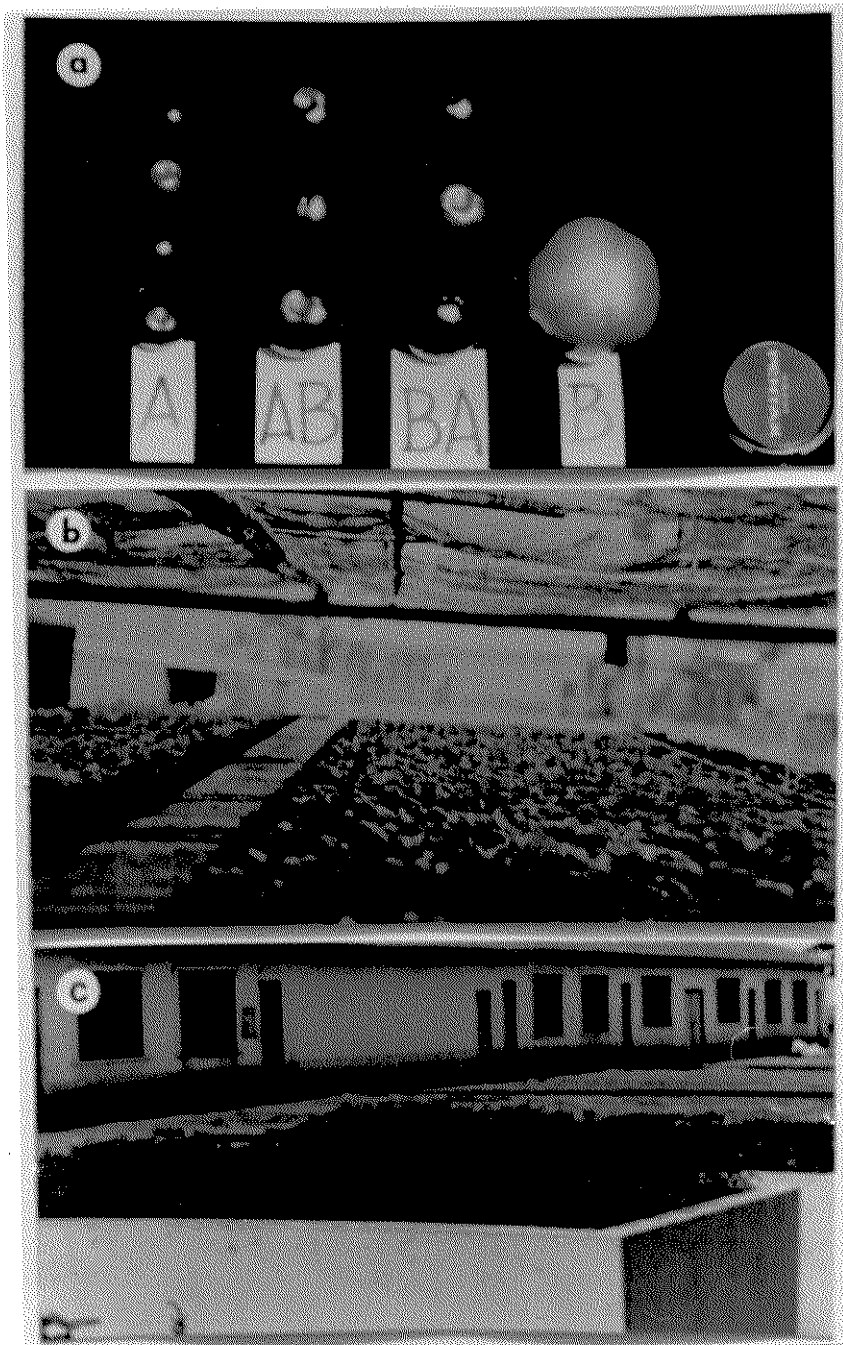


Figura 4 Frutos e experimentos com os tomateiros usados no estudo. (a) Frutos das variedades BGH 402 (A - sensível), BGH 588 (B - tolerante) e de seus híbridos recíprocos, AxB e BxA. (b) Plantas de tomateiro aos 7 dias de idade, cobertos com tela plástica com 80% de sombreamento. (c) Detalhe das caixas de alvenaria com plantas de tomateiro aos 50 dias de idade.

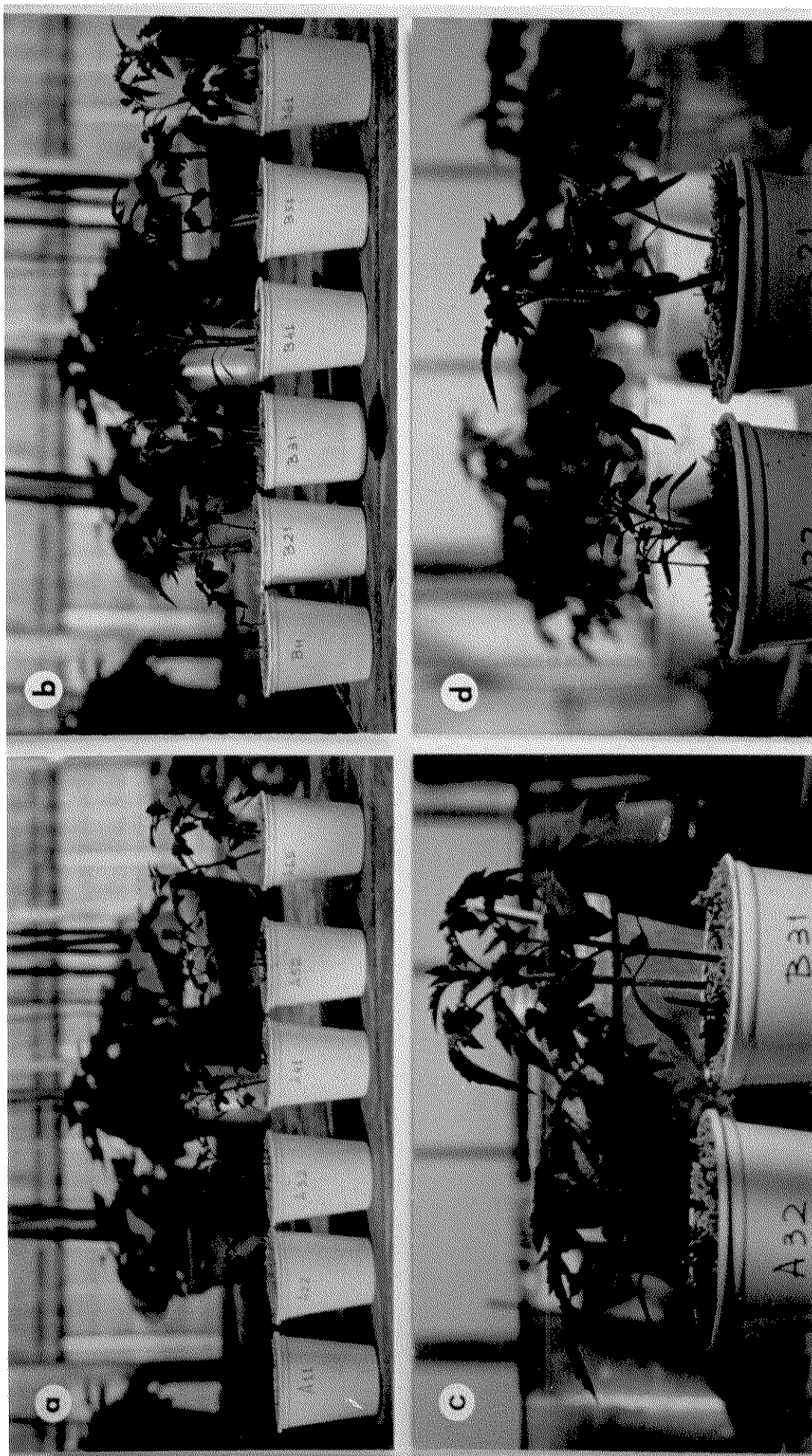


Figura 5 Variedades de tomateiro testadas, BGH 402 (A - sensível) e BGH 588 (B - tolerante), para tolerância ao Al do solo em casa de vegetação aos 20 dias após a germinação. (a) Variedade A em seis níveis de saturação de Al (da esquerda para direita 95, 80, 60, 40, 30 e 2%), (b) Variedade B, idem, (c) Detalhe das variedades A e B sob o nível de 60% de saturação e (d) Detalhe das variedades A e B a 80% de saturação.



Figura 6 Variedades de tomateiros testadas BGH 402 (A - sensível) e BGH 588 (B - tolerante), para tolerância ao Al, em solo com 2% de saturação de Al (1^a e 3^a planta, da esquerda para direita) e 30% de saturação (2^a e 4^a planta, idem), aos 30 dias após a germinação.

7. REFERÊNCIAS CITADAS

1. ALI, S.M.E. Influence of cations on Al toxicity in wheat (Triticum aestivum). A PhD thesis. Oregon State University, 1973. 102p.
2. BAUMGARTNER, J.G. Tolerância de cultivares de tomateiro (Lycopersicon esculentum, Mill) ao alumínio e manganês. Tese de Doutorado. ESALQ-USP, Piracicaba, SP., 1976. 66p.
3. BERNATSKAYA, M.L.; LAPTEWA, T.I. & KLIMASHEWSKY, E.L.
Sobre o mecanismo da especificidade genotípica da resistência das plantas à toxicidade do Al. III. Atividade redutora, fosforilativa e fosfatídica de cloroplastos isolados de ervilhas em relação à ação do Al. Academia de Ciências Agronômicas da URSS. Divisão Siberiana, Novosibirsky, 1976. 5p. (em russo).
4. BEREZOWSKY, K.K. & KLIMASHEWSKY, E.L. Assimilação de nitrogênio pelas plantas de duas variedades de ervilha com diferentes respostas ao Al. Academia de Ciências Agronômicas. Divisão Siberiana, Novosibirsky, 1975. 5p. (em russo).
5. BEREZOWSKY, K.K.; KRALOWA, M. & KLIMASHEWSKY, E.L. Metabolismo do nitrogênio em ervilhas em relação à especificidade genotípica de sua resistência à toxidez do Al. Academia de Ciências Agronômicas da URSS. Divisão Siberiana. Instituto de Agroquímica e Solos. Novosibirsky, 1976. 24p. (em russo).

3943/BC

6. BILDE, J. de. Effect de l'aluminium et du calcium sur l'activité phosphatasique acide des racines, d'ecotypes calcicole et silicicole de Silene mutans L. (Caryophyllacées). Bull.Soc.Roy.Bot.Belg. 110:151-160, 1977.
7. BROWN, J.C. & JONES, W. Fitting plants nutritionally to soils. I. Soybeans. Agronomy Journal 69:399-404, 1977.
8. BROWN, J.C. & JONES, W. Fitting plants nutritionally to soils. II. Cotton. Agronomy Journal 69:405-409, 1977.
9. BROWN, J.C. & JONES, W. Fitting plants nutritionally to soils. III. Sorghum. Agronomy Journal 69:410-414, 1977.
10. BROWN, J.C.; JONES, W. & CLARK, R.B. Efficient and in-efficient use of phosphorus by sorghum. Soil Sci.Soc. Am.J. 41:747-750, 1977.
11. CAMARGO, C.E.O. Melhoramento do trigo. 1. Hereditaria da de da tolerância ao alumínio toxico. Bragantia (no prelo)
12. CAMARGO, L.S.; CAMPOS, H.R. & ABRAMIDES, E. Influência da calagem em solo ácido de formação glacial na produção do tomateiro. Bragantia 24:51-54, 1972.
13. CLARK, R.B. & BROWN, J.C. Differential phosphorus uptake by phosphorus-stressed corn inbreds. Crop Science 14: 505-508, 1974.

14. CLARK, R.B. Effect of aluminium on growth and mineral elements of Al-tolerant and Al-intolerant corn. *Plant and Soil* 47:653-662, 1977.
15. CLARKSON, D.T. The effect of aluminium and some other trivalent metal cations on cell division in the root apices of Allium cepa. *Annals of Botany* 29:309-315, 1965.
16. CLARKSON, D.T. Effect of Al on the uptake and metabolism of phosphorus by barley seedings. *Plant Physiology* 41:165-172, 1966.
17. CLARKSON, D.T. Interactions between aluminium and phosphorus on root surfaces and cell wall material. *Plant and Soil* 27:347-355, 1967.
18. CLARKSON, D.T. & SANDERSON, J. The uptake of a polyvalent cation and its distribution in the root apices of Allium cepa: tracer and autoradiographic studies. *Planta* 89:136-154, 1969.
19. CLARKSON, D.T. & SANDERSON, J. Inhibition of the uptake and long distance transport of calcium by aluminium and other polyvalent cations. *Journal of Experimental Botany* 22:837-851, 1971.
20. CLARKSON, D.T. Metabolic aspects of aluminium toxicity and some possible mechanisms of resistance, in PORISON, I.H. Ecological aspects of the mineral nutrition of

plants. Blackwell Scientific Publications. Oxford and Edinburgh. p. 381-397, 1979.

21. CRUZ, A.D. Contribuição ao estudo do Al no trigo (Triticum alstivum) cultivado em solução nutritiva. Tese MS ESALQ-USP. Piracicaba, SP., 1966.
22. DARRAH, L.L. & HALLAUER, A.R. Genetic effects estimated from generation means in four diallel sets of maize inbreds. *Crop. Science* 12:615-621, 1972.
23. DEDOW, W.M. & KLIMASHEWSKY, E.L. Sobre o mecanismo da especificidade genotípica da resistência das plantas à toxidez do Al. I. Absorção de água pelos tecidos da raiz de ervilha sob a ação do Al. *Academia de Ciências Agronômicas. Divisão Siberiana. Novosibirsky, 1976. 6p. (em russo).*
24. DEDOW, W.M. & KLIMASHEWSKY, E.L. Sobre o mecanismo da especificidade genotípica da resistência das plantas ao Al. II. Influência do ion Al no pH, potencial óxido-redutor e conteúdo de P nos tecidos da raiz da ervilha. *Academia de Ciências Agronômicas. Divisão Siberiana. Novosibirsky, 1976. 5p. (em russo).*
25. DEKOCH, P.C.; HALL, A.; INKSON, R.H.E. & ROBERTSON, A. Blossom-end-rot in tomatoes. *J.Sci. Food Agric.*30: 508-514, 1979.
26. DOSS, B.D.; EVANS, C.E. & TURNER, J.L. Influence of subsoil acidity on tomato yeld and fruit size. *J.*

Am.Soc.Hort.Sci. 102:643-645, 1977.

27. FLEMING, A.L. & FOY, C.D. Root structure reflects differential Al tolerance in wheat varieties. *Agronomy Journal* 60:172-175, 1968.
28. FOY, C.D. & BROWN, J.C. Toxic factors in acid soils: I. Characterization of aluminium toxicity in cotton. *Soil Sci.Soc.Am.Proc.* 27:403-407, 1963.
29. FOY, C.D. & BROWN, J.C. Toxic factors in acid soils: II. Differential aluminium tolerance of plant species. *Soil Sci.Soc.Am.Proc.* 28:27-32, 1964.
30. FOY, C.D.; ARMIGER, W.H.; BRIGGLE, L.W. & REID, D.A. Differential al tolerance of wheat and barley varieties in acid soils. *Agronomy Journal* 57:413-417, 1965.
31. FOY, C.D.; BURNS, G.R.; BROWN, J.C. & FLEMING, A.L. Differential aluminium tolerance of two wheat varieties associated with plant-induced pH changes around their roots. *Soil Sci.Soc.Proc.* 23:64-67, 1965.
32. FOY, C.D.; ARMIGER, W.H.; FLEMING, A.L. & ZANMEYER, W.J. Differential tolerance of dry bean, snap bean, and lima bean varieties to an acid soil high in exchangeable aluminium. *Agronomy Journal* 59:561-563, 1967.
33. FOY, C.D.; ARMIGER, W.H.; FLEMING, A.L. & LEWIS, C.F. Differential tolerance of cotton varieties to an

- acid soil high exchangeable aluminium. Agronomy Journal 59:415-418., 1967.
34. FOY, C.D.; ARMIGER, W.H.; FLEMING, A.L. & BURNS, G.R. Characterization of differential aluminium tolerance among varieties of wheat and barley. Soil Sci.Soc. Amer.Proc. 31:513-521, 1967.
35. FOY, C.D.; FLEMING, A.L. & GERLOFF, G.C. Differential aluminium tolerance in two snap bean varieties. Agronomy Journal 64:815-818, 1972.
36. FOY, C.D.; GERLOFF, G.C. & GABELMAN, W.H. Differential effects of aluminium on the vegetative growth of tomato cultivars in acid soil and nutrient solution. J.Am.Soc.Hort.Sci. 98:427-432, 1973.
37. FOY, C.D.; LAFEVER, H.N.; SCHWARTZ, J.W. & FLEMING, A.L. Aluminium tolerance of wheat cultivars related to region of origin. Agronomy Journal 66:751-758, 1974.
38. FOY, C.D.; ORELLANA, R.G.; SCHWARTZ, J.W. & FLEMING, A.L. Responses of sunflower genotypes to aluminium in acid soil and nutrient solution. Agronomy Journal 66:293-296, 1974.
39. FOY, C.D.; CHANEY, R.L.; WHITE, M.C. The physiology of metal toxicity in plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 29:511-566, 1978.

40. FOX, R.M. Soil pH, Al saturation, and corn grain yield. Soil Science 127:330-334, 1979.
41. GARCIA Jr., O. Avaliação e análise genética da resposta de milho ao alumínio. Tese MS. UNICAMP-Campinas, SP., 1979. 53p.
42. GARGANTINI, H.; COELHO, F.A.S.; VERLENGIA, F. & SOARES, E. Levantamento de fertilidade dos solos do Estado de São Paulo. Secretaria de Agricultura do Estado de São Paulo, Instituto Agronômico, 1970. 32p.
43. GERRIER, G. Adsorption des elements minéraux en presence d'aluminium. Plant and Soil 51:275-278, 1979.
44. GOODLAND, R. Oligotrofismo e alumínio no cerrado. FERREI, M.G. III. Simpósio sobre o cerrado. Ed. Edgard Blucher Ltda. EDUSP. SP., 1971. 239p. (p 44-60).
45. GREENLEAF, W.H. & ADAMS, F. Genetic control of blossom-end rot disease in tomatoes through calcium metabolism. J.Amer.Soc.Hort.Sci. 94:248-250, 1969.
46. HANSON, W.D. & Kamprath, E.J. Selection for aluminium tolerance in soybeans based on seedling - root growth. Agronomy Journal 71:581-586, 1976.
47. HENNING, S.J. Aluminium toxicity in the primary meristun of wheat roots. A PhD thesis. Oregon State

University, 1975. 118p.

48. HOWELER, R.H. & CADAVIDAD, L.F. Screening of rice cultivars for tolerance to Al-toxicity in nutrient solutions as compared with a field screening method. *Agronomy Journal* 68:551-555, 1976.
49. JONES, L.H. Aluminium uptake and toxicity in plants. *Plant and Soil* 13:297-311, 1961.
50. KERRIDGE, P.C. & KRONSTAD, W.E. Evidence of genetic resistance to Al toxicity in wheat (Triticum aestivum). *Agronomy Journal* 60:710-711, 1968.
51. KESER, M.; NEUBAUER, B.F. & HUTCHINSON, F.E. Influence of aluminium ions on developmental morphology of sugarbeet roots. *Agronomy Journal* 67:84-85, 1975.
52. KLIMASHEWSKY, E.L. & BERNADSKAYA, M.L. The activity of ATP-ase and acid phosphatase in the root growth zones of two pea varieties with different tolerance to toxic Al-ions. Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, Siberian Branch of URSS Academy of Sciences. Irkutsk, 1973 5p. (em russo com resumo em inglês).
53. KLIMASHEWSKY, E.L.; MARKOWA, I.A.; ZIABKYNA, S.H. & ZYENENKO, G.K. Absorption and localization of aluminum in the root tissues of different varieties of pea. Academia de Ciências da Ucrânia - URSS. Instituto de Fisiologia Vegetal, Kiev., 1975. 6p. (em

russo com resumo em inglês).

54. KLIMASHEWSKY, E.L. & DEDOW, W.M. Localization of growth-inhibiting action of aluminum ions in elongating cell walls. Institute of Plant Physiology and Biochemistry, Siberian Branch of URSS Academy of Sciences. Irkutsk, 1975. 8p. (em russo com resumo em inglês).
55. KLIMASHEWSKY, E.L.; MARKOWA, A. & SABINOWA, R.N. Sobre a natureza da especificidade genotípica da resistência das plantas ao Al. Academia Nacional de Ciências Agrônômicas. Conferência de Wasrnill, 1978. 4p. (em russo).
56. LAFEVER, H.N.; CAMPBELL, L.G. & FOY, C.D. Differential response of wheat cultivars to Al. Agronomy Journal 69:563-568, 1977.
57. LAFEVER, H. N.; CAMPBELL, L. G. Inheritance of aluminum tolerance in wheat. Can. J. Genet. Cytol. 20:355-364, 1978.
58. MAKMUR, A.; GERLOFF, G.C. & GABELMAN, W.H. Physiology an inheritance of efficiency in potassium utilization in tomatoes growth under potassium stress. J. Amer.Soc.Hort.Sci. 103:545-549, 1978.
59. MATHER, K. Statistical analysis in biology. Methuen Co. London, 1946.

60. MATHER, K. Biometrical Genetics. Methuen Co., London, 1949.
61. MATHER, K. & JINKS. Biometrical Genetics. Chapman and Hall Ltd. 2^o ed. 1971.
62. MATSUMOTO, H.; HIRASAWA, E.; TORIKAI, H. & TAKAHASHI, E. Localization of absorbed aluminum in pea root and its binding to nuclei acids. Plant & Cell Phy. 17:127-137, 1976.
63. MATSUMOTO, H.; MORIMURA, S. & TAKAHASHI, E. Less involvement of pectin in the precipitation of aluminum in pea root. Plant & Cell Physiol. 18:325-335, 1977.
64. MATSUMOTO, H.; MORIMURA, S. & TAKAHASHI, E. Binding of aluminum to DNA of DNP in pea root nuclei. Plant & Cell Physiol. 18:987-993, 1977.
65. MATSUMOTO, H. & HIRASAWA, E. Less involvement of phosphorus deficiency in the inhibition of root elongation of pea seedlings by aluminum. Soil Sci.Plant Nutrit. 25:93-101, 1979.
66. MEREDITH, C.P. Response of cultured tomato cells to aluminum. Plant Science Letters 12:17-24, 1978.
67. MEREDITH, C.P. Selection and characterization of aluminum resistant variants from tomato cell cultures. Plant Science Letters 12:25-34, 1978.

68. MORIMURA, S. & MATSUMOTO, H. Effect of aluminum on some properties and template activity of purified pea DNA. *Plant & Cell Physiol.* 19:429-436, 1978.
69. MORIMURA, S.; TAKAHASHI, E. & MATSUMOTO, H. Association of aluminum with nuclei and inhibition of cell division in onion (Allium cepa) roots. *Z. Pflanzenphysiol. Bd.* 88:395-401, 1978.
70. NAIDOO, G.; STEWART, J.McD. & LEWIS, R.J. Accumulation sites of Al in snap bean and cotton roots. *Agronomy Journal* 70:489-492, 1978.
71. OLIVEIRA, J.B. & ROTTA, C.C. Levantamento pedológico detalhado da Estação Experimental de Limeira, SP. *Bragantia* 32:1-60, 1973.
72. OUELLETTE, G.J. & DESSUREAUX, L. Chemical composition of alfalfa as related to degree of tolerance to manganese and aluminum. *Can.J.Plant Sci.* 38:206-214, 1958.
73. OWEN, E.J.B.; SUAREZ, J.H. & SANCHEZ, L.F.S. Efecto del aluminio en el desarrollo del algodónero (Gossypium hirsutum L.) en el Departamento de Meta. *Revista ICA - Bogota (Colombia)* 13(2):229-237, 1978.
74. POLLE, E.; KONZAK, C.F. & KITTRICK, J.A. Visual detection of aluminum tolerance levels in wheat by hematoxylin staining of seedling roots. *Crop. Sci.* 18:823-827, 1978.

75. POPINIGIS, F. Fisiologia da semente. AGIPLAN - BID Ministério da Agricultura, 1977. 290p
76. RAMAKRISNAN, P.S. Nutritional requirements of the edaphic ecotypes in Melilotus alba. II. Aluminum and manganese. *New Phytol.* 67:301-308, 1968.
77. RASMUSSEN, H.P. Entry and distribution of aluminium in Zea maiz. *Planta* 81:28-37, 1968.
78. RAUSER, W.E. & CURVETTO, N.R. Metallothionein occurs in roots of Agrostis tolerant to excess copper. *Nature* 287:563-564, 1980.
79. REID, D.A.; JONES, G.D.; ARMIGER, W.H.; FOY, C.D.; KOCH, E.J. & STARLING, T.M. Differential aluminum tolerance of winter barley varieties and selections in associated greenhouse and field experiments. *Agronomy Journal* 61: 218-222, 1969.
80. REID, D.A. Genetic control of reaction to aluminium in winter barley. *Barley Genetics II. Proc.Ind.Inter. Barley Genetics Symp.* p. 409-413, 1970.
81. 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. *Agronomy Journal* 63:600-603, 1971.

82. REID, D.A.; SLOOTMAKER, L.A.J.; STOLEN, O. & CRADDOCK, J.C. Registration of Barley Composite Cross XXXIV. *Crop Science* 20:416-417, 1980.
83. RHUE, R.D. The time-concentration interaction of Al toxicity in wheat root maristems. A PhD thesis. Oregon State University, 1976. 124p.
84. RHUE, R.D.; GROGAN, C.D.; STOCKMEYER, E.N. & EVERETT, H.L. Genetic control of aluminum tolerance in corn. *Crop. Science* 18:1063-1067, 1978.
85. RICK, C.M. The tomato. *Scientific American* 239(2): 76-87, 1978.
86. RORISON, I.H.; SUTTON, C.D. & HALLSWORTH, E.G. The effects of climatic conditions of aluminum and manganese toxicities, in HALLSWORTH, E.G. (Ed.). *Nutrition of the legumes*. Butterworth Sci.Publ. London p. 62-68, 1958.
87. ROWE, K.E. & ALEXANDER, W.L. Computations for estimating the genetic parameters in joint-scaling tests. *Crop. Science* 20:109-110, 1980.
88. SAMPSON, M.; CLARKSON, D.T. & DAVIES, D.D. DNA synthesis in aluminum treated roots of barley. *Science* 148:1476-1477, 1965.
89. SEGALLEN, P. L'aluminum dans les sols. *Initiations* -

Documentations Techniques n° 22. ORSTOM - Paris, 1973. 278p.

90. SERVIÇO NACIONAL DE PESQUISAS AGRONÔMICAS. Levantamento de reconhecimento dos solos do Estado de São Paulo. Boletim n° 12. Ministério da Agricultura. Centro Nacional de Ensino e Pesquisas Agronômicas. Rio de Janeiro, 1960. 634p.
91. SHEAR, C.B. Calcium-related disorders of fruits and vegetables. HortScience 10:361-365, 1975.
92. SIROVER, M.A. & LOEB, L.A. Infidelity of DNA synthesis in vitro: screening for potential metal mutagens or carcinogenous. Science 194(4272):1434-1436, 1976.
93. STOLEN, O. Breeding for pH tolerance in barley. Royal Veterinary and Agricultural University. Copenhagen - Denmark. Yearbook 1973. p. 1-13.
94. STOLEN, O. & ANDERSEN, S. Inheritance of tolerance to low soil pH in barley. Hereditas 88(1):101-105, 1978.
95. VICKERS, J.C. & ZAK, J.M. Effects of pH, P and Al on the growth and chemical composition of crownvetch. Agronomy Journal 70:248-751, 1978.
96. VOSE, P.B. & RANDALL, P.J. Resistance to aluminum and manganese toxicities in plants related to variety

and cation-exchange capacity. *Nature* 196(4849):
85-86, 1962.

97. WALL, J.R. & ANDRUS, C.F. The inheritance and physiology of boron response in the tomato. *Am. J. Botany* 49:758-762, 1962.

98. WALTER, J.M. Hereditary resistance to disease in tomato. *Ann. Review of Phytopathology* 5:131-162, 1967.