

. Este exemplar corresponde à redação final
da Tese defendida pelo candidato Alberto
José Prioli aprovada pela Comissão
Julgadora.

ANÁLISE GENÉTICA DA TOLERÂNCIA À TOXIDEZ DO ALUMÍNIO
EM MILHO (Zea mays L.).

Campi 08/07/87
Alberto José Prioli

ALBERTO JOSÉ PRIOLI

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual
de Campinas para a obtenção do tí-
tulo de Doutor em Ciências.

Orientador: William José da Silva

Campinas

1987

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

A minha esposa SÔNIA.

A meus filhos DANIEL e RENATO.

AGRADECIMENTOS

Ao Professor William José da Silva, pela orientação segura e competente que sua experiência e visão crítica da Ciência propiciaram, pelo estímulo e apoio, vitais para minha formação profissional, pela amizade e convivência que me permitiram reconhecê-lo como um referencial humanitário, pela confiança depositada.

A minha esposa Sônia Maria Alves Pinto Prioli, pelo incentivo e apoio, pela colaboração constante, pela compreensão demonstrada sempre que o trabalho exigiu afastamentos temporários do convívio familiar.

A Universidade Estadual de Maringá e à Universidade Estadual de Campinas, pela oportunidade de realização do Curso.

Aos Professores do Curso, pelos ensinamentos.

A Laudemir Maria Prioli, pelo apoio, estímulo e sugestões.

Ao Professor Paulo Arruda, pela colaboração, pela leitura do texto e pelas sugestões.

Ao Dr. Pedro Roberto Furlani, pelo interesse com que acompanhou o desenvolvimento deste trabalho e pelas valiosas sugestões.

A SEMENTES CARGILL LTDA, pela permissão de realização de ensaios de campo em suas Estações Experimentais.

Aos pesquisadores Delmo Diogo Rodrigues e Walter Luiz Trevisan, pelo interesse com que acompanharam o trabalho, pela colaboração na condução de ensaios de campo nas Estações Experimentais da SEMENTES CARGILL LTDA, pela leitura do texto, pelas sugestões.

Ao Professor Roland Vencovsky, pela leitura do texto e pelas sugestões.

Ao Professor Carlos Eduardo de Oliveira Camargo, pela leitura do texto e pelas sugestões.

Ao Biólogo João Batista Rosolen, pela colaboração decisiva na manutenção das sementes e nos ensaios de campo, pela amizade.

Aos colegas do Curso, pela convivência e amizade.

A Laudimara Inês Prioli, pelas valiosas sugestões.

A todos os funcionários do Laboratório de Genética de Milho da UNICAMP, pelo apoio que possibilitou a execução deste trabalho.

Aos colegas do Departamento de Biologia da Universidade Estadual de Maringá, pelo estímulo, apoio e sugestões.

E a todos que, direta ou indiretamente, contribuíram para a realização deste trabalho.

CONTEÚDO

	Página
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	8
2.1. O alumínio no solo.....	8
2.2. Efeitos do alumínio na planta.....	11
2.3. Possíveis mecanismos fisiológicos da tolerância de plantas ao alumínio.....	14
2.3.1. Exclusão do alumínio pela membrana celular.....	15
2.3.2. Absorção de nutrientes.....	16
2.3.3. Metabolismo do fósforo.....	18
2.3.4. Alterações de pH induzidas pela planta.....	19
2.3.5. Complexação do alumínio por compostos orgânicos.....	20
2.3.6. Capacidade de troca catiônica das raízes.....	22
2.3.7. Atividades de fosfatases nas raízes..	23
2.4. Técnicas e critérios para avaliação da tolerância ao alumínio em plantas.....	24
2.5. Herança da tolerância ao alumínio em plantas	26

3. MATERIAL E MÉTODOS	30
3.1. Germoplasma de milho.....	30
3.1.1. Linhagens homozigóticas.....	30
3.1.2. Síntese de progênies.....	30
3.2. Experimentos em solução nutritiva.....	31
3.2.1. Germinação de sementes.....	31
3.2.2. Câmara de crescimento.....	32
3.2.3. Solução nutritiva salina.....	33
3.2.4. Variáveis avaliadas em solução nutri- tiva.....	35
3.3. Estudos realizados.....	36
3.3.1. Resposta de linhagens de milho à tox <i>id</i> dez do alumínio.....	36
3.3.2. Estudo da distribuição de frequência de CLR e CRR de plântulas em gerações F ₂ de quatro cruzamentos entre linha- gens tolerantes e sensíveis, em cinco níveis de alumínio.....	38
3.3.3. Análise de SDS-PAGE de radículas de plântulas de uma linhagem sensível e uma tolerante, na presença e ausência de alumínio.....	39
3.3.4. Avaliação de linhagens e híbridos F ₁ 's em solução nutritiva, com dez níveis	

de alumínio.....	40
3.3.5. Análise do cruzamento dialélico de <u>li</u> nhagens homozigóticas de milho, tole- rantes e sensíveis ao alumínio.....	41
3.3.6. Avaliação, em ensaio de campo, de um dialelo de seis linhagens de milho, sem os cruzamentos recíprocos.....	51
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	66
4.1. Resposta de linhagens de milho à toxidez do alumínio.....	66
4.2. Estudo da distribuição de frequência de CLR e CRR de plântulas em gerações F ₂ de quatro cruzamentos entre linhagens tolerantes e <u>sen</u> síveis, em cinco níveis de alumínio.....	72
4.3. Análise de SDS-PAGE de radículas de plântu- las de uma linhagem sensível e uma tolerante, na presença e ausência de alumínio.....	84
4.4. Avaliação de linhagens e híbridos F ₁ 's em so- lução nutritiva com dez níveis de alumínio..	87
4.5. Análise do cruzamento dialélico de linhagens homozigóticas de milho, tolerantes e sensí- veis ao alumínio.....	100

4.6. Avaliação, em ensaio de campo, dos híbridos F ₁ 's de um dialelo de seis linhagens de milho, tolerantes e sensíveis, sem os cruzamentos recíprocos.....	141
4.7. Discussão geral.....	151
5. CONCLUSÕES	160
6. RESUMO	163
7. SUMMARY	167
8. LITERATURA CITADA	171

LISTA DE QUADROS

QUADRO		Página
01	Composição da solução nutritiva salina usada para o desenvolvimento de plântulas de milho..	34
02	Análise de variância da tabela dialética completa pelo método de Hayman.....	49
03	Análise de variância das estimativas de W_r e V_r para o cruzamento dialético.....	53
04	Análise de variância para avaliar a estabilidade dos efeitos genéticos aditivo, de dominância e epistasia.....	60
05	Análise de variância do comprimento líquido da radícula (CLR) e comprimento relativo da radícula (CRR), em cm, em plântulas de trinta linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, com zero e 4,5 μg Al^{3+}/ml , no delineamento em blocos completos casualizados, com parcelas subdivididas, com 4 repetições. (CAMPINAS, 1983/84).....	67
06	Médias do comprimento líquido (CLR), comprimento relativo (CRR) e porcentagem de redução (%R), na presença de Al^{3+} , da radícula de plântulas de trinta linhagens de milho de endosperma dente (D) e endosperma flint (F), desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, com zero e 4,5 μg Al^{3+}/ml , no delineamento em blocos casualizados com parcelas subdivididas, com quatro repetições. (CAMPINAS, 1983/84)	69
07	Coefficientes de correlação simples entre as variáveis: comprimento líquido (CLR), comprimento relativo (CRR) e porcentagem de redução (%R), na presença de Al^{3+} , da radícula de plântulas de trinta linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em zero e 4,5 μg Al^{3+}/ml . (CAMPINAS, 1983/84)....	70

QUADRO

Página

- | | | |
|----|--|-----|
| 08 | Ajustamento à distribuição normal das distribuições de frequências do comprimento líquido da radícula (CLR) e comprimento relativo da radícula (CRR) de plântulas de quatro gerações F_2 de cruzamentos entre linhagens de milho tolerantes e sensíveis, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1983/84)..... | 83 |
| 09 | Análise de variância do comprimento da radícula (CLR) de plântulas de seis linhagens de milho e de seus híbridos F_1 's, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em dez níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1983/84)..... | 88 |
| 10 | Médias de níveis de alumínio, dentro de genótipos, do comprimento líquido da radícula (CLR) de plântulas de seis linhagens de milho e de seus híbridos F_1 's, desenvolvidas durante sete dias em dez níveis de Al^{3+} , em solução nutritiva, no delineamento em blocos casualizados com três repetições e com parcelas subdivididas. (CAMPINAS, 1983/84)..... | 90 |
| 11 | Coeficientes de correlação simples e regressões lineares do comprimento líquido da radícula de plântulas de seis linhagens de milho e de seus híbridos F_1 's (o híbrido L903 x Ast 86-4 não foi incluído), desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em dez níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1983/84)..... | 98 |
| 12 | Análise conjunta de variância quanto à estabilidade dos efeitos de dominância e epistasia, para o comprimento da radícula de plântulas de um dialelo completo, incluindo os cruzamentos recíprocos, de seis linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1984/85)..... | 101 |
| 13 | Análise de variância do comprimento líquido da radícula (cm) de plântulas de seis linhagens | |

QUADRO

Página

	de milho e de seus híbridos F_1 's, incluindo os cruzamentos recíprocos, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1984/85).....	103
14	Médias do comprimento líquido da radícula (cm) de plântulas de seis linhagens de milho e de seus híbridos F_1 's, incluindo os recíprocos, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio, no delineamento em blocos completos casualizados, com três repetições. (CAMPINAS, 1984/85).....	104
15	Análise de variância, pelo método de Griffing, do comprimento da radícula (cm) de plântulas de seis linhagens e de seus híbridos F_1 's, incluindo os cruzamentos recíprocos, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, no delineamento em blocos completos casualizados, em cinco níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1984/85).....	106
16	Estimativas dos efeitos da Capacidade Geral de Combinação ($\hat{g}_i$) para o comprimento líquido da radícula de plântulas de um cruzamento dialélico de seis linhagens de milho, incluindo os cruzamentos recíprocos, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1984/85).....	107
17	Estimativas dos efeitos da Capacidade Específica de Combinação ($\hat{s}_{ij}$) para o comprimento líquido da radícula de plântulas de um dialelo de seis linhagens de milho, incluindo os cruzamentos recíprocos, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva sem alumínio. (CAMPINAS, 1984/85).....	109
18	Estimativas dos efeitos da Capacidade Específica de Combinação ($\hat{s}_{ij}$) para o comprimento líquido da radícula de plântulas de um dialelo de seis linhagens de milho, incluindo os cruzamentos recíprocos, desenvolvidas durante se-	

QUADRO

Página

	te dias em solução nutritiva com 2,25 ug Al^{3+} /ml. (CAMPINAS, 1984/85).....	110
19	Estimativas dos efeitos da Capacidade Específica de Combinação ($\hat{S}_{ij}$) para o comprimento líquido da radícula de plântulas de um dialelo de seis linhagens de milho, incluindo os cruzamentos recíprocos, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva com 4,5 ug Al^{3+} /ml. (CAMPINAS, 1984/85).....	111
20	Estimativas dos efeitos da Capacidade Específica de Combinação ($\hat{S}_{ij}$) para o comprimento líquido da radícula de plântulas de um dialelo de seis linhagens de milho, incluindo os cruzamentos recíprocos, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva com 6,75 ug Al^{3+} /ml. (CAMPINAS, 1984/85).....	112
21	Estimativas dos efeitos da Capacidade Específica de Combinação ($\hat{S}_{ij}$) para o comprimento líquido da radícula de plântulas de um dialelo de seis linhagens de milho, incluindo os cruzamentos recíprocos, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva com 9,0 ug Al^{3+} /ml. (CAMPINAS, 1984/85).....	113
22	Estimativas dos efeitos recíprocos ($\hat{r}_{ij}$) para o comprimento líquido da radícula de plântulas de um dialelo de seis linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva sem alumínio. (CAMPINAS, 1984/85).....	115
23	Estimativas dos efeitos recíprocos ($\hat{r}_{ij}$) para o comprimento líquido da radícula de plântulas de um dialelo de seis linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva com 2,25 ug Al^{3+} /ml. (CAMPINAS, 1984/85).	116
24	Estimativas dos efeitos recíprocos ($\hat{r}_{ij}$) para o comprimento líquido da radícula de plântulas de um dialelo de seis linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutri	

QUADRO

Página

	tiva com 4,5 ug Al^{3+} /ml. (CAMPINAS, 1984/85)..	117
25	Estimativas dos efeitos recíprocos ($\hat{r}_{ij}$) para o comprimento líquido da radícula de plântulas de um dialelo de seis linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva com 6,75 ug Al^{3+} /ml. (CAMPINAS, 1984/85).	118
26	Estimativas dos efeitos recíprocos ($\hat{r}_{ij}$) para o comprimento líquido da radícula de plântulas de um dialelo de seis linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva com 9,0 ug Al^{3+} /ml. (CAMPINAS, 1984/85)..	119
27	Estimativas de V_R , W_R , W_R+V_R e W_R-V_R , baseadas nas médias de três repetições, do comprimento líquido da radícula de plântulas de dialelos, incluindo os recíprocos, com seis e cinco linhagens de milho, desenvolvidas em solução nutritiva sem alumínio. (CAMPINAS, 1984/85).....	120
28	Estimativas de V_R , W_R , W_R+V_R e W_R-V_R , baseadas nas médias de três repetições, do comprimento líquido da radícula de plântulas de dialelos, incluindo os recíprocos, com seis linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva com 2,25 ug Al^{3+} /ml. (CAMPINAS, 1984/85).....	121
29	Estimativas de V_R , W_R , W_R+V_R e W_R-V_R , baseadas nas médias de três repetições, do comprimento líquido da radícula de plântulas de dialelos, incluindo os recíprocos, com seis e cinco linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva com 4,5 ug Al^{3+} /ml. (CAMPINAS, 1984/85).....	122
30	Estimativas de V_R , W_R , W_R+V_R e W_R-V_R , baseadas nas médias de três repetições, do comprimento líquido da radícula de plântulas do dialelo, incluindo os recíprocos, de seis linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva com 6,75 ug Al^{3+} /ml. (CAMPINAS, 1984/85).....	123

QUADRO

Página

- 31 Estimativas de V_r , W_r , W_r+V_r e W_r-V_r , baseadas nas médias de três repetições, do comprimento líquido da radícula de plântulas do dialelo, incluindo os recíprocos, de seis linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva com 9,0 ug Al^{3+} /ml. (CAMPINAS, 1984/85)..... 124
- 32 Valores estimados dos parâmetros V_p , $\bar{V}_r$, $\bar{W}_r$ e $V_{\bar{r}}$ para o comprimento líquido da radícula de plântulas do dialelo de seis linhagens de milho, incluindo os cruzamentos recíprocos, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1984/85)..... 125
- 33 Valores estimados dos parâmetros V_p , $\bar{V}_r$, $\bar{W}_r$ e $V_{\bar{r}}$ para o comprimento líquido da radícula de plântulas do dialelo, incluindo os recíprocos, de seis linhagens de milho, em escala logarítmica (2,25; 6,75 e 9,0 ug Al^{3+} /ml), e cinco linhagens em medida direta (zero e 4,5 ug Al^{3+} /ml), desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva. (CAMPINAS, 1984/85)..... 126
- 34 Análise de variância das estimativas de W_r e V_r , obtidas pelo método de Jinks-Hayman, do comprimento líquido da radícula de plântulas de um dialelo, incluindo os recíprocos, de seis linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1984/85)..... 127
- 35 Análise de variância das estimativas de W_r e V_r , obtidas pelo método de Jinks-Hayman, do comprimento líquido da radícula de plântulas de um dialelo, incluindo os recíprocos, de cinco linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1984/85)..... 128
- 36 Análise de variância das estimativas de W_r e V_r , obtidas pelo método de Jinks-Hayman, do

QUADRO

Página

	comprimento líquido da radícula, em escala logarítmica, de plântulas do dialelo, incluindo os recíprocos, de seis linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1984/85).....	129
37	Regressão conjunta das estimativas de W_R e V_R do comprimento líquido da radícula de plântulas do dialelo, incluindo os recíprocos, de seis linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1984/85).....	130
38	Regressão conjunta das estimativas de W_R e V_R do comprimento líquido da radícula de plântulas do dialelo, incluindo os recíprocos, de cinco linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1984/85).....	131
39	Regressão conjunta das estimativas de W_R e V_R do comprimento líquido da radícula, em escala logarítmica, de plântulas do dialelo, incluindo os recíprocos, de seis linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1984/85).....	132
40	Análise de variância de Hayman para o comprimento líquido da radícula de plântulas do dialelo, com os cruzamentos recíprocos, de seis linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio, no delineamento em blocos completos casualizados, com três repetições. (CAMPINAS, 1984/85).....	134
41	Análise de variância de Hayman para o comprimento líquido da radícula de plântulas do dialelo, com os cruzamentos recíprocos, de seis e cinco linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cin-	

QUADRO

Página

	co níveis de alumínio, no delineamento em blocos completos casualizados, com três repetições. (CAMPINAS, 1984/85).....	135
42	Estimativas dos componentes genéticos no modelo Jinks-Hayman, para o comprimento da radícula de plântulas do dialelo, com cruzamentos recíprocos, de seis linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio, no delineamento em blocos completos casualizados, com três repetições. (CAMPINAS, 1984/85).....	138
43	Estimativas dos componentes genéticos no modelo Jinks-Hayman, em medida direta ou escala logarítmica, para o comprimento da radícula de plântulas dos dialelos de seis ou cinco linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio, no delineamento em blocos completos casualizados, com três repetições. (CAMPINAS, 1984/85).....	139
44	Análise de variância de características agronômicas de um conjunto de híbridos F_1 's de um dialelo, sem os cruzamentos recíprocos, de seis linhagens de milho, em solo com 9,7% de saturação de alumínio. (CAMPINAS, 1985/86).....	143
45	Médias de características agronômicas de um conjunto de híbridos F_1 's de um cruzamento dialélico, sem os recíprocos, de seis linhagens de milho. (CAMPINAS, 1985/86).....	144
46	Análise de variância, pelo método de Griffing, de características agronômicas de um conjunto de híbridos F_1 's de um dialelo, sem os cruzamentos recíprocos, de seis linhagens de milho. (CAMPINAS, 1985/86).....	145
47	Estimativas dos efeitos da Capacidade Geral de Combinação ($\hat{g}_1$), de características agronômicas de um conjunto de híbridos F_1 's de um dialelo,	

QUADRO

Página

	sem os cruzamentos recíprocos, de seis linhagens de milho. (CAMPINAS, 1985/86).....	147
48	Estimativas dos efeitos da Capacidade Específica de Combinação ($\hat{S}_{ij}$), para o número de plantas na parcela, de um conjunto de híbridos F_1 's de um dialelo, sem os cruzamentos recíprocos, de seis linhagens de milho. (CAMPINAS, 1985/86)	148
49	Estimativas dos efeitos da Capacidade Específica de Combinação ($\hat{S}_{ij}$), para o número de espigas na parcela, de um conjunto de híbridos F_1 's de um dialelo, sem os cruzamentos recíprocos, de seis linhagens de milho. (CAMPINAS, 1985/86).....	149
50	Estimativas dos efeitos da Capacidade Específica de Combinação ($\hat{S}_{ij}$), para o peso de espigas na parcela, de um conjunto de híbridos F_1 's de um dialelo, sem os cruzamentos recíprocos, de seis linhagens de milho. (CAMPINAS, 1985/86)	150
51	Coeficientes de correlação simples entre características agronômicas mais o comprimento líquido da radícula (CLR) do dialelo de seis linhagens de milho, sem os cruzamentos recíprocos, avaliado em solo com 9,7% de saturação de alumínio e em cinco níveis de alumínio em solução nutritiva. (CAMPINAS, 1985/86).....	156
52	Coeficientes de correlação simples entre a capacidade geral de combinação (cgc) do número de plantas, número de espigas e peso de espigas na parcela, do dialelo de seis linhagens de milho, sem os cruzamentos recíprocos, avaliado em solo com 9,7% de saturação de alumínio, e a cgc do comprimento líquido da radícula (CLR) em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1985/86).....	157

LISTA DE FIGURAS

FIGURA		Página
01	Distribuições de frequências relativas do comprimento líquido da radícula (CLR) de plântulas da geração F_2 do cruzamento das linhagens de milho L910 e L903 (sensível e tolerante, respectivamente), desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio.....	74
02	Distribuições de frequências relativas do comprimento líquido da radícula (CLR) de plântulas da geração F_2 do cruzamento das linhagens de milho L910 e L922 (sensível e tolerante, respectivamente), desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio.....	75
03	Distribuições de frequências relativas do comprimento líquido da radícula (CLR) de plântulas da geração F_2 do cruzamento das linhagens de milho L903 e Ast 86-4 (tolerante e sensível, respectivamente), desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio.....	76
04	Distribuições de frequências relativas do comprimento líquido da radícula (CLR) de plântulas da geração F_2 do cruzamento das linhagens de milho Ast 86-4 e L922 (sensível e tolerante, respectivamente), desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio.....	77
05	Distribuições de frequências relativas do comprimento relativo da radícula (CRR) de plântulas da geração F_2 do cruzamento das linhagens de milho L910 e L903 (sensível e tolerante, respectivamente), desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio.....	78

FIGURA

Página

- 06 Distribuições de frequências relativas do comprimento relativo da radícula (CRR) de plântulas da geração F_2 do cruzamento das linhagens de milho L910 e L922 (sensível e tolerante, respectivamente), desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio..... 79
- 07 Distribuições de frequências relativas do comprimento relativo da radícula (CRR) de plântulas da geração F_2 do cruzamento das linhagens de milho L903 e Ast 86-4 (tolerante e sensível, respectivamente), desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio..... 80
- 08 Distribuições de frequências relativas do comprimento relativo da radícula (CRR) de plântulas da geração F_2 do cruzamento das linhagens de milho Ast 86-4 e L922 (sensível e tolerante, respectivamente), desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio..... 81
- 09 Gráficos das porcentagens de crescimento, em relação ao nível zero, da radícula de plântulas de seis linhagens de milho e de seus híbridos F_1 's (o híbrido L903 x Ast 86-4 não foi incluído), desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva com dez níveis de alumínio. (Linhagens: 1=L16; 2=Ast 86-4; 3=L910; 4=L902; 5=L903; 6=L922)..... 95
- 10 Gráficos da regressão do comprimento líquido da radícula de plântulas de seis linhagens de milho e de seus híbridos F_1 's (o híbrido L903 x Ast 86-4 não foi incluído), desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva com dez níveis de alumínio. (Linhagens: 1=L16; 2=Ast 86-4; 3=L910; 4=L902; 5=L903; 6=L922)..... 99

FIGURA

Página

- 11 Gráficos da regressão (W_r, V_r), para a média de três repetições, em medida direta (a, b, c, d, e, f, h) ou em escala logarítmica (g, i, j), do comprimento líquido da radícula de plântulas de cruzamentos dialélicos, incluindo os recíprocos, de seis linhagens (a, b, c, d, e, g, i, j) e cinco linhagens de milho (f, h) desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio. (Linhagens: 1=L16; 2=Ast 86-4; 3=L910; 4=L902; 5= L903; 6=L922)..... 137

1. INTRODUÇÃO

A lixiviação de bases em solos ácidos nos trópicos úmidos acarreta um aumento da acidez, que por sua vez influencia a retenção de cations e anions trocáveis. Os solos ficam menos férteis e, se não forem manejados adequadamente, tornam-se impróprios para agricultura. No Brasil, os solos sob vegetação de cerrado ocupam cerca de 1,8 milhões de Km², sendo geralmente ácidos e com teores elevados do íon Al³⁺ (LOPES, 1984; SILVA, 1976). Um mapeamento detalhado da distribuição de solos com alta saturação de Al³⁺ no Brasil é apresentado por OLMOS e CAMARGO (1976).

Em solução nutritiva, existindo nutrientes nas formas assimiláveis, o efeito nocivo dos íons H⁺ manifesta-se mais intensamente em valores de pH em torno de 3 ou menos, podendo variar com a espécie vegetal (EPSTEIN, 1975; MELLO et al., 1984). O pH baixo acarreta aumento da permeabilidade das membranas, com a consequente perda de íons previamente absorvidos (MOORE, 1974). A injúria causada pelo íon H⁺ parece ser parcialmente revertida pelo Ca²⁺, que teria a função de regular o transporte iônico seletivo e manter a integridade das membranas (MOORE, 1974). A reação do solo raramente atinge valores inferiores a 4 (MELLO et al., 1984). Conforme RAIJ (1981), a maioria dos solos brasileiros apresenta pH dentro da faixa 4,0-7,5. Por analogia com resultados obtidos em solução nutritiva, no solo deve ser pou-

co expressivo o efeito dos ions H^+ diretamente sobre as plantas. Ao contrário, o efeito prejudicial do pH baixo da solução do solo sobre o desenvolvimento das plantas deve resultar da soma de vários efeitos adversos indiretos (MELLO et al., 1984).

Reconhece-se hoje que o Al^{3+} é um fator limitante para o aproveitamento de solos ácidos para a agricultura (FOY et al., 1978; SILVA, 1976; LOPES, 1984). São vários os mecanismos da toxidez do Al^{3+} nas plantas sensíveis, mas um dos efeitos que se manifesta é a paralisação da divisão celular nas raízes, com o conseqüente desenvolvimento deficiente do sistema radicular. Em decorrência, aumenta a susceptibilidade à seca e diminui a capacidade de utilização de nutrientes do solo (FOY, 1974).

A calagem é uma operação extremamente necessária para a recuperação dos solos ácidos. Em grandes áreas, no entanto, existem dificuldades técnicas e econômicas para a incorporação do calcáreo abaixo da camada arável do solo. Com isso, o sistema radicular das plantas sensíveis só se desenvolve na camada superficial do solo que foi neutralizada. Além desse limite, os problemas de toxidez do Al^{3+} continuam presentes, impedindo que o subsolo seja explorado eficientemente pelo sistema radicular.

Com essas limitações, tem surgido nos últimos anos um grande interesse em se selecionar plantas tolerantes ao alumínio tóxico. As plantas tolerantes devem ser capazes

de evitar a absorção do excesso de Al^{3+} pelas raízes ou, então, desintoxicarem-se após sua absorção (FOY et al., 1978). Mas o alumínio não é o único problema dos solos ácidos. A baixa disponibilidade de nutrientes que ocorre em pH baixo também é um fator limitante. Com a calagem, o pH pode ser elevado até níveis que permitam disponibilidades favoráveis.

Assim sendo, parece que uma combinação das duas alternativas, ou seja, a utilização da técnica da calagem juntamente com o uso de plantas tolerantes, seria a melhor estratégia para tornar mais adequada a resposta das plantas em solos ácidos. A tolerância de plantas ao alumínio, principalmente a doses altas, pode limitar o metabolismo quando as plantas são cultivadas em solos neutros, visando alta produtividade. Indicações nesse sentido foram obtidas para o milho por MAGNAVACA (1982). Se isto for realmente confirmado, a melhor alternativa para se contornar o problema passaria a ser a seleção de plantas tolerantes a doses médias de Al^{3+} em solos previamente corrigidos com calagem. Com isso, não se comprometeria a produtividade em solos de maior fertilidade e a maior uniformidade de performance seria alcançada.

A toxidez do Al^{3+} sobre as plantas pode ser focalizada de duas maneiras distintas. Primeiro, pode-se estudar os desarranjos estruturais e metabólicos causados pelo Al^{3+} nas plantas que não dispõem de um mecanismo de bloqueio desse íon (sensíveis). Geralmente as alterações são múltiplas,

tais como paralisação das divisões celulares nas raízes, engrossamento das raízes e enrolamento de folhas jovens (FOY et al., 1978), dificultando a identificação dos pontos críticos do efeito do Al^{3+} . Uma segunda alternativa seria o estudo do mecanismo fisiológico da tolerância. Aqui, o que se objetiva é o conhecimento da barreira que as plantas tolerantes oferecem ao Al^{3+} , reduzindo ou anulando seus efeitos.

Em muitas espécies tem-se constatado variabilidade genética para tolerância ao alumínio. Isso tem sido claramente evidenciado em trigo (FOY et al., 1965; FOY et al., 1967c), cevada (McLEAN e CHIASSON, 1966; REID et al., 1969, 1971), soja (ARMINGER et al., 1968; SARTAIN e KAMPRATH, 1978), arroz (HOWELER e CADAVID, 1976), sorgo (FURLANI, 1981), milho (RHUE et al., 1978; GARCIA e SILVA, 1979) e outras espécies. Genótipos tolerantes e sensíveis ao Al^{3+} , dentro de uma mesma espécie, acarretam diferenças fisiológicas que têm estimulado muitos pesquisadores a tentar identificar o mecanismo de tolerância. Para tanto, não se faz necessário o conhecimento de todas as anomalias fisiológicas causadas pelo Al^{3+} nas plantas sensíveis. Além disso, o mecanismo de bloqueio da ação do Al^{3+} não precisa, obrigatoriamente, estar relacionado com os passos metabólicos diretamente atingidos em plantas sensíveis. Mecanismos variados têm sido propostos para explicar a tolerância. Há evidências de que diferentes espécies podem tolerar o excesso de Al^{3+} na solução do solo por mecanismos distintos, envolvendo vias bioquímicas diver-

sas (FOY et al., 1978).

Existem na literatura alguns relatos de tentativas de determinação da herança da tolerância ao Al^{3+} em milho. Os resultados desses trabalhos são conflitantes entre si. RHUE et al. (1978), utilizando solução nutritiva, concluíram que uma série alelomórfica múltipla está relacionada com a tolerância, onde os alelos dominantes condicionam a tolerância. Experimentos conduzidos em areia por GARCIA e SILVA (1979) mostraram que a herança é monogênica e que a tolerância é governada pelo alelo dominante. MAGNAVACA (1982) utilizou uma solução nutritiva diferente e registrou evidências de herança quantitativa para a tolerância, com tendência da susceptibilidade ser dominante sobre a tolerância. MIRANDA et al. (1984), com uma solução semelhante à utilizada por MAGNAVACA (1982), concluíram pelo envolvimento de apenas dois locos, com dois alelos cada um. Os alelos dominantes condicionariam a tolerância. Resultados posteriores de SAWAZAKI e FURLANI (1986), com a mesma solução utilizada por MIRANDA et al. (1984), sugerem herança quantitativa para a tolerância ao Al^{3+} .

Do ponto de vista genético, a tolerância poderia ser tanto uma característica de herança complexa ou poligênica quanto de herança simples, envolvendo poucos locos. No primeiro caso, o maior número de locos dificulta a identificação do efeito individual de cada alelo, dada a pequena contribuição de cada um no fenótipo final. Não se pode igno-

rar um terceiro modelo com um grande número de locos associados a um loco de efeito maior que atuaria como gene principal. Este modelo concilia, pelo menos em parte, os resultados encontrados na literatura. O estudo em uma população onde estão presentes os alelos do loco principal para tolerância e sensibilidade ao Al^{3+} levaria, possivelmente, à conclusão de que a herança é simples. Por outro lado, em populações onde houve fixação de um dos alelos do loco principal, mas que continuasse segregando para os genes modificadores, a tolerância pareceria ser herdada quantitativamente. Portanto, a estrutura genética do germoplasma utilizado pode ter influência direta sobre os resultados de estudos do mecanismo de herança da tolerância ao alumínio. Assim, as conclusões devem ser restritas ao material estudado, pois a generalização para outras populações estaria sujeita a erros sérios.

A identificação de um mecanismo genético-fisiológico responsável pela tolerância fica condicionada à existência de um loco, ou poucos, cujo efeito pronunciado possa ser quantificado. Caso contrário, torna-se difícil relacionar cada loco gênico envolvido com um determinado passo metabólico. A aparente contradição existente entre os dados disponíveis não permite que sejam considerados conclusivos, mostrando a necessidade de novas contribuições nessa área. Mas, de qualquer modo, a herança simples foi detectada com diferentes métodos de estudo. Parece existir, portanto, a

possibilidade de se estudar o mecanismo genético-fisiológico da tolerância ao Al^{3+} em milho.

Dai a tentativa, no presente trabalho, de abordar três pontos que se pode considerar fundamentais:

- (1) avaliar genótipos de milho quanto à tolerância à toxidez do Al^{3+} ;
- (2) obter informações mais concretas sobre o tipo de herança da tolerância ao Al^{3+} em milho;
- (3) tentar identificar componentes do mecanismo genético-fisiológico da tolerância ao Al^{3+} presentes no germoplasma estudado.

2. REVISÃO DE LITERATURA

A constatação de que o íon Al^{3+} é um fator limitante da produtividade de plantas cultivadas, além da existência, em muitas espécies, de variabilidade genética suficiente para atenuar o efeito nocivo do alumínio solúvel, tem estimulado um grande volume de pesquisas nessa área. A toxidez desse metal sobre o desenvolvimento de plantas tem sido abordada sob os mais diferentes ângulos.

Assim, há estudos de disponibilidade de alumínio no solo e sua interação com outros íons. Tem-se analisado o impacto do Al^{3+} sobre a fisiologia e estrutura das plantas sensíveis quando presente em concentrações tóxicas, bem como tem-se sugerido prováveis mecanismos de tolerância em diversas plantas. Do ponto de vista genético, há registros de progressos na obtenção de cultivares tolerantes e na compreensão da herança da tolerância em diferentes espécies. Na literatura existem muitas revisões que discutem o tema (CLARK e BROWN, 1980; CLARKSON, 1969; DILLEY *et al.*, 1975; FOY e FLEMING, 1978; FOY *et al.*, 1978; RHUE, 1979).

2.1. O alumínio no solo.

Primariamente, variações no pH da solução do solo implicam em alterações na disponibilidade de nutrientes químicos para as plantas. RAIJ (1981) considera como disponível

a "parte do nutriente que se encontra na solução do solo, juntamente com uma parte do nutriente da fase sólida que pode passar para a solução". Com o abaixamento do pH, diminui a disponibilidade de nutrientes como fósforo, cálcio e outros. Como agravante, aumenta muito a disponibilidade de alumínio e de manganês. Em altas concentrações, esses dois ions causam toxidez às plantas (FOY, 1974, FOY et al., 1978).

No solo ocorrem fenômenos químicos complexos que estão diretamente relacionados com a fertilidade. Nas superfícies das partículas de argila ocorre dissociação de ions H^+ dos grupos OH^- expostos. A neutralização das cargas elétricas se dá pela atração e retenção de cations. Os cations podem ser substituídos por outros, voltando para a solução do solo. Por essa razão, são chamados cations trocáveis. A quantidade total de cations retidos é denominada Capacidade de Troca Catiônica (CTC) e é medida em mequ/100 g de material seco. Nos solos ácidos, a soma dos cations Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , H^+ e Al^{3+} fornecem uma boa estimativa da CTC (MALAVOLTA, 1980; MELLO et al., 1984).

Monômeros e polímeros de Al^{3+} constituem-se em reservas de ions H^+ (acidez potencial), que se dissociam à medida que o pH da solução se eleva (MELLO, et al. 1984). Então, a Soma de Bases Trocáveis (S) é obtida pela subtração da CTC da parte correspondente aos ions H^+ e Al^{3+} . A Porcentagem de Saturação de Bases (V) é calculada pela fórmula

$V=100S/CTC$. Se V for menor que 50%, significa que a maior parte das cargas elétricas das argilas está sendo neutralizada por H^+ e Al^{3+} . A Porcentagem de Saturação de Al^{3+} é medida por

$$(\text{mequ } Al^{3+} \times 100) / \text{mequ } (Al^{3+} + K^+ + Ca^{2+} + Mg^{2+}),$$

conforme MALAVOLTA (1980) e OLMOS e CAMARGO (1976).

A produtividade da maioria das plantas sensíveis ao alumínio é prejudicada por saturação de Al^{3+} acima de 20% (KAMPRATH, 1967, apud LOPES, 1984). De acordo com LOPES (1984), os solos brasileiros sob cerrado apresentam uma amplitude de 1,0 a 89,4% de saturação com Al^{3+} . A mediana é 59,0%, mas 91% desses solos exibem saturação acima de 20%. No caso de solos com pH alto, o Al^{3+} liberado precipita como hidróxido de alumínio, após reação com OH^- ficando, portanto, não disponível. Mas, se a solução do solo for ácida, o Al^{3+} substituído permanece na solução por causa do deficit de OH^- para reagir. A faixa de pH 4,0-5,5 mantém o Al^{3+} na forma solúvel (MELLO et al., 1984). Dessa forma, o Al^{3+} trocável não é causa, mas sim consequência da acidez do solo (RAIJ, 1981).

Os solos podem ser naturalmente ácidos, em função da composição das rochas das quais se originaram. Contudo, práticas culturais podem promover a acidificação do solo, ou seja, a remoção dos cations básicos retidos nas partículas (RAIJ, 1981). A adição de anions ao solo, sem os cations básicos correspondentes, provoca a substituição por H^+ de ca-

tions básicos trocáveis para manter a eletroneutralidade da solução do solo. Se houver percolação de água, os cations serão lixiviados, acidificando o solo.

Entre os fertilizantes, o sulfato de amônia destaca-se como acidificante pela produção de anions NO_3^- e SO_4^{2-} , que causam a saída de cations trocáveis para a solução. Para a neutralização do pH do solo, o carbonato de cálcio (CaCO_3), ou calcáreo, é muito utilizado (calagem). O Ca^{2+} substitui dois H^+ trocáveis que reagem com o CO_3^{2-} para produzir H_2O e CO_2 . Com a elevação do pH, o Al^{3+} que passa para a solução precipita como hidróxido de alumínio, que é uma forma não tóxica.

2.2. Efeitos do alumínio na planta.

Nas plantas, os efeitos detrimenais do alumínio podem ser múltiplos e, muitas vezes, de difícil identificação. Ocorrem distúrbios em diversos processos metabólicos e estruturais da planta (CLARKSON, 1969; FOY, 1974; FOY e FLEMING, 1978; FOY et al., 1978; JONES, 1961). Adicionalmente, fatores ambientais parecem influenciar a intensidade dos efeitos. Por exemplo, no trigo e no algodão os sintomas de toxidez são intensificados por altas temperaturas (KONZAK et al., 1976; MOORE et al. 1976; PEARSON et al. 1970). Plantas mais jovens são, aparentemente, mais sensíveis ao alumínio (THAWORNWONG e VAN DIEST, 1974). RHUE e GROGAN (1976, 1977)

concluíram que o aumento da concentração de cálcio e/ou magnésio diminui as diferenças de tolerância entre linhagens de milho, isto é, diminui a intensidade dos efeitos do alumínio. Esta ocorrência poderia ser explicada por um possível efeito protetor exercido pelo cálcio e pelo magnésio. Mas, o decréscimo da toxidez poderia ser atribuído, pelo menos em parte, ao aumento da concentração salina da solução nutritiva (ALI, 1973). O aumento da concentração salina acarreta um aumento na força iônica da solução nutritiva, diminuindo a atividade do alumínio, que teria seus efeitos atenuados.

Os danos causados pelo alumínio aumentam com a concentração de Al^{3+} na solução. A forma pela qual é fornecido também interfere na intensidade dos danos. Se o alumínio na solução estiver complexado com citrato ou EDTA, não aparecem injúrias (BARTLETT e RIEGO, 1972). Apesar disso, MEREDITH (1978a,b) reportou o sucesso da seleção de variantes tolerantes ao alumínio em culturas de células de tomate. Posteriormente, CONNER e MEREDITH (1985) reconheceram que a toxidez observada nesses experimentos talvez possa ser debilitada ao EDTA e não ao Al^{3+} , como já havia sido sugerido por OJIMA e OHIRA (1983). Assim, nessas condições, a seleção não seria efetiva para tolerância ao alumínio, mas sim para tolerância ao EDTA.

Um resumo dos sintomas da toxidez do alumínio é apresentado por FOY *et al.* (1978). Para algumas espécies, os sintomas foliares são semelhantes aos da deficiência de fós-

foro. Nesse caso, há um atrofiamento generalizado, as folhas tornam-se pequenas e ocorre avermelhamento de caules e nervuras. Diferentemente, em outras espécies o conjunto de sintomas da toxidez confunde-se com deficiência de cálcio, como enrolamento das folhas jovens e morte das pontas de crescimento ou dos pecíolos. Um importante sintoma manifesta-se ao nível do sistema radicular. Nas raízes injuriadas ocorre uma paralisação das divisões celulares no meristema radicular (CLARKSON, 1965; CLARKSON, 1969; CLARKSON e SANDERSON, 1969; KLIMASHEVSKII et al., 1975; SAMPSON et al., 1965), tornando-se grossas, quebradiças e escurecidas (FOY, 1976). Como consequência, há uma redução nas ramificações do sistema radicular, limitando-o à camada superficial do solo. Isso torna a planta menos eficiente na absorção de nutrientes e água e mais sensível ao calor (FLEMING e FOY, 1968; HOWELER e CADAVID, 1976; REID et al., 1969, 1971).

Nas células de raízes de plantas expostas ao alumínio, esse elemento foi localizado com frequência nas paredes celulares e núcleos, aparecendo também associado às mitocôndrias e aos cloroplastos. Em raízes destacadas das espécies Onobrychis sativa (RORISON, 1965) e Hordeum vulgare (CLARKSON, 1967), a maior parte do alumínio absorvido associa-se à pectina das paredes celulares. No entanto, MATSUMOTO et al. (1977a) atribuem a grande quantidade de alumínio na superfície das células das raízes de ervilha à polimerização de monômeros absorvidos, em virtude da elevação do pH

nas raízes. Seus resultados não indicaram associação do alumínio com pectina.

A paralisação das divisões celulares sugere alguma interferência do alumínio junto aos ácidos nucleicos. Já foi evidenciada a associação do alumínio com ácidos nucleicos (CLARKSON, 1969; MATSUMOTO et al., 1976a, 1977b; MORIMURA e MATSUMOTO, 1978; SAMPSON et al., 1965) que, dessa maneira, torna-se estável. A presença do alumínio parece ter consequências sobre a síntese de DNA (MORIMURA e MATSUMOTO, 1978; SAMPSON et al., 1965), que possivelmente não são mais graves pela presença de histonas (MORIMURA e MATSUMOTO, 1978). Mas, mesmo após a complexação, não há alteração na fidelidade de replicação do DNA (SIROVER E LOEB, 1976), isto é, o Al^{3+} não tem atividade mutagênica.

2.3. Possíveis mecanismos fisiológicos da tolerância de plantas ao alumínio.

A tolerância ao Al^{3+} entre plantas da mesma espécie é uma ocorrência frequente, amplamente registrada na literatura. As plantas tolerantes podem diferir quanto ao teor de alumínio que acumulam na parte aérea e três grupos são reconhecidos (FOY, 1974; FOY et al., 1978; HOWELER e CADAVID, 1976; JONES, 1961; MUGWIRA et al., 1976; MATSUMOTO et al., 1976a,b). Um deles inclui as plantas tolerantes que não diferem das sensíveis quanto à concentração de alumínio na parte aérea. Usualmente, o conteúdo de alumínio nas raízes

dessas plantas é menor do que nas sensíveis. Tem sido sugerido um mecanismo de exclusão do Al^{3+} para esse tipo de tolerância. São consideradas, como pertencentes a esse grupo vários cultivares de trigo, cevada, soja e feijão-vagem. Um segundo grupo abrange as plantas tolerantes que apresentam níveis de Al^{3+} mais baixos na parte aérea do que nas raízes. Cultivares de trigo, arroz, centeio e milho são considerados exemplos desse grupo. As plantas acumuladoras de alumínio constituem um terceiro grupo. São tidas como plantas acumuladoras as que contêm mais de 1.000 μg Al^{3+}/g na parte aérea. O chá parece evitar a toxidez do Al^{3+} acumulando o excesso na epiderme das folhas velhas.

Até agora não se tem conhecimento sobre as causas da tolerância diferencial das plantas e diversos mecanismos tem sido propostos para explicá-la (FOY e FLEMING, 1978; FOY et al., 1978; FURLANI, 1981; JONES, 1961; LAFEVER, 1981; RAUSER e CURVETTO, 1980). É possível que a tolerância não possa ser atribuída a apenas um fator fisiológico isolado. Ao contrário, pode resultar de vários processos fisiológicos atuando concomitantemente.

2.3.1. Exclusão do alumínio pela membrana celular.

A maioria das plantas tolerantes não são acumuladoras de alumínio. Portanto, nessas espécies, deve vigorar um mecanismo que impede a penetração do íon dentro da célula

das raízes para posterior translocação para a parte aérea (RHUE, 1979). Tem sido também postulado um mecanismo que prenderia o Al^{3+} seletivamente (RHUE, 1979). CLARKSON (1969) demonstrou que em centeio e Agrostis setacea a tolerância ao Al^{3+} não implica em tolerância a outros cations trivalentes como Ga^{3+} , La^{3+} , Se^{3+} e Yr^{3+} , indicando a seletividade do mecanismo. A permeabilidade diferencial da membrana celular pode contribuir para a exclusão do alumínio do meio intracelular. (ALI, 1973). Para MOORE (1974), o controle monogênico da tolerância em trigo, sugere que o alelo dominante produz uma proteína funcional, componente dos sítios de exclusão. O alelo recessivo não codificaria uma proteína ativa. A membrana celular formada seria incompleta e propiciaria a penetração do Al^{3+} para o interior da célula.

HORST et al. (1982) constataram que a mucilagem depositada na superfície das raízes de "cowpea" (Vigna unguiculata) protege contra a injúria do meristema radicular pelo alumínio. Seus resultados, como reconhecem os próprios autores, não são conclusivos quanto ao envolvimento desse mecanismo na geração de tolerância diferencial ao Al^{3+} .

2.3.2. Absorção de nutrientes.

O alumínio interfere de modo geral na acumulação de macro e micronutrientes na planta, tanto na parte aérea quanto nas raízes. Têm sido identificados, em cultivares da

mesma espécie, possíveis mecanismos de tolerância diferencial ao alumínio envolvendo alguns nutrientes.

A tolerância ao alumínio tem sido, por exemplo, relacionada com o metabolismo do cálcio. Na presença do Al^{3+} , os genótipos tolerantes seriam mais eficientes na absorção e transporte do cálcio do que os sensíveis. No arroz, cultivares tolerantes acumulam mais cálcio do que as sensíveis, tanto na parte aérea quanto nas raízes (HOWELER e CADAVID, 1976). MUGWIRA *et al.* (1976) verificaram que o alumínio tem um efeito depressivo na concentração de cálcio da parte aérea e raízes de variedades de triticales, trigo, centeio e cevada. Todavia, em um mesmo nível de alumínio, não foram encontradas diferenças na concentração de Ca^{2+} entre variedades da mesma espécie.

A utilização de Mg^{2+} pelo milho pode estar relacionada com a tolerância ao alumínio. A linhagem Oh40B, que é eficiente em absorver Mg^{2+} , foi mais sensível ao alumínio do que a linhagem não eficiente B57 (CLARK, 1977). No sorgo, o alumínio diminuiu a concentração de Mg^{2+} na parte aérea e raízes em maior proporção em genótipos tolerantes do que em sensíveis (FURLANI, 1981).

FURLANI (1981) concluiu que a relação entre tolerância ao alumínio e eficiência na absorção, translocação e acúmulo de nutrientes só pode ser estabelecida se os requerimentos críticos de nutrientes forem definidos. Nesse sentido, a abordagem da toxidez do alumínio por esse ângulo pa-

rece ser pouco promissora.

2.3.3. Metabolismo do fósforo.

O alumínio tem sido relacionado com sintomas de deficiência de fósforo, explicada pela fixação na forma de fosfato de alumínio, que é um precipitado insolúvel e, por isso, não disponível para as plantas. A precipitação nas raízes ocorre, principalmente, no espaço livre (CLARKSON, 1966, 1967; KESER et al., 1977; McCORMICK e BORDEN, 1974; RASMUSSEN, 1968; RASMUSSEN et al., 1968). Já foi sugerido que um dos possíveis mecanismos de tolerância ao alumínio seria a capacidade da planta de absorver fósforo na presença de alumínio ou desenvolver-se com baixa disponibilidade de fósforo (CLARK e BROWN, 1974a,b; FOY, 1974; FOY e BROWN, 1964; FOY et al., 1973; FURLANI, 1981; McLEAN e CHIASSON, 1966).

Esse ponto de vista, no entanto, tem sido contestado. MATSUMOTO e HIRASAWA (1979) verificaram que, em ervilha, compostos fosforilados como ATP, ADP e UDPG não decrescem após a inibição do crescimento da raiz pelo Al^{3+} . Além disso, é baixa a correlação entre a distribuição de alumínio e fósforo nas raízes de várias espécies (HUETT e MENARY, 1980). Então, o envolvimento do alumínio com a deficiência de fósforo pode não ser tão importante quanto se imaginava. Antes, as manifestações conhecidas de toxidez decorreriam de

efeitos drásticos do Al^{3+} sobre o metabolismo básico.

2.3.4. Alterações de pH induzidas pela planta.

Uma hipótese explicativa para a tolerância diferencial ao alumínio em plantas, que exerce forte atração sobre os pesquisadores dessa área, é a alteração do pH na zona radicular (FOY et al., 1965, 1978). Plantas que elevam o pH na rizosfera seriam beneficiadas com a insolubilização parcial do Al^{3+} . Algumas cultivares de trigo, cevada, arroz e linhagens de milho elevam o pH de soluções nutritivas, enquanto as sensíveis diminuem ou não alteram o pH (CLARK e BROWN, 1974b; FLEMING, 1983; FOY, 1974; FOY e FLEMING, 1978, 1982; FOY et al., 1967c; HOWELER e CADAVID, 1976; MUGWIRA e PATEL, 1977; TAYLOR e FOY, 1985a,b,c,d).

Há uma tendência à neutralidade elétrica e ao balanço cátion/ânion nos tecidos vegetais (HIATT e LEGGETT, 1974; MOORE, 1974). A absorção excessiva de cations provoca a liberação de OH^- ou HCO_3^- . A forma química do nitrogênio fornecida para a planta influencia o pH da rizosfera (BERNARDO et al., 1984a,b; MARSCHNER et al., 1982). Após a absorção de N-NH_4^+ , o equilíbrio de cargas no interior da célula é atingido com a liberação de H^+ , causando o abaixamento do pH no meio externo. Ao contrário, ocorre liberação de OH^- ou HCO_3^- com a absorção de N-NO_3^- . Utilizando plântulas de milho em meio de cultura sólido, e um indicador de pH, MARSCH-

NER et al. (1982) mostraram claramente a direção de alteração do pH em função da fonte de nitrogênio, ou seja, nitrato ou amônia. A razão $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ na solução nutritiva determina o aumento ou decréscimo do pH (FOY et al., 1978). A proporção $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$ igual a 8:1 proporciona boa estabilidade ao pH da solução (FURLANI, 1981).

Alguns cultivares de trigo seriam tolerantes por causa da capacidade de utilização eficiente de NO_3^- na presença de NH_4^+ , elevando o pH da solução, com a consequente insolubilização do Al^{3+} , tornando-o não tóxico (FOY e FLEMING, 1978). DODGE e HIATT (1972) associaram tolerância e sensibilidade ao Al^{3+} em trigo com absorção diferencial de cátion/ânion. Especificamente, as diferenças residiriam na absorção de NO_3^- . Resultados favoráveis a essa hipótese foram obtidos por TAYLOR e FOY (1985a,b,c,d) em trigo.

2.3.5. Complexação do alumínio por compostos orgânicos.

A quelação do Al^{3+} no interior da célula por metabólitos orgânicos é considerada um importante mecanismo de tolerância em plantas (CLARKSON, 1966; FOY et al., 1978; JONES, 1961). As plantas de cevada sensíveis ao alumínio possuem um sistema tampão baseado predominantemente em ácidos orgânicos (JONES, 1961). O autor atribui a tolerância à quelação do alumínio por ácidos orgânicos que, nessa forma, não interferiria no metabolismo do fósforo. CLARKSON (1966) tam-

bém sugeriu a inativação do Al^{3+} pela complexação com ácidos orgânicos como um sistema de desintoxicação em espécies tolerantes. Essa interpretação é suportada pelos dados de BARTLETT e RIEGO (1972) com Al^{3+} quelado por EDTA, citrato ou extrato de ácido orgânico. O Al^{3+} complexado não provocou os sintomas de toxidez em plântulas de milho. Em uma variedade de milho tolerante, o Al^{3+} diminuiu cerca de 20% o conteúdo de ácido málico e ácido cítrico, enquanto que em outra variedade, considerada sensível, a redução foi superior a 50% (KLIMASHEVSKII e CHERNYSHEVA, 1980).

Em animais, o envolvimento de agentes quelantes proteicos na desintoxicação de metais é bem conhecida (CHERRIAN, 1979). Por causa da propriedade de se ligar especificamente com um metal e do alto conteúdo em aminoácidos sulfurados (principalmente cisteína) essas proteínas são denominadas metalotioneínas. Uma proteína semelhante à Cd-tioneína foi detectada em tomate (BARTOLF et al., 1980), tabaco e repolho (WAGNER e TROTTER, 1982), soja (CASTERLINE e BARNETT, 1982), arroz (KANETA et al., 1983), Agrostis gigantea (RAUSER, 1984a,b) e milho (RAUSER e GLOVER, 1984). Metalotioneína quelante de cobre também foi encontrada em Agrostis (RAUSER, 1984a; RAUSER e CURVETTO, 1980).

Aparentemente, a quelação por metalotioneínas é um importante mecanismo de tolerância a metais, em vegetais. RAUSER e CURVETTO (1980) sugeriram que a tolerância ao Al^{3+} em plantas poderia envolver uma metalotioneína específica.

Tendo em vista a ocorrência generalizada de metalotioneínas para outros metais, essa possibilidade merece atenção.

Os dados de ANIOL (1984) reforçam a hipótese de uma proteína quelante. Indicam, ainda, que a produção dessa proteína é induzível pela exposição ao alumínio em baixas concentrações, tanto em cultivares sensíveis quanto em tolerantes. A eficiência da indução é maior nos cultivares tolerantes. A evidência de que se trata de uma proteína foi obtida pela destruição do mecanismo protetor pela cicloheximida, que inibe a síntese de proteínas em eucariotos. Ligação de proteínas com alumínio já foi descrita em bactérias (AOYAGI *et al.*, 1974, *apud* ANIOL, 1984) e não seria absurdo supor que um mecanismo semelhante pudesse existir em plantas.

2.3.6. Capacidade de troca catiônica das raízes.

VOSE e RANDALL (1962) verificaram que a capacidade de troca catiônica (CTC) é mais alta em raízes de variedades de Lolium tolerantes ao Al^{3+} do que em variedades sensíveis. Pela explicação sugerida pelos autores, as plantas com maior CTC atraem e absorvem cations polivalentes com maior intensidade. Assim, a tolerância derivaria da maior ou menor absorção do Al^{3+} pelas raízes, isto é, da CTC das raízes.

No trigo e cevada, variedades tolerantes apresentaram valores mais baixos de CTC e valores mais altos de pH da solução do que variedades consideradas sensíveis (FOY *et*

al., 1967c). Os experimentos de MUGWIRA e ELGAWHARY (1979) produziram resultados concordantes para o trigo. Variedades tolerantes, com menor CTC, elevaram mais o pH e acumularam menos alumínio nas raízes do que variedades não tolerantes. Para o triticales, porém, não se observou relação tão clara.

Baixa CTC nas raízes não parece ser o mecanismo de tolerância em ervilha (MATSUMOTO et al., 1977a). O alumínio precipitado na superfície de células de raízes de ervilha não está complexado à pectina da parede celular. Como a CTC das raízes é considerada como sendo o número de sítios de troca catiônica dos grupos carboxila da pectina, não poderia ser responsável pela tolerância.

2.3.7. Atividades de fosfatases nas raízes.

Como já foi mencionado, a tolerância ao alumínio em plantas pode estar relacionada com a capacidade de tolerar baixos níveis de fósforo. A atividade de fosfatases nas raízes tem sido utilizada como critério para identificação de genótipos adaptados às condições de baixa disponibilidade de fósforo (McLACHLAN, 1980).

Alguns cultivares de trigo tolerantes têm atividade de fosfatase ácida mais alta do que cultivares sensíveis (FLEMING, 1975, 1979). FURLANI (1981) demonstrou que a atividade de fosfatase da raiz de sorgo diminui em raízes tratadas com alumínio. A depressão da atividade é

maior em genótipos sensíveis ao Al^{3+} . Há indicações do efeito negativo do alumínio sobre a fosforilação de hexoses (CLARKSON, 1966, 1969; RORISON, 1965). No milho, a atividade de fosfatases nas raízes decresce em baixas concentrações de fósforo e é intensificada em altas concentrações (CLARK, 1975b; CLARK e BROWN, 1974b). Por outro lado, o efeito depressivo do alumínio sobre as atividades da fosfatase ácida e ATPase não foi confirmado, em raiz de ervilha, por KLIMASHEVSKII e BERNATSKAYA (1973).

2.4. Técnicas e critérios para avaliação da tolerância ao alumínio em plantas.

Dentre as várias alternativas metodológicas para estudos da tolerância ao alumínio em plantas, as técnicas de laboratório parecem mais convenientes por permitirem um melhor controle das condições experimentais. A técnica da solução nutritiva tem sido amplamente utilizada na avaliação dos efeitos da toxidez de alumínio em plantas, pois constitui-se em um método rápido, barato e eficiente. São numerosos os relatos de estudos com esta técnica, abrangendo as mais variadas espécies. A solução apresentada por FURLANI (1981) é adequada para essa finalidade por causa do balanço nitrato/amônia que garante a estabilidade do pH, sem necessidades de correções diárias. Aparentemente, há boa correlação entre os resultados de campo e os de laboratório com so-

lução nutritiva (FOY e BROWN, 1964; FOY et al., 1973, 1974a, b; MAGNAVACA, 1982; REID et al., 1971).

Um dos problemas dos estudos da tolerância ao Al^{3+} é o critério a ser adotado para discriminação de genótipos tolerantes e sensíveis. As espécies vegetais podem diferir quanto à parte da planta a ser avaliada para uma estimativa mais segura do grau de tolerância. Nas dicotiledôneas os critérios discriminatórios baseiam-se, frequentemente, no peso seco da parte aérea e das raízes (ARMINGER et al., 1968; FOY e BROWN, 1963; FOY et al., 1967a,b, 1973, 1974a), embora o comprimento da radícula possa ser utilizado em soja (HANSON e KAMPRATH, 1979; SARTAIN e KAMPRATH, 1978) e leucena (*Leucaena leucocephala*) (MALUF et al., 1984). Em gramíneas, os melhores critérios para julgamento da tolerância referem-se a características do sistema radicular, principalmente o comprimento de raízes (FLEMING e FOY, 1968; FURLANI, 1981; GARCIA et al., 1979; HOWELER e CADAVID, 1976; KERRIDGE et al., 1971; MAGNAVACA, 1982; REID, et al., 1969; RHUE e GROGAN, 1976, 1977; RHUE et al., 1978; SILVA e FURLANI, 1976).

No milho ocorre pouca ou nenhuma translocação do Al^{3+} para a parte aérea (CLARK, 1977; MAGNAVACA, 1982; RASMUSSEN, 1968). Essa constatação reforça a conclusão de SILVA e FURLANI (1976) e MAGNAVACA (1982) de que o peso seco da parte aérea de plântulas de milho desenvolvidas na presença de Al^{3+} , em solução nutritiva, não é um bom atributo para es-

tudos de tolerância. Os resultados de SILVA e FURLANI (1976) sugerem que o comprimento da raiz lateral é a característica mais sensível para a indicação da presença de Al^{3+} na solução. Por outro lado, MAGNAVACA (1982) recomenda o comprimento relativo da radícula (comprimento final dividido pelo inicial) como melhor critério para discriminar genótipos de milho, embora o comprimento líquido (final menos inicial) possa ser considerado útil. De qualquer maneira, nessa espécie, parece recomendável que estudos genéticos da tolerância sejam baseados em quantificações do efeito tóxico do Al^{3+} sobre o sistema radicular, no todo ou em parte.

2.5. Herança da tolerância ao alumínio em plantas.

Muitos estudos sobre a hereditariedade da tolerância ao Al^{3+} em plantas já foram realizados. O envolvimento de apenas um loco, com um ou mais alelos de efeito pronunciado sobre a tolerância (gene principal), foi relatado para muitas espécies. Em cevada, a herança monogênica, com o alelo dominante condicionando tolerância foi registrada por REID (1969, 1975). Um gene dominante é responsável pela tolerância da cevada a solos ácidos (STOLEN e ANDERSEN, 1978), mas não ficou claro se é o mesmo gene que condiciona tolerância ao alumínio.

No trigo também foi evidenciado um gene dominante como responsável pela tolerância (KERRIDGE e KRONSTAD,

1968), mas não foi afastada a possibilidade de interferência de genes modificadores na tolerância. Esses resultados, entretanto, não foram confirmados por outros autores. Dois ou mais locos podem estar envolvidos na herança da tolerância em trigo (LAFEVER et al., 1977). LAFEVER e CAMPBELL (1978) concluíram que a sensibilidade seria controlada por um alelo recessivo, mas a tolerância estaria sob controle de vários locos. Dentro da mesma variedade de trigo, o número de locos responsáveis pela tolerância parece variar com a concentração de Al^{3+} (CAMARGO, 1981). De acordo com esse autor, em 6 ug Al^{3+}/ml , dois locos estão atuando, com um alelo dominante para tolerância em cada um deles. No nível 10 ug Al^{3+}/ml , a tolerância seria condicionada pelo alelo dominante de apenas um dos locos.

No arroz, poucos locos, aparentemente, controlam a tolerância (HOWELER e CADAVID, 1976). FURLANI e BASTOS (1986) obtiveram evidências de herança monogênica para a tolerância ao alumínio em sorgo. A análise da tabela dialélica de seis linhagens de sorgo, excluindo os recíprocos, efetuada por BOYE-GONI e MARCARIAN (1985) revelou que a tolerância tem dominância parcial e herdabilidade no sentido amplo de 99% e no sentido restrito de 78%.

Existem na literatura alguns relatos de tentativas de determinação da herança da tolerância ao alumínio em milho. RHUE et al. (1978), em experimento com solução nutritiva, encontraram indicações de herança simples. Os autores

interpretaram a existência de diferentes graus de tolerância como resultante da ação de alelos do mesmo loco. Portanto, a tolerância seria governada por uma série alelomórfica múltipla, onde os alelos para tolerância são dominantes sobre os alelos para sensibilidade. GARCIA e SILVA (1979), utilizando areia lavada e irrigada com solução de alumínio, concluíram que a tolerância é dominante e herdada monogenicamente.

Diferentemente, outros autores obtiveram resultados com milho que não podem ser explicados por herança tão simples. MIRANDA et al., apud MIRANDA et al., 1984, verificaram que, em solução nutritiva, a tolerância é herdada como se fosse condicionada por dois genes dominantes. Os dados de MAGNAVACA (1982) e SAWAZAKI e FURLANI (1986), obtidos em solução nutritiva, sugerem que a tolerância é uma característica herdada quantitativamente, em virtude da distribuição contínua e unimodal do comprimento relativo ou, então, do comprimento líquido da radícula de populações F₂ de cruzamentos de linhagens tolerantes e sensíveis. No experimento de MAGNAVACA (1982) há uma tendência da sensibilidade ser dominante. A herdabilidade estimada por SAWAZAKI e FURLANI (1986) foi alta no sentido restrito e no sentido amplo, isto é, a contribuição da ação gênica aditiva é mais importante do que a ação de dominância. Como acontece com o trigo, no milho não parece haver estabilidade da dominância em um gradiente de concentração de alumínio (PRIOLI e SILVA, 1984).

GALVÃO e SILVA (1978) trataram a tolerância como uma característica quantitativa, estudando plantas da variedade 'Piranão', desenvolvidas em vasos com solo, em casa de vegetação. Para estimativa de componentes genéticos de variância foi usado o "design" I de Comstock e Robison. As características avaliadas foram os pesos secos das raízes e parte aérea e, para as duas, a ação gênica de dominância foi mais importante. A herdabilidade no sentido amplo do peso seco da parte aérea foi 84,5% e no sentido restrito 28,8%, baseadas em médias de progênies. Para o peso seco das raízes, a estimativa da herdabilidade no sentido amplo foi 75,8%, enquanto a herdabilidade no sentido restrito foi tomada como sendo zero. Os autores admitem que o peso seco das raízes não é uma característica apropriada para o estudo da tolerância ao alumínio.

Certamente, existe uma base genética para a tolerância ao Al^{3+} em plantas, como têm demonstrado várias pesquisas realizadas nessa área. Mas, para o milho, nem sempre tem sido possível estabelecer, com segurança, o modo de herança. Assim, em virtude das aparentes contradições na literatura, não se pode considerar elucidada a genética da tolerância ao Al^{3+} em milho.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Germoplasma de milho.

3.1.1. Linhagens homozigóticas.

Foram utilizadas linhagens homozigóticas de milho de endosperma duro (flint) e de endosperma dentado, desenvolvidas pelo Laboratório de Genética de Milho da Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP). Essas linhagens serão listadas e suas origens reveladas à medida em que se descrever a metodologia usada nos vários aspectos estudados.

3.1.2. Síntese de progênes.

As linhagens L 902, L 903 e L 922, de endosperma flint e extraídas da variedade 'Cateto São Simão', são tolerantes ao Al^{3+} . Como genótipos contrastantes, foram estudadas as linhagens L 16, Ast 86-4 e L 910, todas derivadas da variedade sintética dentada 'Asteca Prolífico'.

Através de polinização controlada, as seis linhagens foram cruzadas entre si, duas a duas, nos dois sentidos, para obtenção dos 15 híbridos F_1 's e seus recíprocos. Híbridos F_1 de cada cruzamento foram plantados pareados às linhagens parentais para a produção da geração F_2 e retrocruzamentos, através da autopolinização da F_1 e polinização de plantas F_1 com pólen das linhagens parentais, respectiva-

mente. No mesmo plantio, foram sintetizados novamente os híbridos F_1 's, para que as sementes fossem produzidas nas mesmas condições. A cada ano, produziu-se novo conjunto de sementes de todas as gerações para evitar que o envelhecimento das sementes interferisse nos resultados.

Os plantios para obtenção dos cruzamentos foram feitos na Área Experimental do Laboratório de Genética de Milho da UNICAMP. As sementes foram semeadas em linhas de 10 metros, com espaçamento de 40 cm entre covas e 1 metro entre linhas, recebendo fertilizante na base de 20 Kg de N/ha, 80 Kg de P_2O_5 /ha e 30 Kg de K_2O /ha. Aos 45 dias, recebeu adubação nitrogenada na forma de sulfato de amônia, usando-se 60 Kg de N/ha. Em cada cova foram semeadas 3 sementes, procedendo-se um desbaste aos 40 dias para deixar duas plantas por cova, no máximo.

3.2. Experimentos em solução nutritiva.

Em todos os experimentos, as sementes foram previamente germinadas e, posteriormente, transferidas para a solução. As plântulas foram deixadas na solução por um período de quatro a sete dias, dependendo do experimento.

3.2.1. Germinação de sementes.

Para germinação, as sementes foram enroladas em papel de germinação (GERMITEST) umedecido com água destila-

da. Os rolos de papel com as sementes foram colocados, verticalmente, em vasos plásticos escuros com água destilada no fundo (cerca de 3,0 cm de profundidade). Depois disso, os vasos foram transferidos para câmara com temperatura controlada ($28 \pm 1^\circ\text{C}$).

De modo geral, as linhagens homozigóticas eram deixadas nesse ambiente por três dias para que a radícula atingisse cerca de 3 cm de comprimento. As radículas de híbridos F_1 alcançavam esse comprimento com dois dias de tratamento.

3.2.2. Câmara de crescimento.

Como a toxidez do alumínio parece sofrer influência da temperatura, é recomendável que os experimentos sejam conduzidos em ambiente com temperatura controlada (FOY et al., 1978; KONZAK et al., 1976; MOORE et al., 1976; PEARSON et al., 1970). Todos os experimentos de laboratório, em solução nutritiva ou cultura em areia, foram executados em câmara com temperatura e fotoperíodo controlados. A temperatura foi mantida a $28 \pm 1^\circ\text{C}$ e o fotoperíodo em 8 horas de escuro. A iluminação artificial foi dada por lâmpadas fluorescentes e lâmpadas de tungstênio, numa posição tal que proporcionava $350 \text{ uE.m}^2.\text{cm}^{-1}$ de intensidade luminosa ao nível das plantas.

3.2.3. Solução nutritiva salina.

A solução nutritiva salina utilizada é a mesma apresentada por FURLANI (1981), com pequenas modificações, cuja composição é apresentada no QUADRO 1. As soluções-estoques dos sais são mantidas em congelador e descongeladas apenas no momento da preparação da solução final com água destilada e deionizada, quando também se dissolve o sulfato de potássio e alumínio.

Dada sua composição, a solução sem alumínio apresenta sempre o pH em torno de 4,3. O ajuste inicial para pH 4,0 é feito com HCl 1N. Mas, geralmente, quando adiciona-se alumínio para atingir a concentração 4,5 $\mu\text{g Al}^{3+}/\text{ml}$ ou mais, não se faz necessária a correção inicial do pH.

Depois de preparada, transfere-se a solução para tanques plásticos e coloca-se, em cada tanque, uma placa de isopor perfurada que permanece flutuando. O volume dos tanques variou, dependendo do experimento. Nos orifícios da placa de isopor coloca-se as sementes germinadas, de tal sorte que as radículas fiquem mergulhadas na solução. Em seguida, transfere-se os tanques para a câmara de crescimento e submete-se a solução a aeração forçada contínua para oxigenação. Diariamente, adiciona-se água destilada e deionizada para manter o volume da solução.

Em função do balanço nitrato:amônia (8:1), existente na solução, em todos os experimentos realizados o pH

QUADRO 01. Composição da solução nutritiva salina^{1/} usada para o desenvolvimento de plântulas de milho.

Solução Estoque			Solução Nutritiva Final				
Nome	Sal	g/l	ml Estoque/l	mg Elemento/l		Composição Total	
				Cátion	Anion	Elemento	mg/l uM
Ca	Ca(NO ₃) ₂ .4H ₂ O	270,0	3,0	Ca = 137,5	NO ₃ -N = 96,1	Ca	137,5 3431
	NH ₄ NO ₃	33,8		NH ₄ -N = 17,8	NO ₃ -N = 17,8	K	87,2 2230
K	KCl	18,6	2,2	K = 21,5	Cl = 19,5	Kg	20,3 835
	K ₂ SO ₄	44,0		K = 43,5	SO ₄ -S = 17,8	NO ₃ -N	144,8 10343
	KNO ₃	24,6		K = 21,0	NO ₃ -N = 7,5	NH ₄ -N	17,8 1271
						P	1,0 33
Mg	Mg(NO ₃) ₂ .6H ₂ O	142,4	1,5	Mg = 20,3	NO ₃ -N = 23,4	S	21,5 672
P	KH ₂ PO ₄	17,6	0,25	K = 1,25	H ₂ PO ₄ = 1,0	B	0,25 23
						Cl	20,1 566
Fe	FeSO ₄	24,1	0,7	Fe = 6,2	SO ₄ -S = 3,6	Fe	6,2 111
	EDTA	25,1			EDTA = 17,6	Mn	0,455 8,3
Micro	MnCl ₂ .4H ₂ O	2,34	0,7	Mn = 0,455	Cl = 0,588	Cu	0,036 0,6
	H ₃ BO ₃	2,04			BO ₃ -B = 0,250	Mo	0,072 0,8
	ZnSO ₄ .7H ₂ O	0,88		Zn = 0,140	SO ₄ -S = 0,069	Zn	0,140 2,2
	CuSO ₄ .5H ₂ O	0,20		Cu = 0,036	SO ₄ -S = 0,018	Na	0,35 1,5
	Na ₂ MoO ₄ .2H ₂ O	0,26		Na = 0,035	MoO ₄ -Mo = 0,072	EDTA	17,6 52

^{1/} O pH da solução nutritiva final estabiliza-se em torno de 4,3, necessitando de ajuste para 4,0 com HCl 1N. Com a adição de KAl(SO₄)₂.12H₂O (PM=474,38), o pH tende para 4,0, dispensando o ajuste nas concentrações mais altas de alumínio.

permaneceu estável até o final, com variações para baixo ou para cima menores do que 0,2. Não se fizeram necessárias, portanto, correções de pH durante todo o período de desenvolvimento das plântulas, em nenhum dos experimentos. O tempo de desenvolvimento variou de 4 a 7 dias.

3.2.4. Variáveis avaliadas em solução nutritiva.

Para a avaliação da tolerância foram utilizadas as seguintes medidas, assim definidas:

(a) Comprimento Inicial da Radícula (CIR): comprimento da radícula de cada plântula, medido no momento em que as semente germinadas são transferidas para a solução nutritiva;

(b) Comprimento Final da Radícula (CFR): comprimento da radícula de cada plântula, medido no final do experimento;

(c) Comprimento Líquido da Radícula (CLR): calculado pela subtração do comprimento inicial (CIR) do comprimento final da radícula (CFR), para plântulas individuais;

(d) Comprimento Relativo da Radícula (CRR): resultado da divisão do comprimento final (CFR) pelo comprimento inicial (CIR) da radícula de cada plântula, individualmente.

3.3. Estudos realizados.

3.3.1. Resposta de linhagens de milho à toxidez do alumínio.

Trinta linhagens homozigóticas da coleção do Laboratório de Genética da UNICAMP foram comparadas em solução nutritiva com dois níveis de Al^{3+} (zero e 4,5 ug/ml). Nesse grupo existem linhagens extraídas de populações de origens diferentes, geneticamente divergentes. Desse total, 19 linhagens são flints e 11 são dentadas. Entre as flints, 17 são derivadas da variedade 'Cateto São Simão' (L 13, L 902, L 903, L 908, L 922, L 939, L 944, L 945, L 950, L 961, L 988, L 1003, L 1011, L 1013, L 1019, L 1041 e L 1046) e duas da variedade 'ETO Amarillo' (L 896 e L 920). As linhagens dentadas (Ast 214, Maya V, L 898, L 899, L 901, L 910, L 924, L 937, L 940, L 1004 e L 1037) são oriundas de variedades da raça 'Tuxpeño', tais como 'Asteca Prolífico', 'Maya', 'Piramex' e 'Centralmex'.

A avaliação foi executada em vasos plásticos com capacidade de 12 litros e 150 plântulas por vaso. O delineamento experimental utilizado foi o de blocos completos casualizados com parcelas subdivididas, com cinco plântulas na subparcela e quatro repetições da parcela completa. Cada bloco foi composto por um vaso com zero e um vaso com 4,5 ug Al^{3+} /ml, correspondentes aos níveis do fator alumínio.

Os genótipos foram dispostos aleatoriamente dentro de cada nível de Al^{3+} . As cinco plântulas de um genótipo do nível zero constituem uma subparcela e as cinco plântulas do mesmo tratamento do nível 4,5 $\mu g\ Al^{3+}/ml$ compõem a outra subparcela. A parcela completa compreende as duas subparcelas. Assim, o alumínio foi alocado na parcela e genótipos na subparcela. As variáveis analisadas foram o comprimento líquido (CLR) e o comprimento relativo da radícula (CRR).

O modelo matemático é o que segue:

$$Y_{ijn} = u + r_i + a_j + d_{ij} + g_n + (ag)_{jn} + e_{ijn}$$

onde:

Y_{ijn} = medida da n-ésima linhagem no j-ésimo nível de Al^{3+} na i-ésima repetição;

u = média geral do experimento;

r_i = efeito da i-ésima repetição;

a_j = efeito do j-ésimo nível de Al^{3+} ;

d_{ij} = efeito aleatório associado com o j-ésimo nível de Al^{3+} na i-ésima repetição (erro da parcela);

g_n = efeito da n-ésima linhagem;

$(ag)_{jn}$ = efeito da interação entre o j-ésimo nível de Al^{3+} e a n-ésima linhagem;

e_{ijn} = efeito aleatório associado com a ijn -ésima subparcela (erro da subparcela).

3.3.2. Estudo da distribuição de frequência de CLR e CRR de plântulas em gerações F₂ de quatro cruzamentos entre linhagens tolerantes e sensíveis, em cinco níveis de alumínio.

Gerações F₂ de quatro cruzamentos entre linhagens tolerantes e sensíveis foram avaliadas em solução nutritiva, separadamente, nos níveis zero; 2,25; 4,5; 6,75 e 9,0 ug Al³⁺/ml. Participaram dos cruzamentos as linhagens L 903 e L 922 de endosperma flint, extraídas da variedade 'Cateto São Simão' e as sensíveis L 910 e Ast 86-4 de endosperma dentado, derivadas da variedade sintética 'Asteca Prolífico'.

Entre as linhagens tolerantes disponíveis, a L 922 é a que exibe maior grau de tolerância e a L 903 está entre as de menor expressão da tolerância. Da mesma forma, a linhagem L 910 é uma das linhagens mais sensíveis ao Al³⁺, enquanto a linhagem Ast 86-4 é, entre as consideradas sensíveis, a que menos danos sofre com o Al³⁺. As quatro F₂ analisadas foram obtidas das autofecundações dos F₁'s L 903 x L 910, L 903 x Ast 86-4, L 922 x L 910 e L 922 x Ast 86-4.

Cada geração F₂ foi avaliada em cinco tanques plásticos com capacidade de 35 litros de solução. Cada tanque foi preparado com um nível de Al³⁺ e comportou, no máximo, 466 plântulas. No final do experimento, todavia, o número de plântulas examinadas foi menor, em virtude do descarte das que apresentaram anomalias, como ausência da parte aérea ou ataque severo de fungos na semente.

As radículas das sementes, germinadas da maneira já descrita, foram medidas (comprimento inicial) individualmente, antes da transferência para a solução nutritiva. Após um período de desenvolvimento de sete dias, o comprimento final individual foi medido. Para cada nível, em cada geração F_2 , obteve-se as distribuições de frequências relativas de CLR e CRR. O ajustamento das distribuições de frequências à distribuição normal foi testado pelo teste χ^2 (STEEL e TORRIE, 1980).

3.3.3. Análise de SDS-PAGE de radículas de plântulas de uma linhagem sensível e uma tolerante, na presença e ausência de alumínio.

A linhagem L 16, dentada e oriunda da variedade sintética 'Asteca Prolífico', e a linhagem flint L 922, extraída de 'Cateto São Simão', apresentam respostas extremas ao alumínio. A L 922 é a linhagem que mais tolera o Al^{3+} . Por sua vez, a L 16 é a linhagem com maior sensibilidade a esse metal. Sementes dessas duas linhagens foram germinadas em papel durante três dias, conforme descrição anterior. Quatro tanques plásticos com capacidade de 12 litros foram utilizados, dois deles com solução nutritiva sem alumínio e dois com solução com 4,5 μg Al^{3+}/ml .

De cada linhagem, 150 sementes germinadas foram transferidas para a solução sem alumínio e 150 sementes para a solução com alumínio, de modo que cada tanque contivesse

sementes de apenas uma das linhagens. A solução foi submetida a aeração forçada em câmara de crescimento com temperatura e luz controladas.

Após um período de desenvolvimento de quatro dias, as pontas das radículas com aproximadamente 2 cm foram coletadas e pesadas, separadamente para cada tratamento. A extração das proteínas foi realizada em tampão fosfato (KPO_4) 100 mM, pH 7,0 + 1,0 mM EDTA e 5 mM 2-mercaptoetanol, na proporção 5ml tampão : 1,0 g de radícula. Posteriormente, seguiu-se o procedimento rotineiro para a execução de SDS-PAGE.

3.3.4. Avaliação de linhagens e híbridos F_1 's em solução nutritiva, com dez níveis de alumínio.

Três linhagens homozigóticas de endosperma flint da raça 'Cateto', consideradas tolerantes ao alumínio, L 902, L903 e L 922 e três dentadas sensíveis, L 16, Ast 86-4 e L 910, derivadas da raça 'Tuxpeño', foram cruzadas entre si para obtenção dos híbridos F_1 's, excluindo os cruzamentos recíprocos. O híbrido F_1 (L 903 x Ast 86-4) não foi aproveitado para as análises por causa da suspeita de suas espigas terem sido misturadas com espigas de autofecundações, no momento da colheita. Portanto, os genótipos incluídos no experimento foram as seis linhagens e os outros 14 híbridos F_1 's.

Adotou-se o delineamento em blocos completos casualizados, com parcelas subdivididas. Dez níveis de Al^{3+} (zero; 1,5; 3,0; ...; 13,5 $\mu g/ml$) constituíram as parcelas e os genótipos as subparcelas. O experimento contou com três repetições da parcela completa e sete plântulas na subparcela.

Nesse experimento, as sementes foram germinadas em papel, conforme descrição anterior, durante dois dias, ocasião em que se tomaram as medidas do comprimento da radícula de cada plântula, individualmente (comprimento inicial). As plântulas foram transferidas para solução nutritiva em tanques plásticos com capacidade de 12 litros. Em cada bloco, foram utilizados dez tanques, cada um deles com um nível de Al^{3+} , com a casualização dos genótipos efetuada dentro de cada nível. Após um período de desenvolvimento de sete dias, as radículas foram novamente medidas e calculado o comprimento líquido (CLR) individual. O modelo matemático é o mesmo apresentado no estudo da resposta de linhagens de milho à toxidez do Al^{3+} (item 3.3.1.).

3.3.5. Análise do cruzamento dialélico de linhagens homozigóticas de milho, tolerantes e sensíveis ao alumínio.

Foram utilizadas as linhagens flints tolerantes ao Al^{3+} L 902, L 903 e L 922, extraídas da variedade 'Cateto São Simão' e as linhagens dentadas sensíveis L 16, Ast 86-4 e

L 910, originadas da variedade 'Asteca Prolífico'. Essas seis linhagens foram cruzadas entre si, duas a duas, nas duas direções, para a obtenção dos 15 híbridos F_1 's e seus 15 F_1 's recíprocos. O conjunto das seis linhagens e dos 30 híbridos F_1 foi avaliado em solução nutritiva nos níveis de Al^{3+} zero; 2,25; 4,5; 6,75 e 9,0 ug/ml. Analisou-se o comprimento líquido da radícula (CLR), baseado na média de 10 plântulas na parcela, no delineamento experimental em blocos completos casualizados, com três repetições.

Como as linhagens do dialelo foram deliberadamente incluídas e, portanto, não representam uma amostra casualizada de uma população, os efeitos de genótipos são considerados fixos. A análise de variância da tabela dialélica foi executada conforme o método 1, modelo I de GRIFFING (1956), para capacidade geral de combinação (cgc), capacidade específica de combinação (cec) e efeito recíproco. Outro procedimento de análise dialélica utilizado foi o método desenvolvido por JINKS e HAYMAN (1953).

Para a análise da tabela dialélica de Griffing, os dados foram previamente submetidos a uma análise de variância para avaliação dos efeitos de genótipos sobre CLR. A análise de variância preliminar foi executada de acordo com o modelo:

$$Y_{ijk} = u + g_{ij} + b_k + e_{ijk}$$

onde:

Y_{ijk} = medida do ij -ésimo genótipo no k -ésimo bloco;

u = média geral;

g_{ij} = efeito do ij -ésimo genótipo;

b_k = efeito do k -ésimo bloco;

e_{ijk} = efeito aleatório associado com o ij -ésimo genótipo no k -ésimo bloco.

O quadrado médio do erro foi dividido pelo número de repetições para obtenção de $\hat{\sigma}^2$, que é o termo do erro apropriado para testar a cgc, cec e efeito recíproco resultantes no modelo de Griffing (MAGNAVACA, 1982).

A análise de Griffing requer o desdobramento do efeito de genótipo, conforme o modelo:

$$X_{ij} = u + g_i + g_j + s_{ij} + r_{ij} + e_{ijk}$$

onde:

X_{ij} = média do cruzamento entre o i -ésimo e o j -ésimo genótipos;

u = média geral;

g_i = efeito da cgc do i -ésimo pai;

g_j = efeito da cgc da j -ésima mãe;

s_{ij} = efeito da cec do cruzamento do i -ésimo pai com a j -ésima mãe;

r_{ij} = efeito recíproco nos cruzamentos entre a i -ésima e a j -ésima linhagens;

e_{ijk} = efeito aleatório associado ao ij -ésimo genótipo no k -ésimo bloco.

São restrições aos elementos da capacidade de combinação: $\sum_i g_i = 0$ e $\sum_i s_{ij} = 0$ (para cada j).

Os efeitos são estimados pelas fórmulas:

$$\hat{u} = \frac{1}{p^2} X_{..} ;$$

$$\hat{g}_i = \frac{1}{2p} (X_{i.} + X_{.i}) - \frac{1}{p^2} X_{..} ;$$

$$\hat{s}_{ij} = \frac{1}{2} (X_{ij} + X_{ji}) - \frac{1}{2p} (X_{i.} + X_{.i} + X_{j.} + X_{.j}) + \frac{1}{p^2} X_{..} ;$$

$$\hat{r}_{ij} = \frac{1}{2} (X_{ij} - X_{ji}) ;$$

onde,

$X_{..} = \sum_i \sum_j X_{ij}$ é a soma dos 36 genótipos;

$X_{i.} = \sum_j X_{ij}$ é a soma dos seis cruzamentos envolvendo o i -ésimo genótipo;

$X_{.j} = \sum_i X_{ij}$ é a soma dos seis cruzamentos envolvendo o j -ésimo genótipo.

A variância dos valores médios de qualquer genótipo é $\text{var}(X_{ij}) = \hat{\sigma}^2$, enquanto a variância da diferença entre duas médias quaisquer é dada por $\text{var}(X_{ij} - X_{kl}) = 2 \hat{\sigma}^2$.

As variâncias dos efeitos e das diferenças entre efeitos são estimadas pelas fórmulas relacionadas a seguir:

$$\text{var}(\hat{u}) = \frac{1}{p^2} \hat{\sigma}^2, \quad \text{onde } p \text{ é o número de} \\ \text{linhagens};$$

$$\text{var}(\hat{g}_i) = \frac{p-1}{2p^2} \hat{\sigma}^2;$$

$$\text{var}(\hat{s}_{ii}) = \frac{(p-1)^2}{p^2} \hat{\sigma}^2;$$

$$\text{var}(\hat{s}_{ij}) = \frac{1}{2p^2} (p^2 - 2p + 2) \hat{\sigma}^2 \quad (i \neq j);$$

$$\text{var}(\hat{r}_{ij}) = \frac{1}{2} \hat{\sigma}^2 \quad (i \neq j);$$

$$\text{var}(\hat{g}_i - \hat{g}_j) = \frac{1}{p} \hat{\sigma}^2 \quad (i \neq j);$$

$$\text{var}(\hat{s}_{ii} - \hat{s}_{jj}) = \frac{2(p-2)}{p} \hat{\sigma}^2 \quad (i \neq j);$$

$$\text{var}(\hat{s}_{ii} - \hat{s}_{ij}) = \frac{3p-2}{2p} \hat{\sigma}^2 \quad (i \neq j);$$

$$\text{var}(\hat{s}_{ii} - \hat{s}_{jk}) = \frac{3(p-2)}{2p} \hat{\sigma}^2 \quad (i \neq j, k; j \neq k);$$

$$\text{var}(\hat{s}_{ij} - \hat{s}_{ik}) = \frac{p-1}{p} \hat{\sigma}^2 \quad (i \neq j, k; j \neq k);$$

$$\text{var}(\hat{s}_{ij} - \hat{s}_{kl}) = \frac{p-2}{p} \hat{\sigma}^2 \quad (i \neq j, k, l; j \neq k, l; k \neq l);$$

$$\text{var}(\hat{r}_{ij} - \hat{r}_{kl}) = \hat{\sigma}^2 \quad (i \neq j; k \neq l).$$

Uma análise eficiente da ação gênica de cruzamentos dialélicos foi elaborada por JINKS e HAYMAN (1953), com base na teoria de MATHER (1949). A análise de variância da tabela dialélica desenvolvida nessa linha por HAYMAN (1954a) permite a detecção e teste da presença de variância genética aditiva e não aditiva. A abordagem de JINKS e HAYMAN (1953) foi estendida por HAYMAN (1954b). A partir de um conjunto fixo de linhagens homozigóticas, o método permite a obtenção de várias informações genéticas, como será visto adiante. No entanto, algumas restrições devem ser impostas ao sistema genético em estudo. A obtenção das informações genéticas depende de que sejam satisfeitas as seguintes condições:

- (1) homozigose dos pais;
- (2) segregação diplóide normal;
- (3) ausência de diferenças entre cruzamentos recíprocos;
- (4) não ocorrência de alelos múltiplos nos locos envolvidos na expressão da característica;
- (5) distribuição independente dos genes nos pais; e
- (6) ausência de epistasia.

Essas condições são rigorosas, mas na opinião de JOHNSON (1963), as três primeiras condições são usuais e as de número 4 e 5 são colocadas apenas para simplicidade e são justificadas com base na provável falta de importância. A presença de epistasia pode ser testada e, caso se confirme, recomenda-se a mudança da escala de mensuração da caracte-

rística ou eliminação das linhagens desviantes.

A análise de variância da tabela dialélica completa deve prover um teste de significância para os efeitos genéticos aditivos e não aditivos, independentemente de diferenças entre recíprocos, além de fornecer um teste para a detecção do efeito recíproco (MATHER e JINKS, 1971). Conforme MATHER e JINKS (1971), o método de análise mais satisfatório, nesse sentido, é o desenvolvido por HAYMAN (1954a). WALTERS e GALE (1977) discutem esse procedimento e concluem que ele é apropriado. O modelo da análise de HAYMAN (1954a) é o seguinte:

$$Y_{rs} = m + j_r + j_s + l + l_r + l_s + l_{rs} + k_r - k_s + k_{rs},$$

para progênies e

$$Y_r = m + 2j_r - (p-1)l - (p-2)l_r,$$

para linhagens, onde:

Y_{rs} = medida do cruzamento entre a r-ésima linhagem com a s-ésima linhagem ($r = s$);

Y_r = medida da r-ésima linhagem;

m = média geral;

j_r = desvio médio da média geral (efeito genético) por causa da r-ésima linhagem;

$2k_r$ = diferença entre os efeitos da r-ésima linhagem parental quando usada como macho e como fêmea;

$2k_{rs}$ = discrepância remanescente na rs-ésima diferença recíproca (k_{rs} representa as interações entre os efeitos do genótipo da progênie);

l = desvio médio de dominância;

l_r = desvio de dominância adicional por causa da r -ésima linhagem;

l_{rs} = desvio de dominância residual na rs -ésima soma de recíprocos; e

p = número de linhagens.

A tabela de análise de variância é mostrada no QUADRO 2. As medidas de cada genótipo, obtidas nos vários blocos, são somadas. A análise de variância é efetuada com a tabela dialética resultante da soma dos blocos. Adicionalmente, repete-se a mesma análise para cada bloco isoladamente. As somas de quadrados dos itens, obtidos dos blocos separadamente, são somados. O excedente sobre a soma de quadrados do total dos blocos representa a interação de cada item com blocos.

Os símbolos utilizados no QUADRO 2 têm os significados:

p = número de linhagens (dialelo $p \times p$);

y_{rs} = medida do cruzamento entre a r -ésima linhagem e a s -ésima linhagem;

y_{sr} = medida do cruzamento recíproco;

$y_{r.}$ = soma das medidas dos cruzamentos com a r -ésima linhagem como macho (total da r -ésima linha da tabela dialética);

$y_{.s}$ = soma das medidas dos cruzamentos com a s -ésima linhagem como fêmea (total da s -ésima coluna da tabela dialética);

$y_{..}$ = soma de todas as entradas da tabela dialética; e

QUADRO 02. Análise de variância da tabela dialética completa pelo método de Hayman.

Item	G.L.	Soma de Quadrados
a	(p-1)	$\sum (y_{r.} + y_{.s})^2 / 2p - 2y_{..}^2 / p^2$
b	(1/2)p(p-1)	$\sum y_{rs}^2 + y_{..}^2 / p^2 - \sum_{r>s} (y_{rs} - y_{sr})^2 / 2 - \sum (y_{r.} + y_{.s})^2 / 2p$
b ₁	1	$(y_{..} - py_{.})^2 / p^2 (p-1)$
b ₂	(p-1)	$\sum (y_{r.} + y_{.s} - py_{.})^2 / p(p-2) - (2y_{..} - py_{.})^2 / p^2 (p-2)$
b ₃	(1/2)p(p-3)	$b - b_1 - b_2$
c	(p-1)	$\sum (y_{r.} - y_{.s})^2 / 2p$
d	(1/2)(p-1)(p-2)	$\sum_{r>s} (y_{sr} - y_{rs})^2 / 2 - \sum (y_{r.} - y_{.s})^2 / 2p$
Blocos	(r-1)	
B x a	(r-1)(p-1)	
B x b	(r-1)(1/2)p(p-1)	
B x b ₁	(r-1)	
B x b ₂	(r-1)(p-1)	
B x b ₃	(r-1)(1/2)p(p-3)	
B x c	(r-1)(p-1)	
B x d	(1/2)(r-1)(p-1)(p-2)	
Inter. Blocos	(r-1)(p ² -1)	
Total	(rp ² -1)	

$$y_{.} = \sum_{r=8} y_{rs} = \text{soma das medidas das famílias parentais (linhagens).}$$

O item a testa a significância dos efeitos aditivos e b testa os efeitos de dominância. O desdobramento adicional do item b fornece outras informações genéticas. Se houver efeito direcional de dominância, o quadrado médio de b₁, que testa o desvio médio das progênies F₁'s em relação aos seus valores médios parentais, será significativo. Em outras palavras, se b₁ for significativo, a dominância é predominante em uma direção (unidirecional). A significância de b₂ indica assimetria na distribuição entre as linhagens dos alelos envolvidos na característica, isto é, se existem linhagens com mais alelos dominantes que outras. A presença de capacidade específica de combinação é evidenciada por b₃, quando significativo.

Se os cruzamentos recíprocos diferem, c detecta o efeito maternal médio de cada linhagem parental e d detecta diferenças recíprocas não atribuíveis a c. Na ausência de efeitos recíprocos e de interação genótipo x ambiente, os quadrados médios de c e d e as interações com blocos são estimativas do componente de variação ambiental (erro). Se as variâncias das interações com blocos são homogêneas, o quadrado médio resultante da soma das somas de quadrados das interações com blocos de cada item pode ser usado como variância comum para testar todos os efeitos. Ao contrário, se o quadrado médio de c for significativo, este deve ser usado

para testar o item a. Da mesma forma, b deve ser testado contra o quadrado médio de d, se este for significativo.

A extensão da análise da matriz dialélica proposta por HAYMAN (1954b) permite a obtenção de muitas outras informações genéticas. Considere-se um dialelo $p \times p$, onde Y_{rr} e Y_{rs} constituem, respectivamente, as linhagens parentais e os híbridos F_1 do cruzamento da r -ésima linhagem (macho) com a s -ésima linhagem (fêmea), com $r = 1, \dots, p$ e $s = 1, \dots, p$. São calculadas as médias dos cruzamentos recíprocos e os cálculos subsequentes são efetuados com essas médias, para cada repetição (bloco) separadamente. Os parâmetros relacionados em seguida são estimados pelo método de Jinks-Hayman, conforme apresentado por MATHER e JINKS (1971):

$\bar{Y}_r$ = média de cada linha da tabela;

$V_p = [1/(p-1)][\sum_r Y_{rr}^2 - (\sum_r Y_{rr})^2/p]$, é a variância

dos pais (linhagens);

$W_r = [1/(p-1)][\sum_s Y_{ss}Y_{rs} - (\sum_s Y_{ss} \sum_s Y_{rs})/p]$, onde W_r é

a covariância entre os pais não-recorrentes da r -ésima linha e suas progênes;

$V_r = [1/(p-1)][\sum_s Y_{rs}^2 - (\sum_s Y_{rs})^2/p]$, onde V_r é a va-

riância da r -ésima linha;

$$V_{\bar{r}} = [1/(p-1)][\sum_s \bar{Y}_r^2 - (\sum_s \bar{Y}_r)^2/p] , \text{ onde } V_{\bar{r}} \text{ é a vari-}$$

ância das médias das linhas;

m_p = média dos pais;

m_{pr} = média das progênies e pais;

$\bar{V}_r$ = média de V_r para cada repetição; e

$\bar{W}_r$ = média de W_r para cada repetição.

Segundo MATHER e JINKS (1971), não existe um teste estatístico satisfatório para verificar se as estimativas de W_r e V_r se relacionam da maneira esperada. O procedimento que fornece a melhor resposta (MATHER e JINKS, 1971) para a adequação do modelo aditivo-dominante (sem epistasia) é a análise de variância de (W_r+V_r) e (W_r-V_r) mais a análise de regressão conjunta (teste de homogeneidade dos coeficientes) de W_r/V_r para todas as repetições. A análise de variância é mostrada no QUADRO 3.

Na ausência de variância genética não-aditiva, W_r e V_r são constantes sobre os arranjos, assim como (W_r+V_r) . Portanto, se existir variância genética não-aditiva, o quadrado médio das diferenças dos arranjos de (W_r+V_r) será significativo. Espera-se que (W_r-V_r) seja constante sobre os arranjos se a variância genética for apenas do tipo aditivo-dominante, isto é, na ausência de epistasia. Então, o qua-

QUADRO 03. Análise de variância das estimativas de W_r e V_r para o cruzamento dialélico.

Fonte de Variação	G.L.	Q.M.	F
$(W_r + V_r)$ diferenças dos arranjos	p-1	V_1	V_1/V_2
$(W_r + V_r)$ diferenças dos blocos	p(r-1)	V_2	
$(W_r - V_r)$ diferenças dos arranjos	p-1	V_3	V_3/V_4
$(W_r - V_r)$ diferenças dos blocos	p(r-1)	V_4	

p é o número de linhagens.

r é o número de repetições.

drado médio significativo de $(W_r - V_r)$ dos arranjos indicará a existência de epistasia.

O segundo teste, ou seja, a análise de regressão conjunta de W_r/V_r , detecta também a presença de epistasia. Se o coeficiente de regressão (b), pelo teste t , não for significativamente diferente da unidade e significativamente diferente de zero, o modelo aditivo-dominante é adequado (MATHER e JINKS, 1971). No entanto, se b diferir da unidade, possivelmente a não-aditividade do modelo possa ser atribuída à ação gênica dominante e epistática, ou à correlação na distribuição de genes entre os genitores (MATHER e JINKS, 1971, 1984). Se a correlação de genes e a interação não-alelica estiverem presentes e se forem opostas e de mesmo valor absoluto, a reta da regressão continuaria tendo inclinação igual a 1. Na ausência de correlação de genes, a interação digênica do tipo complementar faz com que a reta da regressão W_r/V_r apresente inclinação menor do que a unidade. Por outro lado, a inclinação da reta da regressão seria maior do que a unidade com interação do tipo genes duplicados. HAYMAN (1954a) propõe, caso haja epistasia, a mudança de escala de mensuração ou eliminar o arranjo tendo $(W_r - V_r)$ extremo e reanalisar os dados.

As linhagens são classificadas pela proporção de genes dominantes/recessivos que possuem. Os valores mais baixos de W_r e V_r indicam alta proporção de genes dominantes e os valores mais altos evidenciam preponderância de genes

recessivos.

Depois de obtida a regressão com inclinação unitária, procede-se a análise gráfica, conforme JINKS (1954) e HAYMAN (1954b). Plota-se a parábola limitante de acordo com a equação $W_r = \pm(V_r \times V_p)^{1/2}$. Se o intercepto coincidir com a origem, indicará dominância completa. Será o caso de sobredominância se a reta interceptar o eixo das ordenadas abaixo da origem. Intercepto acima da origem evidencia dominância incompleta. Na ausência de dominância, a reta será tangente à parábola.

Na sequência da análise, são estimados os componentes da variação, segundo o modelo (HAYMAN, 1954b; MATHER e JINKS, 1971):

$$V_p = D + E ;$$

$$\bar{V}_r = 1/4D + 1/4H_1 - 1/4F + (1/p)[E + (1/2)(p-1)E] ;$$

$$\bar{W}_r = 1/2D - 1/4F + E/p ;$$

$$V_{\bar{r}} = 1/4D + 1/4H_1 - 1/4H_2 - 1/4F + (1/p^2)[E + (1/4)(p-2)E] ;$$

$$E = E .$$

Os parâmetros estudados foram os relacionados em seguida:

$$\hat{D} = v_p - \hat{E} ;$$

$$\hat{H}_1 = 4\bar{v}_r + v_p - 4\bar{u}_r - \frac{3p-2}{p} \hat{E} ;$$

$$\hat{H}_2 = 4\bar{v}_r - 4\bar{v}_{\bar{r}} - \frac{2(p^2-1)}{p^2} \hat{E} ;$$

$$\hat{F} = 2v_p - 4\bar{u}_r - \frac{2(p-2)}{p} \hat{E} ;$$

$$\hat{h}^2 = 4(m_{pr} - m_p)^2 - \frac{(p^2-1)}{p^3} \hat{E} ;$$

$$\hat{F}_r = 2(v_p - \bar{u}_r + \bar{v}_r - u_r - v_r) - \frac{2(p-2)}{p} \hat{E} ;$$

onde,

$\hat{D}$ = componente genético relativo aos efeitos aditivos;

$\hat{H}_1$ e $\hat{H}_2$ = componentes genéticos relativos aos efeitos de dominância e $\hat{H}_1 = \hat{H}_2$ quando os genes de efeitos positivos e negativos tiverem a mesma frequência;

$\hat{F}$ = mede a frequência relativa dos alelos dominantes e recessivos e será positivo se os alelos dominantes estiverem presentes em maior frequência;

$\hat{F}_r$ = mede a frequência relativa de alelos dominantes e recessivos em cada linhagem;

$\hat{h}^2$ = componente genético referente aos efeitos de dominância; e

$\hat{E}$ = erro experimental, obtido na análise de variância da tabela dialélica.

HAYMAN (1954b) apresentou um método para o cálculo dos desvios padrões de algumas dessas estimativas. No entanto, segundo MATHER e JINKS (1971), não existe disponível uma maneira confiável de estimar esses desvios padrões. Uma medida de precisão alternativa para a estimativa dos parâmetros, frequentemente utilizada, é o procedimento dado por NELDER (1953). Consiste em se calcular os valores das estimativas dos parâmetros em cada bloco e, em seguida, calcular suas médias e variâncias. Subsequentemente, são obtidas várias relações. A relação $(\hat{H}_1/\hat{D})^{1/2}$ é a estimativa do grau médio de dominância. A relação $\hat{h}^2/\hat{H}_2$ fornece uma estimativa do número mínimo de locos ou de blocos de genes envolvidos na característica. A relação $\hat{H}_2/4\hat{H}_1$ estima o produto médio das frequências dos dois alelos dos vários locos ($\hat{u}\hat{v}$). A relação

$$\frac{(1/2)\hat{F}}{[\hat{D}(\hat{H}_1 - \hat{H}_2)]^{1/2}}$$

determina se o grau de dominância varia de um loco para outro; quando for igual a 1, significa que o grau de dominância é constante. A relação

$$\frac{(4\hat{D}\hat{H}_1)^{1/2} + \hat{F}}{(4\hat{D}\hat{H}_1)^{1/2} - \hat{F}}$$

estima a razão do número de alelos dominantes para alelos recessivos. Finalmente,

$$\hat{h} = \frac{1/2\hat{D} + 1/2\hat{H}_1 - 1/2\hat{H}_2 - 1/2\hat{F}}{1/2\hat{D} + 1/2\hat{H}_1 - 1/4\hat{H}_2 - 1/2\hat{F} + \hat{E}}$$

é a estimativa da herdabilidade no sentido amplo, enquanto

$$\hat{H} = \frac{1/2\hat{D} + 1/2\hat{H}_1 - 1/4\hat{H}_2 - 1/2\hat{F}}{1/2\hat{D} + 1/2\hat{H}_1 - 1/4\hat{H}_2 - 1/2\hat{F} + \hat{E}}$$

estima a herdabilidade no sentido restrito.

Foi também calculado o coeficiente de correlação, r , entre $(W_r + V_r)$ e a produção média (y_r) da linhagem parental. Se o coeficiente de correlação for positivo e próximo da unidade, os genes dominantes atuam no sentido de diminuir o valor dessa característica (efeito negativo). Ao contrário, se o coeficiente de correlação estiver próximo de -1 , os genes dominantes são predominantemente positivos, isto é, proporcionam um aumento no valor dessa característica.

ALLARD (1956) desenvolveu um método para estudar a interação de parâmetros genéticos obtidos da análise dialélica com os diferentes ambientes considerados. O método consiste numa análise de variância envolvendo a variância (V_r) e a covariância (W_r) de linhas, além da variância de pais (V_p) , resultantes da análise dialélica de Jinks-Hayman, em um conjunto de ambientes. As variâncias e covariâncias de

linhas são previamente transformadas pela divisão por V_p do respectivo bloco.

Com essa metodologia é possível obter-se informações sobre a estabilidade, nos diferentes ambientes, dos efeitos aditivos [d], efeitos de dominância [h] e efeitos epistáticos [i] (CRUMPACKER e ALLARD, 1962). O esquema de análise de variância é apresentado no QUADRO 4.

O quadrado médio para níveis de Al^{3+} é estimado da soma $W_r + V_r$, para cada nível. Sua significância resulta, provavelmente, de alterações, entre os níveis, no grau médio de dominância, na proporção de alelos recessivos e dominantes (F) ou nos efeitos epistáticos, isolada ou concomitantemente. Da diferença entre as somas dos totais de W_r e V_r estima-se o quadrado médio da dominância. Na ausência de epistasia, será significativo se o grau médio de dominância for menor do que 1.

O quadrado médio de linhas é estimado a partir das somas $W_r + V_r$ de cada linha, tomados em todos os blocos de todos os níveis. A significância desse item indica que existem linhagens divergentes quanto ao grau de dominância ou proporção de alelos dominantes e recessivos ou, ainda, quanto aos efeitos epistáticos.

A constância do nível médio de dominância e/ou efeitos epistáticos em cada linhagem entre os níveis é testada pelo quadrado médio da interação linhagens x níveis. Na ausência de epistasia, o quadrado médio da interação domi-

QUADRO 04. Análise de variância para avaliar a estabilidade dos efeitos genéticos aditivo, de dominância e epistasia.

F.V.	G.L.	Q.M.	F
NÍVEIS DE AI (A)	(a - 1)	Q ₁₁	Q ₁₁ /Q ₁
DOMINÂNCIA (D)	(d - 1)	Q ₁₀	Q ₁₀ /Q ₁
LINHAGENS (L)	(l - 1)	Q ₉	Q ₉ /Q ₁
BLOCOS/A	a(r - 1)	Q ₈	Q ₈ /Q ₁
A X D	(a - 1)(d - 1)	Q ₇	Q ₇ /Q ₁
A X L	(a - 1)(l - 1)	Q ₆	Q ₆ /Q ₁
D X L	(d - 1)(l - 1)	Q ₅	Q ₅ /Q ₁
A X D X L	(a - 1)(d - 1)(l - 1)	Q ₄	Q ₄ /Q ₁
L X BLOCOS/A	(l - 1)(r - 1)a	Q ₃	Q ₃ /Q ₁
D X BLOCOS/A	(d - 1)(r - 1)a	Q ₂	Q ₂ /Q ₁
D X L X BLOCOS/A	(d - 1)(l - 1)(r - 1)a	Q ₁	
TOTAL	adlr - 1		

$\underline{a}$ é o número de linhagens do dialelo; $\underline{a}$ é o número de ambientes (níveis de A1³⁺); $\underline{d}$ é o número de tipos de variações empregadas na análise (V_r e W_r) e será sempre igual a 2; $\underline{r}$ é o número de blocos em cada ambiente (nível de A1³⁺).

nância x linhagens não será significativo, uma vez que $W_r - V_r$ será constante entre as linhagens. Por outro lado, os efeitos epistáticos, se existirem, serão constantes entre os ambientes (níveis) caso a interação tripla dominância x linhagens x níveis não seja significativa.

3.3.6. Avaliação, em ensaio de campo, de um dialelo de seis linhagens de milho, sem os cruzamentos recíprocos.

Avaliou-se, em condições de campo, um conjunto de híbridos F_1 's, sem os cruzamentos recíprocos, de um dialelo de seis linhagens homozigóticas de milho. As linhagens L 16, Ast 86-4 e L910 são de endosperma dentado e sensíveis ao Al^{3+} , enquanto que as linhagens 'Cateto' de endosperma flint L 902, L 903 e L922 são tolerantes. O ensaio foi conduzido na Fazenda Experimental da CARGILL situada em Campinas (SP), no ano agrícola 85/86. O solo foi corrigido com calagem (W. L. TREVISAN, comunicação pessoal) e a análise efetuada pelo INSTITUTO CAMPINEIRO DE ANÁLISE DE SOLO E ADUBO LTDA indicou saturação de Al^{3+} de 9,7%. Assim, neste solo o alumínio não deve ser considerado problema para o milho. Além disso, em virtude de irregularidades na precipitação pluviométrica, neste ano agrícola o plantio foi realizado em dezembro. Com a regularização das chuvas, no período em que o ensaio foi conduzido não ocorreram veranicos na região de Campinas.

Foi utilizado, neste experimento, o delineamento

em blocos completos casualizados, com quatro repetições. A parcela constituiu-se de uma fileira de 10 metros, com 40 cm entre covas e 1 m entre fileiras. Foram plantadas 3 sementes por cova e, aos 20 dias, procedeu-se um desbaste para deixar 2 plantas por cova, no máximo. A adubação foi efetuada na base de 20 Kg N/ha, 80 Kg de P_2O_5 /ha e 30 Kg de K_2O /ha. Aos 45 dias recebeu adubação nitrogenada na forma de sulfato de amônia, usando-se 60 Kg/ha.

Foram anotados dados referentes ao número de plantas na parcela, número de espigas, número de plantas quebradas, número de plantas acamadas, altura da planta (cm), altura da inserção da espiga (cm), porcentagem de umidade e peso de espigas na parcela (Kg). A análise de variância foi realizada de acordo com o modelo:

$$Y_{bn} = u + r_b + g_n + e_{bn}$$

onde:

Y_{bn} = medida do n-ésimo genótipo no b-ésimo bloco;

u = média geral;

r_b = efeito do b-ésimo bloco;

g_n = efeito do n-ésimo genótipo; e

e_{bn} = efeito aleatório associado ao n-ésimo genótipo no b-ésimo bloco.

Depois disso, aplicou-se análise dialélica de Griffing, método 4 modelo I, para as características com

quadrado médio de genótipos significativo. O desdobramento do efeito de genótipos, neste método, obedece o modelo:

$$X_{ij} = u + g_i + g_j + s_{ij} + e_{ijb}$$

onde:

X_{ij} = média do cruzamento entre o i -ésimo e o j -ésimo genótipos;

u = média geral;

g_i e g_j = efeito da capacidade geral de combinação;

s_{ij} = efeito da capacidade específica de combinação; e

e_{ijb} = efeito aleatório associado ao ij -ésimo genótipo no b -ésimo bloco.

São restrições dos efeitos da capacidade de combinação:

$$\sum_i g_i = 0 \text{ e } \sum_{i \neq j} s_{ij} = 0 \text{ (para cada } j \text{)}.$$

A média e os efeitos da capacidade geral e específica de combinação são estimados pelas fórmulas:

$$\hat{u} = \frac{2}{p(p-1)} X_{..} ;$$

$$\hat{g}_i = \frac{1}{p(p-2)} [pX_{i.} - 2X_{..}] ;$$

$$\hat{s}_{ij} = \frac{1}{p-2} (X_{i.} + X_{j.}) + \frac{2}{(p-1)(p-2)} X_{..} ;$$

onde p é o número de linhagens do dialelo e

$$X_{..} = \sum_{i \neq j} \sum x_{ij} \text{ (soma dos 15 } F_1 \text{'s)} ;$$

$$X_{i.} = \sum_{j \neq i} x_{ij} \text{ (soma dos 5 cruzamentos envolvendo o } i\text{-ésimo genótipo)} ;$$

$$X_{j.} = \sum_{i \neq j} x_{ij} \text{ (soma dos 5 cruzamentos envolvendo o } j\text{-ésimo genótipo).}$$

As variâncias dos efeitos e das diferenças entre efeitos são estimadas por:

$$\text{var}(\hat{u}) = \frac{2}{p(p-1)} \hat{\sigma}^2 ;$$

$$\text{var}(\hat{g}_i) = \frac{p-1}{p(p-2)} \hat{\sigma}^2$$

$$\text{var}(\hat{s}_{ij}) = \frac{p-3}{p-1} \hat{\sigma}^2 \quad (i \neq j) ;$$

$$\text{var}(\hat{g}_i - \hat{g}_j) = \frac{2}{p-2} \hat{\sigma}^2 \quad (i \neq j) ;$$

$$\text{var}(\hat{s}_{ij} - \hat{s}_{ik}) = \frac{2(p-3)}{p-2} \hat{\sigma}^2 \quad (i \neq j, k; j \neq k);$$

$$\text{var}(\hat{s}_{ij} - \hat{s}_{kl}) = \frac{2(p-4)}{p-2} \hat{\sigma}^2 \quad (i \neq j, kl; j \neq kl; k \neq l);$$

onde $\hat{\sigma}^2$ é o erro apropriado, obtido pela divisão do quadrado médio do erro pelo número de repetições.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO.

4.1. Resposta de linhagens de milho à toxidez do alumínio.

Trinta linhagens homozigóticas, da coleção do Laboratório de Genética de Milho da UNICAMP, foram comparadas em dois níveis de Al^{3+} . A análise de variância (QUADRO 05) mostrou que os níveis de Al^{3+} zero e 4,5 ug/ml diferem significativamente se considerado o comprimento líquido (CLR) ou o comprimento relativo (CRR) da radícula. Isso indica que o nível 4,5 ug Al^{3+} /ml tem efeito claro, reduzindo o crescimento da radícula.

Para as duas características foram encontradas diferenças significativas entre linhagens, revelando a existência de variabilidade para a tolerância ao alumínio nesse nível. As interações significativas entre níveis de Al^{3+} e linhagens, em CLR e CRR, sugerem que as linhagens devem ser comparadas dentro de cada nível. Constataram-se diferenças significativas entre as linhagens na ausência e presença de Al^{3+} . Diferenças na ausência de Al^{3+} poderiam ser esperadas, pois nesse grupo existem linhagens de origens diversas, derivadas da variedade de endosperma flint 'Cateto São Simão', originária do sul do Brasil e da variedade 'Asteca Prolífico', de endosperma dentado, proveniente do México.

Os coeficientes de variação, obtidos pelos erros a e b, de CLR são de maior magnitude do que os de CRR (QUADRO

QUADRO 05. Análise de variância do comprimento líquido da radícula (CLR) e comprimento relativo da radícula (CRR), em cm, em plântulas de trinta linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, com zero e 4,5 ug Al^{3+} /ml, no delineamento em blocos completos casualizados, com parcelas subdivididas, com 4 repetições. (CAMPINAS, 1983/84)

F.V.	G.L.	Quadrados Médios	
		CLR	CRR
BLOCOS	3	41,1433NS	184,6050NS
NÍVEIS DE ALUMÍNIO (N)	1	3642,6040**	331,1154*
ERRO (a)	3	13,4578	27,5231
PARCELAS	7	543,7724	138,2142
LINHAGENS (L)	29	55,6997**	39,4537**
N X L	29	85,7486**	8,9110*
L/ Zero ug Al^{3+} /ml	1	1092,9760**	972,0297**
L/ 4,5 ug Al^{3+} /ml	1	3009,0240**	430,5458**
ERRO (b)	174	3,6175	5,4025
C.V. (a)		26,8%	107,5%
C.V. (b)		13,9%	47,6%

* Significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste F.

** Significativo, ao nível de 1% de probabilidade, pelo teste F.

NS Não significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste F.

05). Neste caso, os genótipos foram alocados nas subparcelas, pois o interesse maior reside em discriminar genótipos e não comparar as concentrações de Al^{3+} . Assim, deve-se atribuir maior importância ao CV (b). O CV (b) de CLR foi 13,9% e o de CRR foi de 46,6%. A diferença entre esses dois coeficientes sugere que as avaliações da tolerância de genótipos de milho através de CLR são mais seguras do que as baseadas em CRR. O teste de médias (QUADRO 06) das linhagens, dentro de cada nível, evidencia maior discriminação de genótipos com CLR do que com CRR. Parece preferível, portanto, interpretar a tolerância através do comprimento líquido do que pelo comprimento relativo da radícula.

A porcentagem de redução (%R) da radícula na presença de alumínio deve refletir os efeitos tóxicos sobre o seu crescimento. Como esperado, o CLR a 4,5 ug/ml está negativamente correlacionado com a %R, com coeficiente de correlação próximo de -1 (QUADRO 07). O CRR em 4,5 ug/ml também está negativamente correlacionado com a %R, mas o coeficiente de correlação é muito inferior ao de CLR. Esses resultados parecem indicar que o CLR, quando comparado com CRR, estima com maior segurança a tolerância ao Al^{3+} em milho, contrariando os dados de MAGNAVACA (1982). Como critério para "screening" de linhagens, não parece haver inconvenientes em se adotar o comprimento líquido da radícula ou a %R.

Os coeficientes de correlação de CLR em zero e 4,5 ug/ml foram negativos, mas não significativos. Assim, apa-

QUADRO 06. Médias do comprimento líquido (CLR), comprimento relativo (CRR) e porcentagem de redução (XR), na presença de Al^{3+} , da radícula de plântulas de trinta linhas de milho de endosperma dente (D) e endosperma flint (F), desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, com zero e 4,5 $ug\ Al^{3+}/ml$, no delineamento em blocos casualizados com parcelas subdivididas, com quatro repetições. (CAMPINAS, 1983/84)

CLR (cm)		CRR	
Zero $ug\ Al^{3+}/ml$	4,5 $ug\ Al^{3+}/ml$	Zero $ug\ Al^{3+}/ml$	4,5 $ug\ Al^{3+}/ml$
L 1004 (D) 25,6	L 939 (F) 19,0	L 899 (D) 91,6	L 1046 (F) 8,5
L 937 (D) 22,1	L 1003 (F) 17,0	Ast 86-4 (D) 88,7	L 1003 (F) 8,2
L 1037 (D) 21,9	L 945 (F) 15,9	L 1004 (D) 86,7	L 1019 (F) 6,6
Ast 86-4 (D) 21,3	L 1013 (F) 15,6	L 937 (D) 84,2	L 1013 (F) 6,3
L 939 (F) 21,0	L 944 (F) 15,4	L 901 (D) 78,4	L 1041 (F) 5,3
L 1046 (F) 20,1	L 1046 (F) 14,5	L 910 (D) 75,2	L 939 (F) 5,3
L 902 (F) 19,6	L 924 (D) 14,4	L 940 (D) 74,7	L 924 (D) 5,3
L 899 (D) 19,0	L 1011 (F) 14,2	Maya V (D) 72,6	L 922 (F) 4,8
Maya V (D) 18,8	L 961 (F) 14,1	L 1037 (D) 72,2	L 908 (F) 4,6
L 898 (D) 18,5	L 922 (F) 14,1	L 898 (D) 60,5	L 945 (F) 4,5
L 940 (D) 18,2	L 908 (F) 13,5	L 939 (F) 5,5	L 1011 (F) 4,5
L 1003 (F) 18,2	L 1019 (F) 12,6	L 896 (F) 57,0	L 13 (F) 4,2
L 1011 (F) 18,1	L 902 (F) 12,0	L 920 (F) 51,4	L 944 (F) 3,6
L 908 (F) 18,0	L 1041 (F) 11,6	L 13 (F) 5,1	L 961 (F) 3,5
L 13 (F) 17,7	L 13 (F) 10,8	L 903 (F) 39,2	L 950 (F) 3,4
L 901 (D) 17,6	L 950 (F) 9,8	L 902 (F) 38,8	L 902 (F) 3,1
L 908 (F) 17,5	L 903 (F) 9,0	L 950 (F) 29,5	Maya V (D) 3,0
L 1013 (F) 17,4	L 896 (F) 7,4	L 1046 (F) 27,9	L 896 (F) 2,7
L 896 (F) 17,2	L 988 (F) 7,3	L 908 (D) 25,0	L 1037 (D) 2,6
L 945 (F) 16,8	L 988 (F) 7,0	L 1019 (F) 22,7	L 903 (F) 2,6
L 1019 (F) 16,3	L 1037 (D) 6,1	L 1011 (F) 21,6	L 940 (D) 2,3
L 944 (F) 16,2	Maya V (D) 5,2	L 1041 (F) 20,6	L 910 (D) 2,3
L 910 (D) 15,3	L 920 (F) 5,1	L 1013 (F) 10,3	L 898 (F) 2,2
L 924 (D) 15,1	L 940 (D) 4,6	L 939 (F) 9,5	L 988 (F) 2,1
L 903 (F) 14,8	L 901 (D) 3,8	L 1003 (F) 6,6	L 920 (F) 2,0
L 1041 (F) 14,6	L 910 (D) 3,8	L 945 (F) 5,4	L 1011 (F) 8,2
L 950 (F) 13,9	L 937 (D) 3,5	L 944 (F) 4,9	L 939 (F) 3,6
L 922 (F) 13,7	L 1004 (D) 3,4	L 924 (D) 4,6	L 945 (F) 0,0
L 961 (F) 13,6	Ast 86-4 (D) 2,4	L 922 (F) -2,9	L 961 (F) 0,0
L 920 (F) 10,5	L 899 (D) 1,6	L 961 (F) -3,7	L 944 (F) -2,9
		L 920 (F) 3,1	L 922 (F) -14,3

As médias seguidas pela mesma barra não diferem significativamente, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Tukey.

QUADRO 07. Coeficientes de correlação simples entre as variáveis: comprimento líquido (CLR), comprimento relativo (CRR) e porcentagem de redução (%R), na presença de Al^{3+} , da radícula de plântulas de trinta linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em zero e 4,5 ug Al^{3+} /ml. (CAMPINAS, 1983/84)

Característica	CLR		CRR	
	4,5 ug/ml	%R	Zero ug/ml	4,5 ug/ml
CLR	Zero ug/ml	-0,238NS	0,301NS	-0,118NS
	4,5 ug/ml	-0,952**	0,264NS	0,817**
	%R		-0,146NS	-0,686**
CRR	Zero ug/ml			0,684**
	4,5 ug/ml			-0,460*

* Significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste t .

** Significativo, ao nível de 1% de probabilidade, pelo teste t .

NS Não significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste t .

rentemente, a tolerância não está correlacionada com CLR na ausência de alumínio (QUADRO 07). Em outras palavras, as radículas que crescem bastante na ausência de alumínio não serão, necessariamente, as maiores na presença de alumínio.

Pelo menos em parte, isto pode ser explicado pelo fato das linhagens mais tolerantes serem, em sua maioria, de endosperma flint, originárias da raça 'Cateto', enquanto as mais sensíveis são dentadas 'Tuxpeño', como notado por PRIOLLI e SILVA (1984). De modo geral, as linhagens 'Cateto' não desenvolvem radículas tão longas quanto as linhagens 'Tuxpeño'. Nesse nível de Al^{3+} , todavia, o efeito detrimental é mais intenso nas linhagens dentadas 'Tuxpeño'.

No nível $4,5 \mu g Al^{3+}/ml$ as linhagens 'Cateto' tiveram melhor performance do que as dentadas (QUADRO 06). Para CLR, a %R das linhagens 'Cateto' variou de -3,7 (L 961) até 60,0% com a L 988. As duas linhagens 'ETO Amarillo', L 896 e L 920, exibiram 57,0 e 51,4% de %R, respectivamente. Com esse resultado, as linhagens 'ETO Amarillo' só superaram a linhagem 'Cateto' L 988. Entre as linhagens dentadas, a %R teve uma distribuição entre 60,5 e 91,6%. Quanto ao CRR, as linhagens 'Cateto' não foram superadas por nenhuma linhagem de outro grupo, apresentando %R entre 14,3 e 33,8. As duas linhagens 'ETO Amarillo' tiveram desempenho intermediário, imediatamente abaixo das linhagens 'Cateto' e acima de todas as linhagens dentadas. Estas variaram a %R de 38,7 a 76,5%. Note-se que a linhagem L 924 foi a única de endosperma den-

tado que teve %R de apenas 4,6%. Esses resultados parecem indicar, portanto, que a raça 'Cateto' é uma importante fonte de genes para tolerância ao alumínio em milho.

4.2. Estudo da distribuição de frequência de CLR e CRR de plântulas em gerações F₂ de quatro cruzamentos entre linhagens tolerantes e sensíveis em cinco níveis de alumínio.

Os resultados dos estudos sobre a herança da tolerância ao alumínio em milho são controvertidos. A herança monogênica ou a atuação de um gene com efeito pronunciado (principal) foi detectado por RHUE *et al.* (1978) em solução nutritiva e por GARCIA e SILVA (1979) em cultura em areia. Com isso, estava aberta a perspectiva de abordagens da tolerância ao Al³⁺ ao nível genético-fisiológico. Existiria a possibilidade de se estudar o modo de ação desse gene no metabolismo. As discrepâncias reportadas na literatura quanto ao número de genes envolvidos, bem como sobre a ação desses fatores, estimulou o reestudo desse assunto, em solução nutritiva.

A solução nutritiva foi escolhida por causa da boa estabilidade de pH da solução apresentada por FURLANI (1981). Descartou-se a cultura em areia, em virtude da pouca repetibilidade do método. Não foi possível, em três tentativas, obter plântulas com o sistema radicular desenvolvido normalmente. Tanto na presença quanto na ausência de Al³⁺, as

raízes apresentavam-se deformadas, impossibilitando qualquer diferenciação entre genótipos tolerantes e sensíveis. A causa das deformações das raízes talvez seja a resistência mecânica à penetração, oferecida pelo meio de cultura.

As distribuições de frequências do comprimento líquido da radícula (CLR) e do comprimento relativo da radícula (CRR), obtidos com quatro gerações F_2 distintas, envolvendo cruzamentos entre linhagens homozigóticas tolerantes e sensíveis, em cinco níveis de alumínio, são apresentadas nas FIGURAS 01 até 08. Observa-se, claramente, que as distribuições de frequências das duas características, nas quatro F_2 , e em todos os níveis de Al^{3+} , são contínuas e unimodais. Não há qualquer indício de bimodalidade que possa indicar, de imediato, herança monogênica ou, pelo menos, qualitativa.

Não se pode, entretanto, afastar a possibilidade da existência de um loco principal, mesmo que a expressão fenotípica se apresente com distribuição unimodal. Isso poderia ser encontrado se fosse alta a interferência dos efeitos do ambiente sobre a manifestação dos genes responsáveis pela tolerância. Dessa maneira, não é possível, ainda, descartar a hipótese de herança monogênica pela simples observação das distribuições de frequências.

Os resultados com base apenas no tipo de distribuição sugerem, à primeira vista, para as linhagens estudadas e para o sistema adotado, que a tolerância é herdada quantitativamente. Essa conclusão concorda com as de

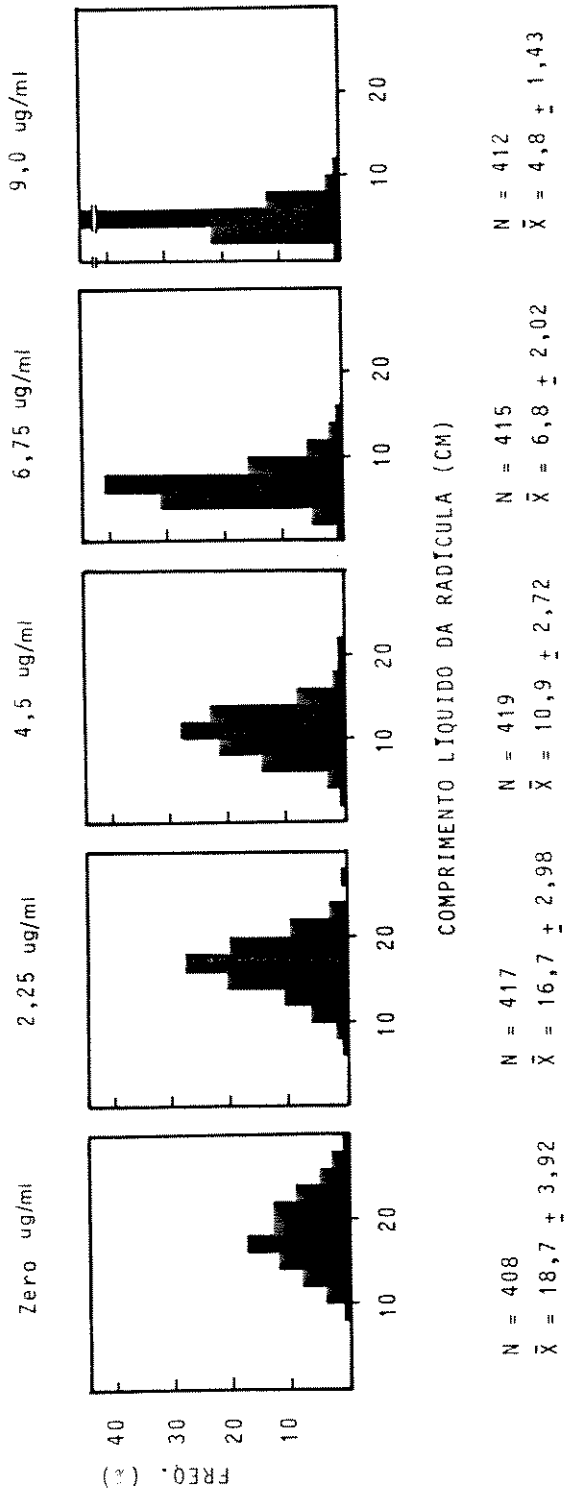


FIGURA 1. Distribuições de freqüências relativas do comprimento líquido da radícula (CLR) de plântulas da geração F₂ do cruzamento das linhas de milho L910 e L903 (sensível e tolerante, respectivamente), desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio.

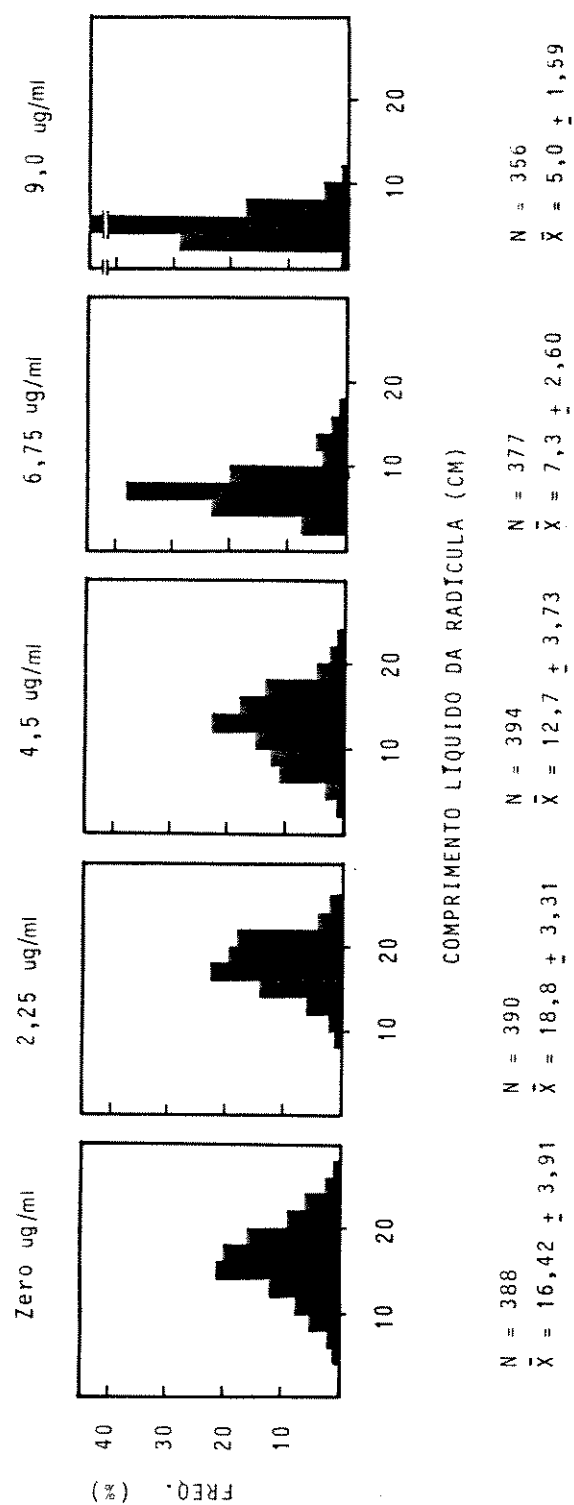


FIGURA 2. Distribuições de freqüências relativas do comprimento líquido da radícula (CLR) de plântulas da geração F₂ do cruzamento das linhas de milho L910 e L922 (sensível e tolerante, respectivamente), desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio.

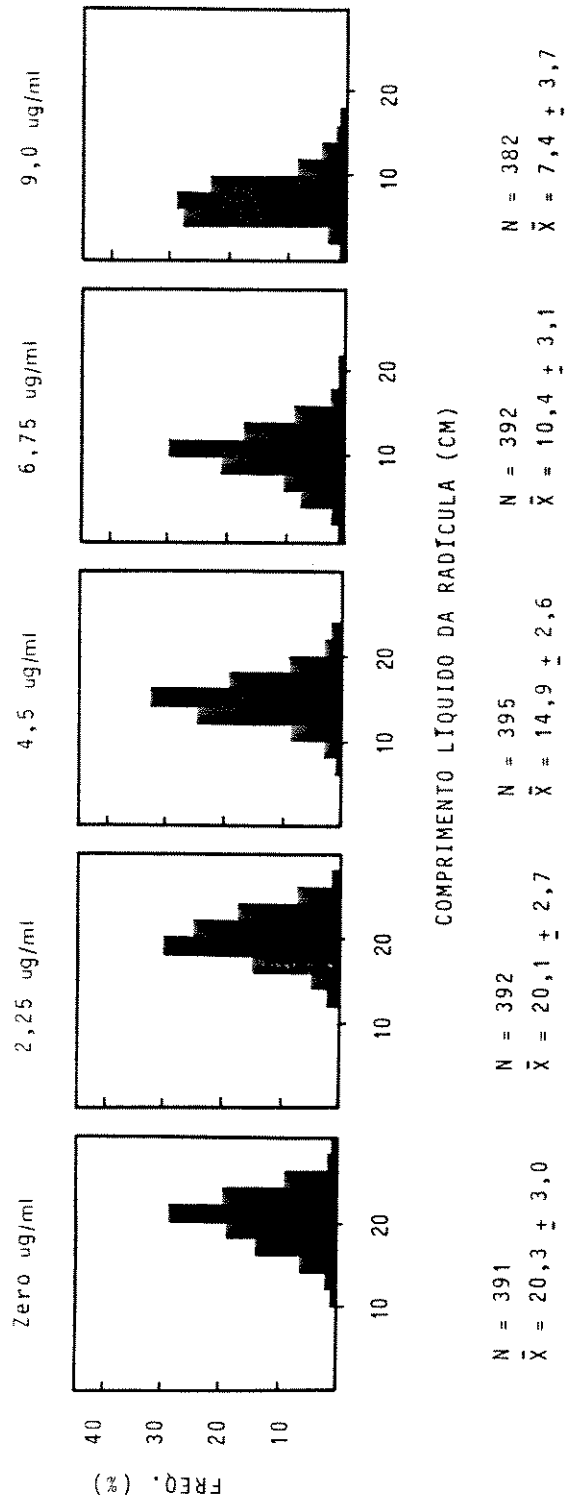


FIGURA 3. Distribuições de frequências relativas do comprimento líquido da radícula (CLR) de plântulas da geração F2 do cruzamento das linhas de milho L903 e Ast 86-4 (tolerante e sensível, respectivamente), desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio.

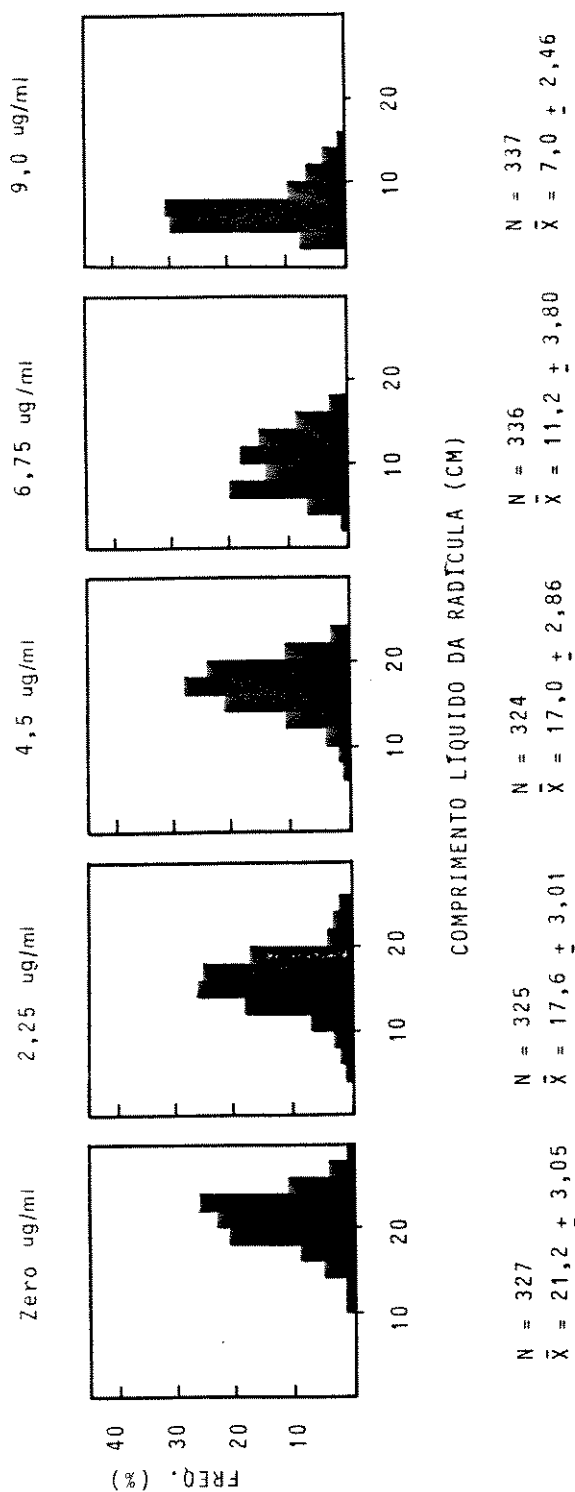


FIGURA 4. Distribuições de frequências relativas do comprimento líquido da radícula (CLR) de plântulas da geração F₂ do cruzamento das linhas de milho Ast 86-4 e L922 (sensível e tolerante, respectivamente), desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio.

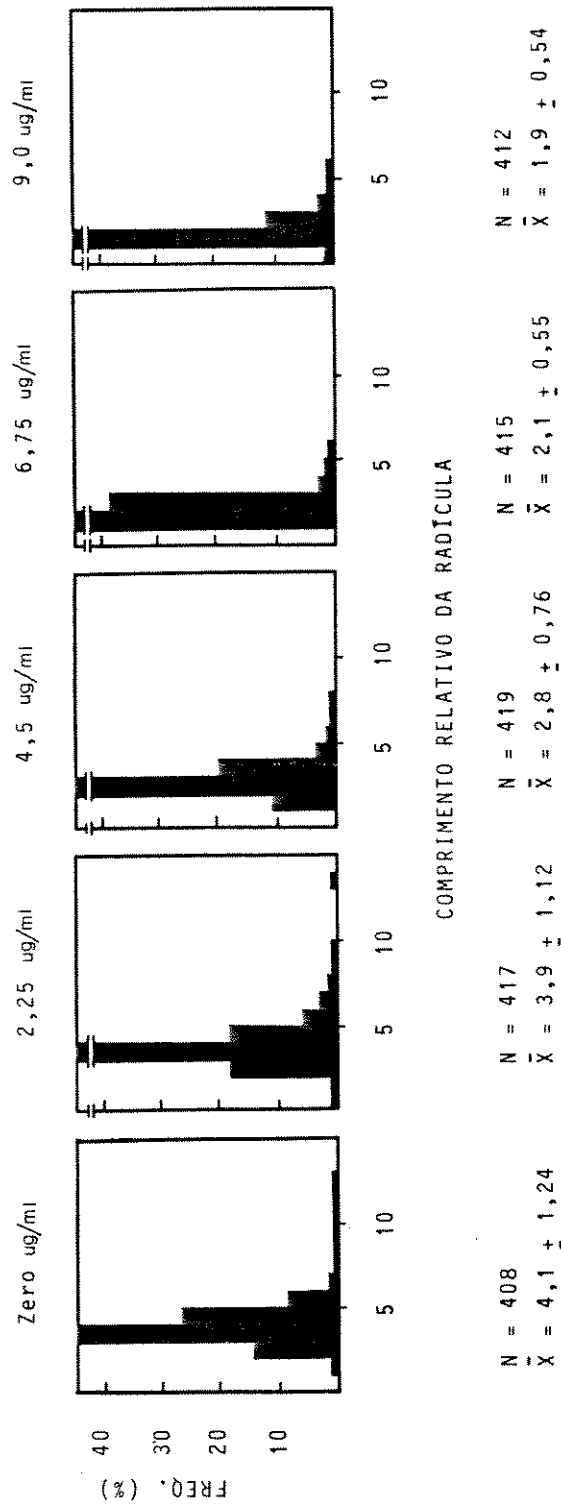


FIGURA 5. Distribuições de frequências relativas do comprimento relativo da radícula (CRR) de plântulas da geração F₂ do cruzamento das linhagens de milho L910 e L903 (sensível e tolerante, respectivamente), desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio.

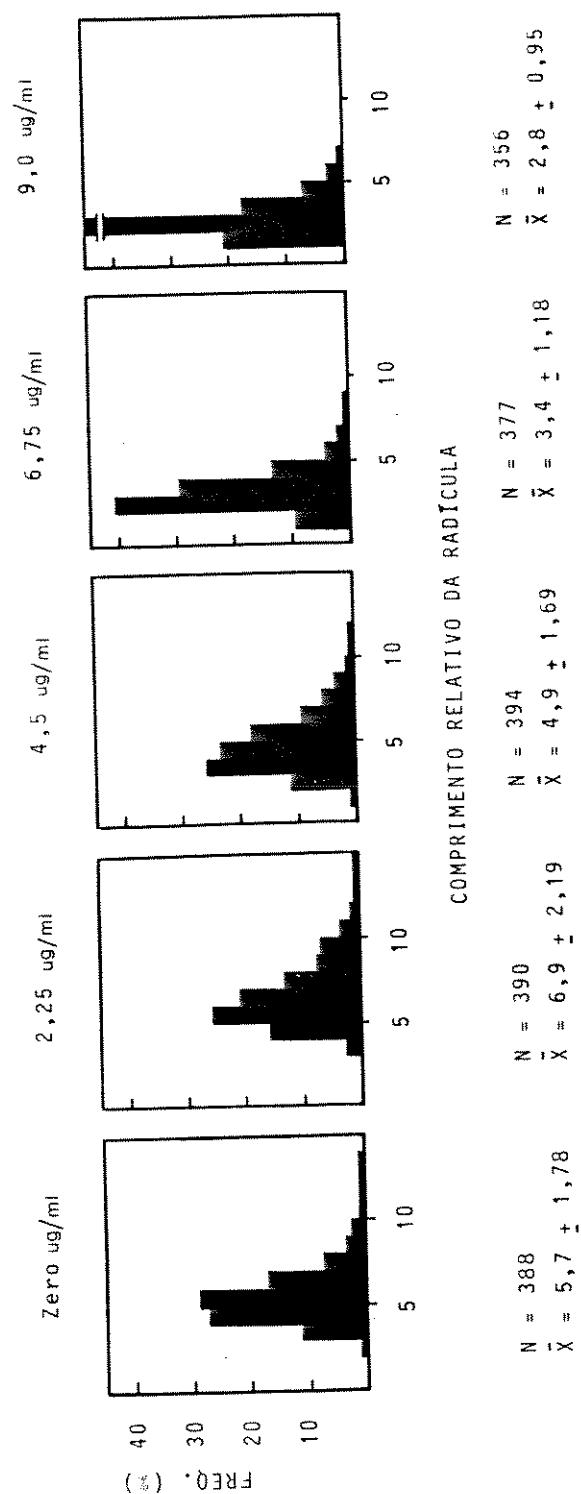


FIGURA 6. Distribuições de frequências relativas do comprimento relativo da radícula (CRR) de plântulas da geração F2 do cruzamento das linhagens de milho L910 e L922 (sensível e tolerante, respectivamente), desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio.

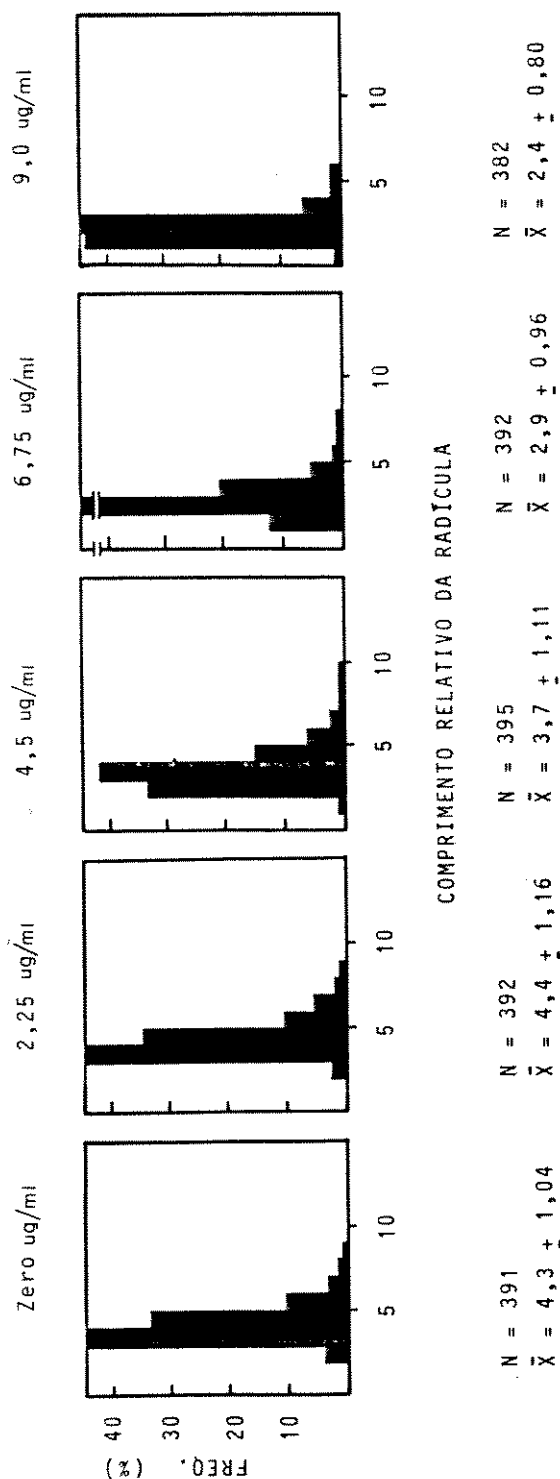


FIGURA 7. Distribuições de freqüências relativas do comprimento relativo da radícula (CRR) de plântulas da geração F₂ do cruzamento das linhagens de milho L903 e Ast 86-4 (tolerante e sensível, respectivamente), desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio.

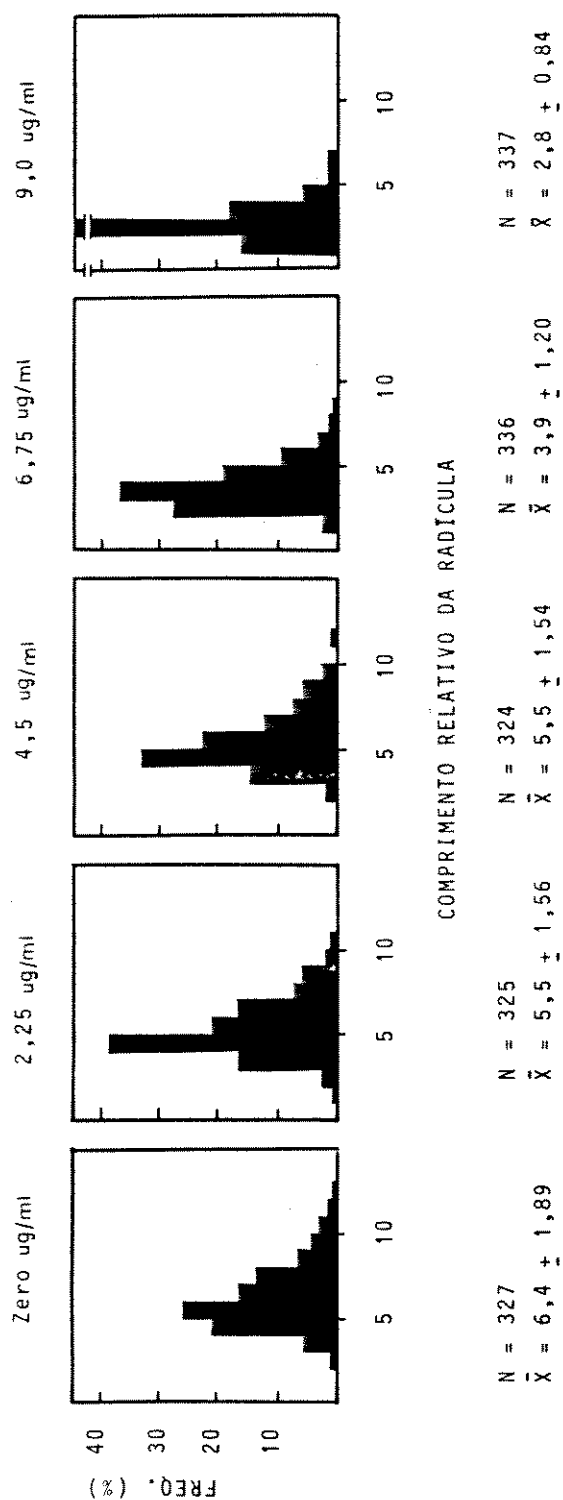


FIGURA 8. Distribuições de freqüências relativas do comprimento relativo da radícula (CRR) de plântulas da geração F2 do cruzamento das linhagens de milho Ast 86-4 e L922 (sensível e tolerante, respectivamente), desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio.

MAGNAVACA (1982) e SAWAZAKI e FURLANI (1986), que sugeriram herança quantitativa para a tolerância ao Al^{3+} em milho. A resposta fenotípica contínua encontrada neste trabalho e pelos autores citados também não representam, necessariamente, um argumento para contestação dos resultados de RHUE *et al.* (1978) e GARCIA e SILVA (1979). Há que se considerar que os sistemas adotados para a avaliação são diferentes. Por isso, seria plausível supor que sistemas genéticos diferentes poderiam estar envolvidos na expressão da tolerância em condições tão diversas.

O ajustamento à distribuição normal, testada pelo teste X^2 , é mostrado no QUADRO 08. O CRR não se ajustou em nenhum dos níveis de Al^{3+} , o que poderia ser antecipado pela assimetria das distribuições de frequências desse caráter (FIGURAS 05 a 08). Para CLR, diferentemente, as distribuições de todas as gerações F_2 (FIGURAS 01 a 04) ajustam-se à curva normal nos níveis zero e 2,25 ug/ml. Além desses níveis, a geração F_2 (L 903 x Ast 86-4) ajusta-se também no nível 6,75. A falta de ajustamento aparece sempre na concentração de 9,0 ug/ml e na maioria das distribuições em 6,75 ug/ml.

MAGNAVACA (1982), utilizando apenas um nível de alumínio, interpretou assimetrias semelhantes como evidência da preponderância de genes de sensibilidade sobre genes para tolerância. Se essa explicação for tomada como correta, deve-se considerar um sistema genético onde pelo menos parte

QUADRO 08. Ajustamento à distribuição normal das distribuições de frequências do comprimento líquido da radícula (CLR) e comprimento relativo da radícula (CRR) de plântulas de quatro gerações F₂ de cruzamentos entre linhagens de milho tolerantes e sensíveis, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1983/84)

ug Al ³⁺ /ml	F ₂ (L 910 x L 903)				F ₂ (L 903 x Ast 86-4)				F ₂ (L 910 x L 922)				F ₂ (Ast 86-4 x L 922)			
	CLR		CRR		CLR		CRR		CLR		CRR		CLR		CRR	
	GL	x ²	GL	x ²	GL	x ²	GL	x ²	GL	x ²	GL	x ²	GL	x ²	GL	x ²
Zero	10	16,89NS	11	97,56**	9	12,79NS	6	97,48**	11	7,00NS	10	80,40**	9	5,19NS	11	59,00**
2,25	10	4,05NS	13	114,14**	7	6,57NS	6	113,03**	8	5,84NS	11	84,36**	10	16,90NS	9	35,11**
4,5	9	6,06NS	6	90,66**	8	4,66NS	8	86,48**	10	18,10NS	10	55,65**	8	3,44NS	9	59,63**
6,75	7	25,70**	4	58,28**	10	13,50NS	6	79,78**	7	47,85**	7	52,52**	7	45,43**	7	55,08**
9,0	5	18,91**	5	159,57**	8	96,26**	5	84,60**	5	16,43**	5	53,21**	6	69,01**	5	52,89**

** Significativo, ao nível de 1% de probabilidade, pelo teste x².
 NS Não significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste x².

dos alelos para tolerância não atuam ou são ineficientes em altas concentrações de alumínio. Uma outra possibilidade é o envolvimento de genes diferentes nas várias concentrações. De qualquer maneira, os alelos para tolerância seriam mais frequentes em níveis baixos, enquanto que em níveis altos seriam mais frequentes os alelos para sensibilidade. Desse ponto de vista, é necessário admitir a participação de mais de um loco na expressão da tolerância ao alumínio em milho. Em outras palavras, não se pode supor herança muito simples para a tolerância ao alumínio em milho.

4.3. Análise de SDS-PAGE de radículas de plântulas de uma linhagem sensível e uma tolerante, na presença e ausência de alumínio.

A resposta fenotípica contínua observada nas populações F₂ pode muito bem ser explicada por um sistema poligênico. Nesse caso, seria obviamente difícil de se identificar um produto responsável pela tolerância. Mas, como vimos, há pelo menos, uma possibilidade de produção de distribuição unimodal com o envolvimento de poucos locos. Tem sido demonstrado, em algumas espécies vegetais, que a tolerância a metais pode ser causada pela quelação do Al³⁺ por proteínas específicas, conhecidas como metalotioneínas (BARTOLF et al., 1980; KANETA et al., 1983; RAUSER, 1984a,b). No milho, já foi caracterizada uma metalotioneína específica para Cd (RAUSER e GLOVER, 1984). A hipótese de uma Al-tioneína con-

dicionante da tolerância ao alumínio, em plantas, foi aventada por RAUSER e CURVETTO (1980) e reforçada pelos dados de ANIOL (1984) com trigo.

A tolerância poderia resultar da presença de metalotioneína nas raízes. A quantidade de moléculas produzidas seria modulada geneticamente, de modo que diferentes "backgrounds" genéticos poderiam aparecer em F₂, originando uma distribuição unimodal. A exploração com SDS-PAGE em radículas de plântulas de uma linhagem sensível, L 16, e uma tolerante, L 922, na ausência e presença de alumínio, poderia indicar o envolvimento de proteínas com a tolerância. Conforme a hipótese, na radícula das plântulas tolerantes deveria ser possível a detecção das proteínas quelantes. Se a molécula fosse induzível, sua presença seria identificada somente quando a radícula tivesse sido exposta ao Al³⁺.

Os padrões de bandas obtidos no gel de SDS-PAGE dos extratos proteicos das linhagens L 16 e L 922, na presença e ausência de alumínio, entretanto, não diferiram entre si. Em outras palavras, não foi registrada nenhuma banda que aparecesse exclusivamente em uma das linhagens ou em um dos níveis de Al³⁺. Cada banda proteica está presente em todos os tratamentos. Esse resultado é desfavorável à hipótese de que a tolerância ao Al³⁺, em milho, é condicionada por uma metalotioneína produzida apenas pelas plantas tolerantes.

A SDS-PAGE não é uma técnica de alta resolução. Cada banda pode ser, na verdade, formada por um conjunto de

vários tipos de proteínas com pesos moleculares apenas próximos entre si. Pequenas diferenças nos pesos moleculares de moléculas diferentes não detectadas por esta técnica. Além disso, moléculas proteicas com pesos moleculares iguais podem ser completamente distintas quanto à composição aminoacídica. Uma proteína exclusiva das plantas tolerantes poderia estar mascarada em uma das bandas encontradas. Por essa razão, os resultados obtidos são insuficientes para excluir inteiramente a possibilidade de envolvimento de uma, querante ou não, na manifestação da tolerância.

Poder-se-ia imaginar o envolvimento de uma molécula multimérica, com quatro subunidades, codificadas por dois locos diferentes. Cada subunidade poderia ser ativa ou inativa quanto à capacidade de se complexar com alumínio. A linhagem sensível seria homozigota, nos dois locos, para os alelos codificadores de subunidades inativas. Diferentemente, na linhagem tolerante, haveria homozigose dos alelos produtores de subunidades ativas.

Assim, na F_2 , as combinações de alelos ativos/inativos, resultantes da segregação meiótica, seriam suficientes para a produção da distribuição contínua e unimodal observada. Nesta situação, não são esperadas, necessariamente, diferenças entre plântulas tolerantes e sensíveis com relação às bandas de proteínas. As moléculas ativas e inativas poderiam não diferir acentuadamente quanto ao peso molecular, em decorrência de substituição(ões) de aminoácidos na

cadeia. Tendo pesos moleculares aproximados, não obstante diferenças em suas constituições aminoacídicas, as moléculas inativas migrariam do mesmo modo que as ativas. Então, as proteínas inativas estariam presentes nas radículas de plântulas sensíveis, apesar de serem ineficientes na quelação de Al^{3+} . Plântulas tolerantes e sensíveis possuiriam, desse modo, composição proteica semelhantes e não difeririam entre si quanto ao padrão de bandas em SDS-PAGE.

Por isso, não se pode considerar esse assunto esgotado. Ao contrário, talvez seja conveniente abordá-lo com técnicas de maior resolução como, por exemplo, eletroforese de focalização isoeletrica. Esta técnica permite a migração diferencial, no gel, de proteínas com pontos isoeletricos diferentes. Muitas vezes, a diferença nos pontos isoeletricos de duas moléculas é causada pela substituição de apenas um aminoácido. A aplicação desta técnica, conseqüentemente, poderia contribuir para a obtenção de evidências favoráveis ou contrárias à hipótese.

4.4. Avaliação de linhagens e híbridos F_1 's em solução nutritiva com dez níveis de alumínio.

A análise de variância no QUADRO 09 mostra diferenças significativas entre os níveis de Al^{3+} e entre genótipos, além da interação níveis x genótipos significativa. Como a interação foi significativa, os genótipos foram compa-

QUADRO 09. Análise de variância do comprimento da radícula (CLR) de plântulas de seis linhagens de milho^{1/} e de seus híbridos^{2/} F₁'s, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em dez níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1983/84)

F.V.	G.L.	Quadrados Médios
BLOCOS	2	43,9050**
NÍVEIS ALUMÍNIO (N)	9	1753,8020**
ERRO (a)	18	5,0112
PARCELAS	29	550,4217
GENÓTIPOS (G)	19	289,6574**
N X G	171	21,9669**
G/ Zero ug Al ³⁺ /ml	19	38,0762**
G/ 1,5 ug Al ³⁺ /ml	19	42,3977**
G/ 3,0 ug Al ³⁺ /ml	19	70,7904**
G/ 4,5 ug Al ³⁺ /ml	19	83,2194**
G/ 6,0 ug Al ³⁺ /ml	19	73,5275**
G/ 7,5 ug Al ³⁺ /ml	19	60,2494**
G/ 9,0 ug Al ³⁺ /ml	19	47,7636**
G/ 10,5 ug Al ³⁺ /ml	19	31,6874**
G/ 12,0 ug Al ³⁺ /ml	19	18,3293**
G/ 13,0 ug Al ³⁺ /ml	19	10,7312**
ERRO (b)	380	1,8011
CV (a)		21,59%
CV (b)		12,95%

** Significativo, ao nível de 1% de probabilidade, pelo teste F.

^{1/} Linhagens sensíveis: L 16, L 910 e Ast 86-4. Tolerantes: L 902, L 903 e L 922.

^{2/} O cruzamento F₁(L 903 x Ast 86-4) não foi incluído na análise.

rados dentro de cada nível. Esse procedimento revelou a existência de diferenças entre os genótipos, não importando o nível de Al^{3+} em que sejam comparados. Como as linhagens flints, originadas da raça 'Cateto', e dentadas, derivadas de 'Tuxpeño', são oriundas de populações geneticamente divergentes, esse seria o resultado que se poderia esperar, mesmo na ausência de alumínio.

A comparação dos níveis de Al^{3+} dentro de cada genótipo (QUADRO 10) mostrou que para as linhagens dentadas L 16 e L 910 os níveis zero e 1,5 ug/ml não diferem significativamente. Para a linhagem dentada Ast 86-4, o nível zero não difere de 1,5 e este não difere de 3,0 ug/ml. No entanto, os níveis com 4,5 ug/ml ou concentrações mais elevadas formam um conjunto sem superposição com esses níveis mais baixos. Os híbridos F_1 dessas linhagens dentadas têm comportamento semelhante, com exceção do F_1 (L 910 x Ast 86-4). Mesmo neste caso, o nível zero difere de 4,5 ug/ml.

As linhagens flints L 902, L 903 e L 922 têm comportamento diverso, sem diferenças entre os níveis zero e 4,5 ug/ml. A linhagem L 922 apresenta-se como a mais tolerante pois, quando os níveis são comparados dentro de cada linhagem, zero e 9,0 ug/ml não diferem entre si. Os cruzamentos entre essas linhagens tolerantes produzem híbridos com tolerância sempre maior do que a mais sensível, destacando-se o F_1 (L 922 x L 902), onde os níveis zero até 10,5 ug/ml não diferem significativamente.

QUADRO 10. Médias de níveis de alumínio, dentro de genótipos, do comprimento líquido da radícula (CLR) de plântulas de seis linhagens de milho^{1/} e de seus híbridos^{2/} F₁'s, desenvolvidas durante sete dias em dez níveis de Al³⁺, em solução nutritiva, no delineamento em blocos casualizados com três repetições e com parcelas subdivididas. (CAMPINAS, 1983/84)

L 902		L 903		L 922		L 16		Ast 86-4	
ug/ml	Médias	ug/ml	Médias	ug/ml	Médias	ug/ml	Médias	ug/ml	Médias
1,5	19,5	1,5	15,5	4,5	14,1	Zero	17,9	Zero	22,9
Zero	19,5	3,0	14,3	1,5	13,7	1,5	14,4	1,5	18,9
3,0	17,4	Zero	14,1	Zero	13,4	3,0	5,6	3,0	16,7
4,5	17,3	4,5	11,6	6,0	13,0	4,5	2,6	4,5	9,5
6,0	13,7	6,0	9,3	7,5	12,4	6,0	2,3	6,0	5,6
7,5	10,5	7,5	7,8	3,0	12,1	7,5	1,8	7,5	4,5
9,0	7,7	9,0	6,3	9,0	10,2	9,0	1,7	9,0	3,8
10,5	6,7	10,5	5,3	10,5	8,0	10,5	1,5	12,0	3,3
12,0	5,7	12,0	4,9	12,0	5,4	12,0	1,4	10,5	2,9
13,5	5,0	13,5	4,4	13,5	4,2	13,5	1,4	13,5	2,7

continua ...

QUADRO 10. (continuação)

L 910		F ₁ (L903 x L902)		F ₁ (L922 x L902)		F ₁ (L16 x L902)		F ₁ (Ast86-4 x L902)	
ug/ml	Médias	ug/ml	Médias	ug/ml	Médias	ug/ml	Médias	ug/ml	Médias
Zero	13,3	1,5	20,0	1,5	19,7	1,5	22,0	1,5	25,9
1,5	11,5	Zero	19,8	4,5	19,7	3,0	20,3	Zero	24,2
3,0	5,7	3,0	19,1	7,5	19,2	Zero	19,6	3,0	21,6
4,5	3,9	4,5	19,0	6,0	19,1	4,5	16,5	4,5	16,6
6,0	2,8	6,0	16,7	3,0	19,0	6,0	10,7	6,0	10,0
7,5	2,6	7,5	12,2	9,0	18,0	7,5	6,7	7,5	7,1
9,0	2,5	9,0	10,1	Zero	17,5	9,0	5,6	9,0	6,1
10,5	2,1	10,5	8,2	10,5	15,7	10,5	5,0	10,5	5,3
13,5	1,9	12,0	6,5	12,0	12,9	12,0	4,8	12,0	4,9
12,0	1,8	13,5	6,0	13,5	10,1	13,5	4,2	13,5	4,8

continua ...

QUADRO 10. (continuação)

F ₁ (L910 x L902)		F ₁ (L903 x L922)		F ₁ (L903 x L16)		F ₁ (L910 x L903)		F ₁ (L16 x L922)	
ug/ml	Médias	ug/ml	Médias	ug/ml	Médias	ug/ml	Médias	ug/ml	Médias
1,5	19,3	4,5	18,3	1,5	21,4	1,5	19,9	4,5	14,2
Zero	19,2	3,0	17,6	3,0	20,1	Zero	18,0	1,5	14,1
3,0	18,4	1,5	17,1	Zero	17,3	3,0	17,9	Zero	13,6
4,5	12,1	Zero	16,4	4,5	13,9	4,5	13,6	3,0	13,3
6,0	7,3	6,0	16,2	6,0	10,4	6,0	8,9	6,0	12,9
7,5	6,3	7,5	14,3	7,5	6,6	7,5	6,5	7,5	12,9
9,0	5,1	9,0	12,0	9,0	5,5	9,0	5,4	9,0	11,7
10,5	4,9	10,5	9,9	10,5	4,7	10,5	4,7	10,5	8,2
12,0	4,3	12,0	7,2	12,0	4,4	12,0	4,4	12,0	7,5
13,5	4,1	13,5	5,7	13,5	4,1	13,5	4,2	13,5	5,8

continua...

QUADRO 10. (continuação)

F ₁ (Ast86-4xL922)		F ₁ (L910 x L922)		F ₁ (L16xAst86-4)		F ₁ (L910 x L16)		F ₁ (L910 x Ast86-4)	
ug/ml	Médias	ug/ml	Médias	ug/ml	Médias	ug/ml	Médias	ug/ml	Médias
Zero	20,4	1,5	18,3	1,5	26,2	1,5	16,3	1,5	17,1
4,5	17,6	3,0	17,8	Zero	25,1	Zero	13,7	Zero	14,8
1,5	17,4	Zero	16,8	3,0	18,8	3,0	7,2	3,0	10,7
3,0	17,3	4,5	13,9	4,5	9,2	4,5	3,9	4,5	6,2
6,0	15,3	6,0	9,0	6,0	5,6	6,0	3,1	6,0	4,2
7,5	9,2	7,5	5,6	7,5	4,6	7,5	2,9	7,5	4,1
9,0	6,2	9,0	5,4	9,0	4,1	12,0	2,8	10,5	3,0
10,5	5,4	10,5	4,7	10,5	3,9	9,0	2,6	9,0	2,9
12,0	4,9	12,0	4,3	12,0	3,6	10,5	2,5	12,0	2,9
13,5	4,6	13,5	4,3	13,5	3,5	13,5	2,2	13,5	2,2

1/ Linhagens tolerantes: L902, L903 e L922. Linhagens sensíveis: L16, 1910 e Ast 86-4.
 2/ O híbrido F₁(L903 x Ast 86-4) não foi incluído no experimento.

Médias seguidas pela mesma barra não diferem significativamente, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Tukey.

Entre os cruzamentos envolvendo linhagens tolerantes e sensíveis apenas para os híbridos F_1 (L 910 x L 902) e F_1 (L 902 x Ast86-4) o nível zero difere de 4,5. Assim, excetuando-se o F_1 (L 16 x L 922), nesses cruzamentos parece haver uma diminuição da tolerância com relação ao pai tolerante. Essas constatações indicam que, quando se deseja utilizar apenas dois níveis no experimento, a concentração zero e 4,5 ug/ml são as mais adequadas para promover a discriminação entre genótipos tolerantes e sensíveis. Para essa solução nutritiva, P. R. FURLANI (comunicação pessoal) sugere também a concentração de 4,5 ug Al^{3+} /ml para tal objetivo.

As porcentagens de crescimento, em relação ao nível zero, das linhagens e dos híbridos são mostradas na FIGURA 09. Nos cruzamentos entre tolerantes e sensíveis, até o nível 4,5 ug/ml, houve tendência dos híbridos apresentarem porcentagem de crescimento semelhante ao pai mais tolerante, evidenciando um certo grau de dominância. Nos níveis mais altos, a tolerância foi intermediária na maioria dos casos, como se não houvesse efeito de dominância. É possível visualizar o efeito heterótico para tolerância no gráfico do cruzamento entre as linhagens L 902 e L 922. O híbrido desse cruzamento exibiu tolerância excepcional em relação aos outros híbridos. Como se observa nas FIGURA 09, os cruzamentos entre linhagens sensíveis produziram híbridos sensíveis. Isso indica que o vigor híbrido expresso na geração F_1 não intensifica e nem parece ter relação com a tolerância ao Al^{3+} .

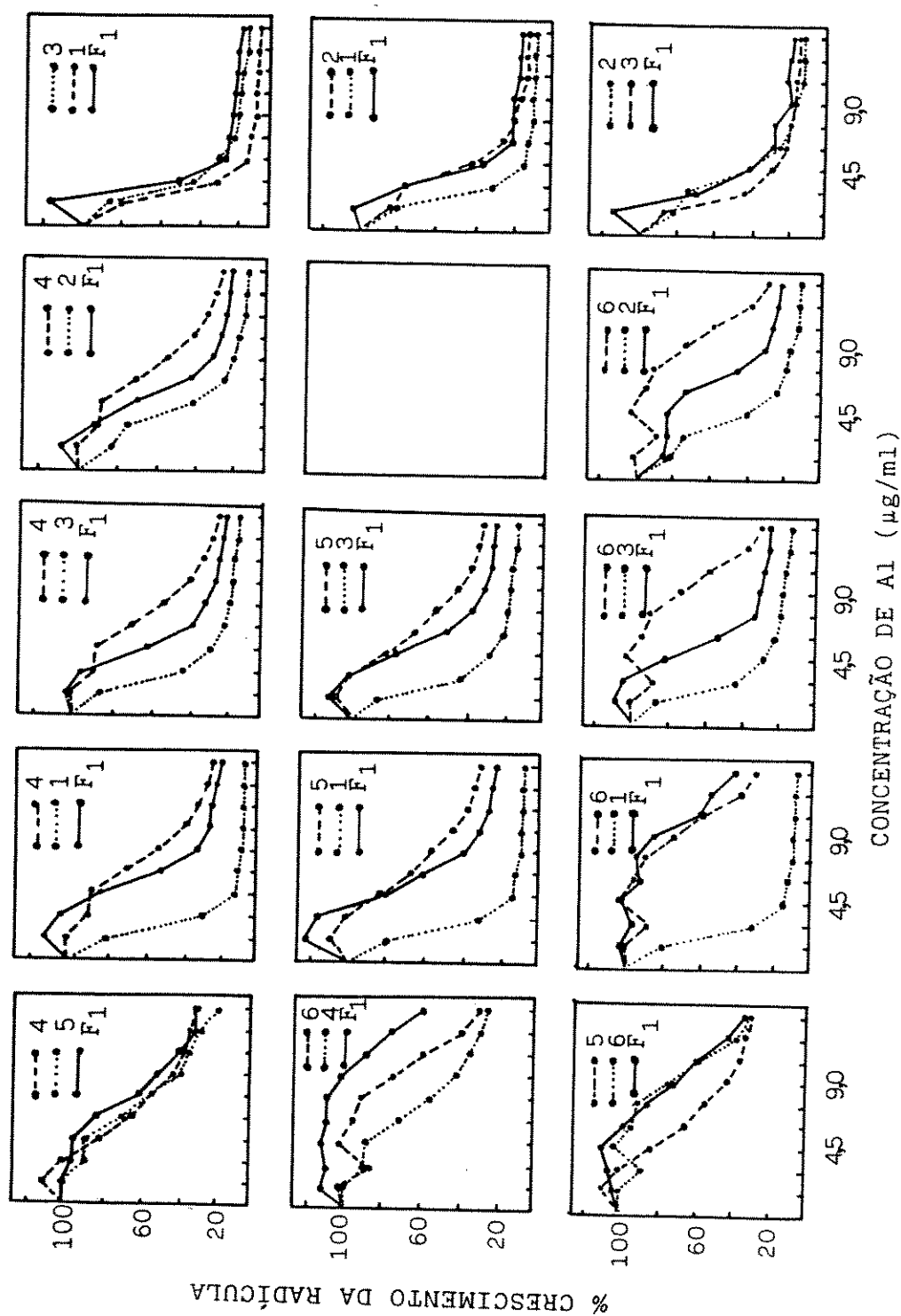


FIGURA 09. Gráficos das porcentagens de crescimento, em relação ao nível zero, da radícula de plântulas de seis linhagens de milho de seus híbridos F₁ (o híbrido L903xAst86-4 não foi incluído), desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva com dez níveis de alumínio. (Linhagens: 1=L16; 2=Ast 86-4; 3=L910; 4=L902; 5=L903; 6=L922)

As mudanças nas relações de dominância verificadas nos vários níveis de Al^{3+} reforçam a idéia de interação entre o sistema genético responsável pela tolerância e os níveis de Al^{3+} . Outra explicação poderia ser dada baseada em diferenças nos sistemas genéticos atuantes nos diferentes níveis. Variações semelhantes nas relações de dominância foram verificadas por CAMARGO (1981) em trigo.

Pela observação das médias dentro de cada genótipo (QUADRO 10) e dos gráficos da porcentagem de crescimento (FIGURA 09), nota-se que o efeito tóxico manifesta-se a partir de determinado nível de Al^{3+} . Quanto mais tolerante o genótipo, maior a concentração para o início da descendência da curva. Então, existe uma faixa do gradiente de Al^{3+} onde há um declínio do crescimento da radícula. Após essa faixa, o crescimento da radícula entra em um patamar onde a porcentagem de crescimento diminui muito lentamente. Crescimento nulo da radícula talvez só possa ser alcançado com concentrações de alumínio muito mais elevadas do que as utilizadas no experimento. Outra alternativa seria manter as concentrações de alumínio e aumentar a concentração salina da solução ou, então, aumentar a temperatura. Os maiores níveis de Al^{3+} utilizados não reduziram o crescimento da radícula de alguns genótipos até o patamar de estabilização, como por exemplo o $F_1(L\ 902 \times L\ 922)$.

Os coeficientes de correlação simples e regressão linear do CLR foram calculados para os dez níveis de Al^{3+} .

Repetiu-se os cálculos para a faixa de transição entre os níveis sem efeito tóxico para o genótipo e os que causam redução extrema do crescimento da radícula (QUADRO 11). Todos os parâmetros foram significativos, porém, a utilização de todos os níveis poderia causar distorções na avaliação da tolerância. Muitos dos níveis incluídos não teriam efeito tóxico ou, por outro lado, causariam redução extrema do crescimento da radícula, o que se refletiria na inclinação da reta e na estimativa da dose de Al^{3+} necessária para 50% de redução do crescimento. Por isso, a regressão na faixa de transição parece ser mais adequada para a ordenação dos genótipos quanto à tolerância, pois abrange somente os níveis de alumínio na região descendente da curva de crescimento.

Os gráficos da regressão da faixa de transição são mostrados na FIGURA 10. As concentrações de Al^{3+} para 50% de crescimento da radícula em cada genótipo, em relação ao nível zero $\mu g/ml$, estão no QUADRO 11. No gráfico, a tolerância é inferida pela posição da reta em relação à abscissa, ou seja, pela distância da ordenada. As variações, em relação à ordenada, da distância que o início da reta fica da origem refletem apenas diferenças entre os genótipos quanto ao crescimento da radícula na ausência de Al^{3+} tóxico. Quanto maior a inclinação da reta, menor a faixa de transição entre as concentrações de alumínio sem efeito tóxico e as concentrações com redução máxima.

QUADRO 11. Coeficientes de correlação simples e regressões lineares do comprimento líquido da radícula de plântulas de seis linhagens de milho e de seus híbridos F₁'s (o híbrido L903 x Ast 86-4 não foi incluído), desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em dez níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1983/84)

Genótipo	Dez níveis			Faixa de transição ^{1/}				
	a	b	r	Níveis de Alumínio				
				Alumínio				
					a	b	r	ug Al ³⁺ para 50% crescimento
L902	20,7853	-1,2596**	-0,9778**	1,5 - 9,0	22,6827	-1,5878**	-0,9761**	8,2
L903	15,4684	-0,9082**	-0,9685**	1,5 - 7,5	17,8080	-1,3600**	-0,9938**	7,9
L922	15,3740	-0,7018**	-0,8868**	7,5 - 12,0	24,1620	-1,5553**	-0,9987**	11,2
L16	12,2193	-1,0614**	-0,7998**	0 - 6,0	17,1520	-2,8707*	-0,9503*	2,9
L910	10,0693	-0,7796**	-0,8464**	0 - 6,0	13,1620	-1,9093**	-0,9635**	3,4
Ast 86-4	19,3709	-1,5261**	-0,9129**	0 - 7,5	22,9514	-2,6551**	-0,9836**	4,3
F ₁ (L903 x L902)	22,0593	-1,2280**	-0,9685**	4,5 - 12,0	26,2353	-1,7093**	-0,9858**	9,6
F ₁ (L922 x L902)	20,8042	-0,5479**	-0,7684**	7,5 - 13,5	31,4330	-1,5460**	-0,9902**	14,7
F ₁ (L16 x L902)	21,6796	-1,5047**	-0,9392**	3,0 - 7,5	29,7680	-3,0887**	-0,9968**	6,5
F ₁ (L910 x L902)	19,1013	-1,3343**	-0,9272**	1,5 - 7,5	23,7920	-2,4733**	-0,9688**	5,7
F ₁ (L902 x Ast 86-4)	24,5371	-1,7615**	-0,9363**	1,5 - 7,5	30,9580	-3,2747**	-0,9946**	5,8
F ₁ (L903 x L922)	19,5702	-0,9057**	-0,9096**	4,6 - 13,5	24,8285	-1,4317**	-0,9986**	11,7
F ₁ (L903 x L16)	20,2302	-1,3892**	-0,9233**	1,5 - 7,5	26,3070	-2,6220**	-0,9872**	6,7
F ₁ (L910 x L903)	19,2260	-1,3151**	-0,9399**	1,5 - 7,5	24,1040	-2,3920**	-0,9915**	6,3
F ₁ (L922 x L16)	15,4865	-0,6050**	-0,8933**	7,5 - 13,5	22,0340	-1,2227**	-0,9789**	12,5
F ₁ (L902 x L922)	18,3584	-1,2362**	-0,9296**	1,5 - 7,5	22,2330	-2,2887**	-0,9767**	6,5
F ₁ (Ast 86-4 x L922)	20,8020	-1,3280**	-0,9558**	4,5 - 10,5	27,4680	-2,2293**	-0,9699**	7,8
F ₁ (L910 x L16)	11,8400	-0,9080**	-0,8067**	1,5 - 6,0	18,2850	-2,8470*	-0,9148*	4,0
F ₁ (L16 x Ast 86-4)	22,5273	-1,7876**	-0,8785**	1,5 - 7,5	29,7990	-3,7620*	-0,9560*	4,6
F ₁ (L910 x Ast 86-4)	13,9081	-1,0553**	-0,8836**	1,5 - 6,0	20,2600	-2,8600*	-0,9744*	4,5

* Significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste t.

** Significativo, ao nível de 1% de probabilidade, pelo teste t.

^{1/} Faixa de transição do gradiente de Al³⁺ correspondente à transição entre os níveis sem efeito tóxico e os níveis que causam redução extrema do crescimento da radícula.

As letras a, b e r referem-se ao intercepto, coeficientes de regressão e correlação, respectivamente.

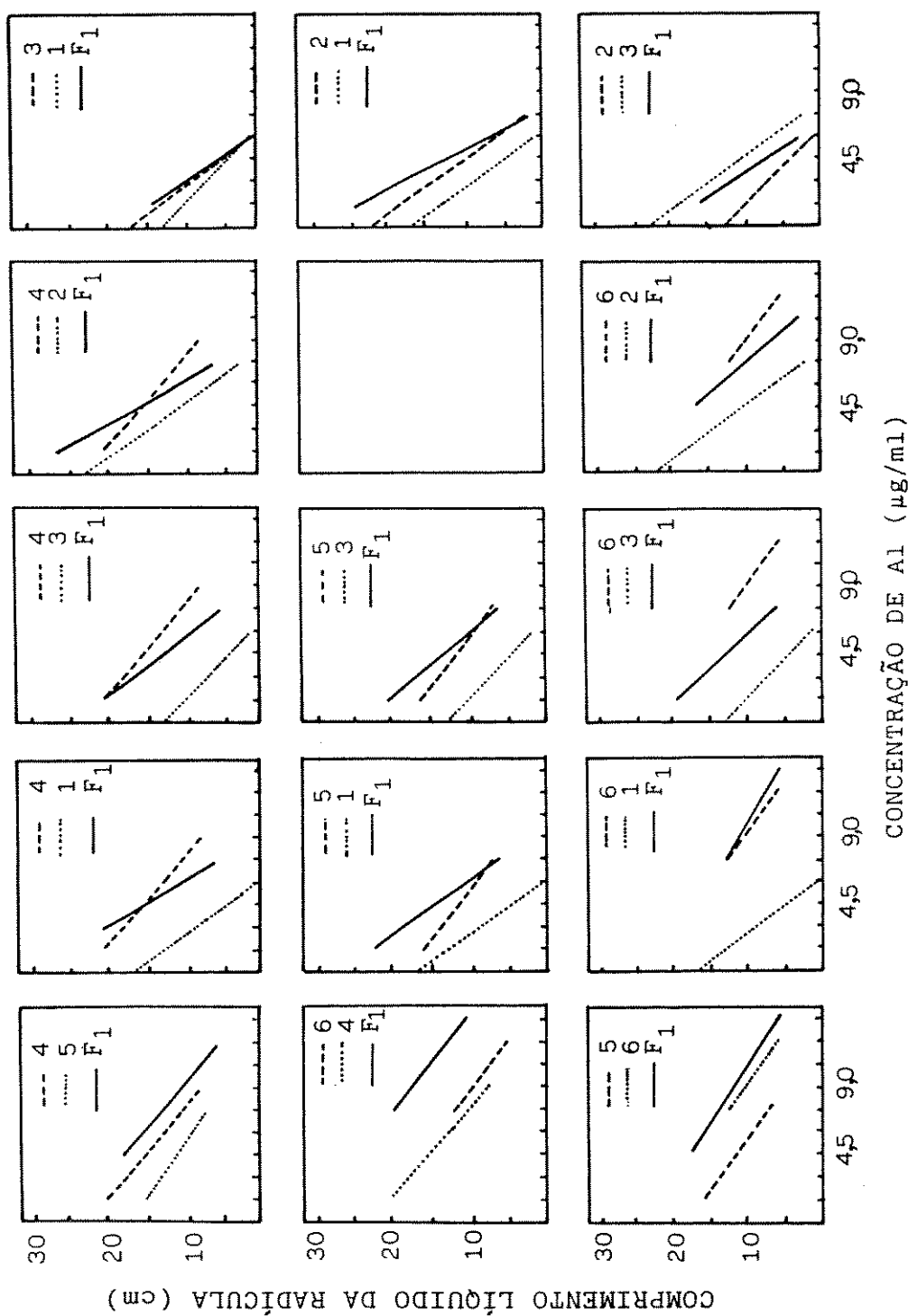


FIGURA 10. Gráficos da regressão do comprimento líquido da radícula de plântulas de seis linhagens de milho de seus híbridos F_1 (o híbrido L903xAst86-4 não foi incluído), desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva com dez níveis de alumínio. (Linhagens: 1=L16; 2=Ast86-4; 3=L910; 4=L902; 5=L903; 6=L922)

As concentrações que reduzem 50% do crescimento (QUADRO 11) permitem a classificação dos genótipos quanto à tolerância. A linhagem L 922 é a mais tolerante e a L 16 a mais sensível. O híbrido F_1 (L 902 x L 922) é o genótipo mais tolerante e envolve as duas linhagens mais tolerantes. Entretanto, o segundo híbrido mais tolerante, ou seja, F_1 (L 922 x L 16), envolve a linhagem mais tolerante e a mais sensível. Além disso, o híbrido F_1 (L 902 x L 922) é mais tolerante do que a linhagem L 922. Os híbridos resultantes de cruzamentos de linhagens sensíveis têm o crescimento da radícula reduzido em 50% com concentrações de Al^{3+} semelhantes às observadas para linhagens sensíveis. Esses dados, como já foi dito anteriormente, constituem indícios de independência entre a tolerância e o vigor híbrido.

4.5. Análise do cruzamento dialélico de linhagens homozigóticas de milho, tolerantes e sensíveis ao alumínio.

Os dados do comprimento líquido da radícula (CLR) de um cruzamento dialélico de seis linhagens homozigóticas, incluindo os cruzamentos recíprocos, foram obtidos em cinco níveis de Al^{3+} . Para avaliação da estabilidade dos efeitos aditivos, dominância e epistáticos nas diferentes concentrações de Al^{3+} , procedeu-se a análise de variância conjunta desenvolvida por ALLARD (1956) e CRUMPACKER e ALLARD (1962). Todas as interações foram significativas (QUADRO 12), indi-

QUADRO 12. Análise conjunta de variância quanto à estabilidade dos efeitos de dominância e epistasia, para o comprimento da radícula de plântulas, de um dialelo completo, incluindo os cruzamentos recíprocos, de seis linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1984/85)

F.V.	G.L.	Q.M.	F
NÍVEIS DE ALUMÍNIO (A)	4	0,0652	15,38**
DOMINANCIA (D)	1	0,1015	23,94**
LINHAGENS (L)	5	0,4179	98,61**
BLOCOS/A	10	0,0805	18,99**
A X D	4	0,0160	3,77**
A X L	20	0,4349	102,62**
D X L	5	0,0174	4,11**
A X D X L	20	0,0234	5,51**
L X BLOCOS/A	50	0,0437	10,31**
D X BLOCOS/A	10	0,0154	3,63**
D X L X BLOCOS/A (erro)	50	0,0042	
TOTAL	179	0,0845	

** Significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste F.

cando instabilidade dos efeitos genéticos nos níveis de Al^{3+} estudados. Consequentemente, torna-se não recomendável a análise global do dialelo, envolvendo todas as concentrações. Ao contrário, a significância das interações sugere que a análise dialélica deve ser efetuada dentro de cada nível de Al^{3+} , separadamente.

A análise de variância, executada dentro de cada concentração, revelou diferenças significativas entre genótipos (QUADRO 13). A existência de diferenças entre genótipos é condição necessária para o prosseguimento da análise da tabela dialélica. A comparação das médias é apresentada no QUADRO 14. Percebe-se, claramente, alterações na ordenação dos genótipos dentro dos níveis, evidenciando possíveis modificações que ocorrem no sistema genético da tolerância em concentrações crescentes de alumínio.

Esse resultado não é surpreendente, pois confirma as indicações obtidas em experimentos anteriores deste trabalho, de que há interação do sistema genético com níveis de Al^{3+} . Outra alternativa, também mencionada anteriormente, é a possibilidade de sistemas genéticos diferentes, excludentes ou não, atuarem nos diferentes níveis, à semelhança das modificações que ocorrem no sistema genético dependente da concentração de Al^{3+} , encontrada por CAMARGO (1981) em trigo.

A análise dialélica pelo método de Griffing mostrou efeitos da capacidade geral de combinação (cgc) e da capacidade específica de combinação (cec) altamente signifi-

QUADRO 13. Análise de variância do comprimento líquido da radícula (cm) de plântulas de seis linhagens de milho e de seus híbridos F₁'s, incluindo os cruzamentos recíprocos, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1984/85)

		Quadrados Médios				
F.V.	G.L.	ug Al ³⁺ /ml				
		Zero	2,25	4,5	6,75	9,0
BLOCOS	2	1,0448NS	61,8267**	16,4468**	39,7159**	18,1075**
GENÓTIPOS	35	88,2495**	51,3366**	99,8209**	99,5155**	59,9479**
ERRO	70	4,8899	2,6213	2,3824	3,1104	1,5847
CV (%)		10,74	8,45	11,79	18,81	18,86

NS Não significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste F.

** Significativo, ao nível de 1% de probabilidade, pelo teste F.

QUADRO 14. Médias do comprimento líquido da radícula (cm) de plântulas de seis linhagens de milho e seus híbridos F_1 's, incluindo os recíprocos, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio, no delineamento em blocos completos casualizados, com três repetições. (CAMPINAS, 1984/85)

Genótipo	ug Al^{3+}/ml				
	Zero	2,25	4,5	6,75	9,0
L16	21,30 defg	9,67 k	2,03 m	1,73 i	1,27 m
Ast 86-4	29,47 abc	22,83 abcde	8,90 hij	4,70 hi	3,50 jklm
L910	11,07 j	10,00 k	8,83 klm	2,57 i	1,63 m
L902	20,23 efgh	18,37 fghi	18,50 abcd	15,10 abcd	7,30 fghij
L903	16,50 fghij	16,53 ghij	11,63 fghij	8,87 efgh	7,07 fghijk
L922	16,13 ghij	16,97 ghij	16,80 bcd	17,60 abc	15,23 bc
F1(L16xAst86-4)	31,70 a	25,73 ab	7,13 jkl	4,53 hi	3,27 jklm
F1(Ast86-4xL16)	29,87 abc	25,07 abcd	8,20 hijk	4,67 hi	3,23 jklm
F1(L16 x L910)	13,90 hij	12,67 jk	3,57 lm	2,60 i	1,90 lm
F1(L910 x L16)	15,80 ghij	14,87 hijk	3,97 klm	2,63 i	1,70 lm
F1(L16 x L910)	18,73 fghi	20,27 cdefg	14,40 defg	7,50 fghi	4,40 jklm
F1(L902 x L16)	20,63 efgh	17,43 ghij	10,37 ghij	5,50 hi	3,50 jklm
F1(L16 x L903)	18,87 fghi	19,43 efghi	11,97 efgh	7,33 fghi	5,23 hijklm
F1(L903 x L16)	21,77 defg	20,73 bcdefg	11,70 efghi	7,37 fghi	4,87 ijklm
F1(L16 x L922)	20,67 efgh	18,03 fghi	16,07 cdef	12,33 cdef	9,10 efgh
F1(L922 x L16)	22,70 cdefg	21,17 abcdef	17,40 abcd	11,70 cdef	8,63 efghi
F1(Ast86-4xL910)	23,43 bcdef	19,43 efghi	7,23 jkl	4,40 hi	3,13 klm
F1(L910xAst86-4)	27,97 abcd	19,93 defghi	7,37 ijkl	4,20 hi	3,10 klm
F1(Ast86-4xL902)	26,53 abcde	25,47 abc	19,30 abc	11,50 cdef	5,77 ghijkl
F1(L902xAst86-4)	26,17 abcde	24,77 abcd	18,67 abcd	11,43 defg	5,37 ghijklm
F1(Ast86-4xL903)	26,23 abcde	25,13 abcd	17,83 abcd	13,67 bcd	9,40 efg
F1(L903xAst86-4)	30,27 ab	27,23 a	18,23 abcd	12,80 bcdef	6,47 fghijk
F1(Ast86-4xL922)	23,43 bcdef	20,20 cdefg	20,40 abc	17,30 abcd	10,10 def
F1(L922xAst86-4)	26,27 abcde	23,73 abcde	20,87 ab	15,83 abcd	9,37 efg
F1(L910 x L902)	15,60 ghij	15,73 ghij	9,60 hij	5,53 hi	3,23 jklm
F1(L902 x L910)	13,97 hij	14,63 ijk	8,97 hij	5,53 hi	4,13 jklm
F1(L910 x L903)	15,77 ghij	16,93 ghij	10,47 ghij	5,07 hi	3,93 jklm
F1(L903 x L910)	16,60 fghij	17,30 ghij	8,97 hij	4,47 hi	3,70 jklm
F1(L910 x L922)	13,63 hij	17,20 ghij	11,50 ghij	5,70 ghi	4,47 jklm
F1(L922 x L910)	12,97 ij	17,20 ghij	9,70 hij	5,40 hi	4,53 ijklm
F1(L902 x L903)	18,60 fghi	18,43 efghi	16,20 cde	13,93 bcde	10,13 def
F1(L903 x L902)	20,40 efgh	17,60 fghij	16,73 bcd	13,07 bcdef	10,37 def
F1(L902 x L922)	19,77 efghi	18,40 fghi	21,23 ab	21,47 a	19,63 a
F1(L922 x L902)	18,53 fghi	19,43 efghi	21,47 a	21,13 a	16,43 ab
F1(L903 x L922)	18,10 fghij	20,10 defgh	20,27 abc	18,53 ab	13,63 bcd
F1(L922 x L903)	17,57 ghij	20,77 bcdefg	19,67 abc	17,00 abcd	11,57 cde

Médias seguidas pela mesma letra não diferem significativamente, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Tukey.

cativos, em todos os níveis de Al^{3+} estudados (QUADRO 15). A cgc parece ser mais importante do que a cec, se comparados os quadrados médios. As linhagens utilizadas no dialelo são diferentes quanto ao endosperma. Três delas, consideradas tolerantes, são 'Cateto', com grãos pequenos e endosperma flint. As três linhagens sensíveis são dentadas, com endosperma maior. Essa diferença talvez resultasse em efeito materno porque, na fase de desenvolvimento avaliada as plântulas utilizam as reservas do endosperma para crescimento. No entanto, a análise de Griffing não detectou diferenças significativas entre os cruzamentos recíprocos (QUADRO 15) em qualquer das concentrações. A ausência de efeito recíproco também foi notada por RHUE et al. (1978) e GARCIA e SILVA (1979).

São evidentes as alterações nas estimativas da cgc, à medida que aumenta a concentração de Al^{3+} (QUADRO 16). Apenas a linhagem L 910 manteve-se como a linhagem de menor cgc em todos os níveis. A linhagem dentada L 16 apresentou razoável performance na ausência de alumínio, mas diminuiu consideravelmente o desempenho já em 2,25 ug/ml. O comportamento da L 922, considerada a mais tolerante do conjunto, foi contrário. O desempenho melhorou progressivamente com o aumento da concentração de Al^{3+} na solução, destacando-se sobremaneira em 9,0 ug/ml. Até 4,5 ug/ml, a estimativa da cgc de Ast 86-4 foi positiva e em 2,25 apresentou a melhor cgc, indicando que nesse nível o Al^{3+} não tem efeito tóxico severo

QUADRO 15. Análise de variância, pelo método de Griffing, do comprimento da radícula (cm) de plântulas de seis linhagens e de seus híbridos F₁'s, incluindo os cruzamentos recíprocos, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, no delineamento em blocos completos casualizados, em cinco níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1984/85)

F.V.	G.L.	Quadrados Médios				
		ug Al ³⁺ /ml				
		Zero	2,25	4,5	6,75	9,0
Capac. Geral Combinação	5	179,6781**	82,7000**	195,3875**	198,7633**	114,6068**
Capac. Espec. Combinação	15	1,6190**	10,8279**	11,6234**	10,7738**	7,5506**
Efeito Recíproco	15	2,5689NS	1,5308NS	0,8923NS	0,3676NS	0,8630NS
Erro	70	1,6300	0,8738	0,7941	1,0368	0,5283

NS Não significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste F.

** Significativo, ao nível de 1% de probabilidade, pelo teste F.

QUADRO 16. Estimativas dos efeitos da Capacidade Geral de Combinação ($\hat{g}_i$) para o comprimento líquido da radícula de plântulas de um cruzamento dialélico de seis linhagens de milho, incluindo os cruzamentos recíprocos, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio. (CAM-PINAS, 1984/85)

LINHAGENS	ug Al ³⁺ /ml				
	Zero	2,25	4,5	6,75	9,0
L 16	0,849	-1,263	-4,017	-3,773	-2,644
Ast 86-4	6,980	4,371	0,498	-0,431	-1,157
L 910	-4,606	-3,659	-5,670	-5,352	-3,585
L 902	-0,638	-0,074	3,074	2,658	1,455
L 903	-0,822	0,593	1,521	1,340	1,112
L 922	-1,762	0,031	4,594	5,558	4,819
Desvio Padrão					
$\hat{g}_i$	2,8148	2,0611	1,9391	2,2450	1,6025
$\hat{g}_i - \hat{g}_j$	4,3607	3,1928	3,0439	3,4779	2,4825

sobre essa linhagem.

A alta cgc de uma linhagem dentada em baixas concentrações de alumínio não contraria a hipótese de controle poligênico da tolerância ao Al^{3+} em milho. Aliás, esta é uma constatação favorável. A linhagem dentada Ast 86-4 poderia possuir genes para tolerância em maior frequência do que L 16 e L 910, que são dentadas e mais sensíveis. Para isso, vários locos poderiam estar envolvidos na expressão da tolerância. No mesmo sentido, o comportamento excepcional da L 922, em níveis mais elevados de Al^{3+} , é uma ocorrência previsível pela hipótese.

Com relação à capacidade específica de combinação (cec) (QUADROS 17 a 21), na ausência de alumínio, destacaram-se os cruzamentos Ast 86-4 x L 16, Ast 86-4 x L910 e L 922 X L 16. Entretanto, na presença de alumínio, os efeitos da cec modificaram-se com a concentração. O cruzamento L 902 x L 922 apresentou cec pronunciada nos níveis altos, corroborando os dados do experimento anterior sobre a resposta de híbridos e linhagens ao alumínio. Nesse experimento foi evidenciado um possível efeito heterótico para a tolerância nesse cruzamento.

Não foi notado efeito recíproco significativo nesse conjunto de linhagens (QUADRO 15), apesar da ocorrência de discrepâncias entre os recíprocos em alguns cruzamentos, como Ast 86-4 x L 910 e Ast 86-4 x L 903 (QUADRO 14). As estimativas dos efeitos recíprocos pelo modelo de Griffing es-

QUADRO 19. Estimativas dos efeitos da Capacidade Específica de Combinação ($\hat{s}_{ij}$) para o comprimento líquido da radícula de plântulas de um dialeto de seis linhagens de milho, incluindo os cruzamentos recíprocos, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva com 4,5 ug Al^{3+} /ml. (CAMPINAS, 1984/85)

LINHAGENS	$\hat{s}_{ij}$					
	L 16	Ast 86-4	L 910	L 902	L 903	L 922
L 16	-3,023	-1,903	0,370	0,241	1,244	3,071
Ast 86-4		-5,184	-0,616	2,325	2,923	2,455
L 910			2,082	-1,207	0,782	-1,412
L 902				-0,736	-1,217	0,594
L 903					-4,499	0,768
L 922						-5,476
Desvio Padrão						
CEC ($i=j$) = 6,2131; CEC ($i \neq j$) = 4,4804; $\hat{s}_{11} - \hat{s}_{jj} = 8,6092$; $\hat{s}_{11} - \hat{s}_{jk} = 7,4558$; $\hat{s}_{1j} - \hat{s}_{ik} = 6,8062$; $\hat{s}_{1j} - \hat{s}_{kl} = 6,0876$						

QUADRO 21. Estimativas dos efeitos da Capacidade Específica de Combinação ($\hat{s}_{ij}$) para o comprimento líquido da radícula de plântulas de um dialelo de seis linhas de milho, incluindo os cruzamentos recíprocos, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva com 9,0 ug Al^{3+} /ml. (CAMPINAS, 1984/85)

LINHAGENS	$\hat{s}_{ij}$					
	L 16	Ast 86-4	L 910	L 902	L 903	L 922
L 16	-0,117	0,376	1,354	-1,536	-0,093	0,016
Ast 86-4		-0,860	1,182	-1,403	1,306	-0,601
L 910			2,125	-0,865	-0,387	-3,409
L 902				-2,285	1,008	5,081
L 903					-1,829	-0,005
L 922						-1,082
Desvio Padrão						
$CEC (i=j) = 5,0675$; $CEC (i \neq j) = 3,6542$; $\hat{s}_{11}-\hat{s}_{jj} = 7,0216$; $\hat{s}_{11}-\hat{s}_{jk} = 6,0809$; $\hat{s}_{1j}-\hat{s}_{ik} = 5,5510$; $\hat{s}_{1j}-\hat{s}_{kl} = 4,9650$						

tão relacionadas nos QUADROS 22 A 26.

O dialelo foi analisado também pela metodologia de Jinks-Hayman. As estimativas de V_r , W_r , (W_r+V_r) e (W_r-V_r) , nos cinco níveis de Al^{3+} , são apresentadas nos QUADROS 27 a 31. Os valores estimados dos parâmetros V_p , V_r , W_r e V_r estão relacionados nos QUADROS 32 e 33.

A adequação do modelo aditivo-dominante (ausência de epistasia) foi testada pela análise de variância de (W_r+V_r) e (W_r-V_r) (QUADROS 34, 35 e 36) e pela análise de regressão conjunta de W_r/V_r (QUADROS 37, 38 e 39). O primeiro teste não mostrou heterogeneidade de (W_r+V_r) e (W_r-V_r) entre os arranjos apenas no nível zero, enquanto nos outros níveis houve significância dos dois parâmetros. No entanto, o coeficiente b não diferiu de 1 (um) somente na concentração 2,25 ug/ml. Dessa maneira, a interpretação genética dos resultados, em qualquer dos níveis, pode não ser consistente. A transformação logarítmica foi suficiente para eliminar as distorções da epistasia nos níveis 2,25, 6,75 e 9,0 ug/ml. Para o ajustamento ao modelo aditivo-dominante foi necessário eliminar as linhagens L 922 e L 910 nos níveis zero e 4,5 ug/ml, respectivamente.

Estes dados não permitem esclarecer o tipo de interação não-alélica que poderia estar presente. Entretanto, como há uma tendência clara dos coeficientes da regressão W_r/V_r serem menor do que a unidade (QUADROS 37, 38, 39), pode-se suspeitar de interação do tipo complementar ou de cor-

QUADRO 22. Estimativas dos efeitos recíprocos ($\hat{r}_{ij}$) para o comprimento líquido da ra-
dícula de plântulas de um dialelo de seis linhagens de milho, desenvolvidas
durante sete dias em solução nutritiva sem alumínio. (CAMPINAS, 1984/85)

LINHAGENS	$\hat{r}_{ij}$				
	Ast 86-4	L 910	L 902	L 903	L 922
L 16	0,915	-0,950	-0,950	-1,450	-1,015
Ast 86-4		-2,270	0,180	-2,020	-1,420
L 910			0,815	-0,415	0,330
L 902				-0,900	0,620
L 903					0,265
Desvio Padrão					
$\hat{r}_{ij} = 7,5531 \ (i \neq j); \hat{r}_{ij} - \hat{r}_{kl} = 10,6816 \ (i \neq j : k \neq l)$					

QUADRO 23. Estimativas dos efeitos recíprocos ($\hat{r}_{ij}$) para o comprimento líquido da ra-
dícula de plântulas de um dialelo de seis linhagens de milho, desenvolvidas
durante sete dias em solução nutritiva com 2,25 ug Al^{3+} /ml. (CAMPINAS,
1984/85)

LINHAGENS	$\hat{r}_{ij}$				
	Ast 86-4	L 910	L 902	L 903	L 922
L 16	0,280	-1,100	1,420	-0,650	-1,570
Ast 86-4		-0,250	0,350	-1,050	-1,765
L 910			0,550	-0,185	0,000
L 902				0,415	-0,515
L 903					-0,335
Desvio Padrão					
$\hat{r}_{ij} = 5,5301 \ (i \neq j); \hat{r}_{ij} - \hat{r}_{ki} = 7,8207 \ (i \neq j ; k \neq i)$					

QUADRO 24. Estimativas dos efeitos recíprocos ($\hat{r}_{ij}$) para o comprimento líquido da ra-
dícula de plântulas de um dialeto de seis linhagens de milho, desenvolvidas
durante sete dias em solução nutritiva com 4,5 ug Al³⁺/ml. (CAMPINAS,
1984/85)

LINHAGENS	$\hat{r}_{ij}$			
	Ast 86-4	L 910	L 902	L 903
L 16	-0,535	-0,200	2,015	0,135
Ast 86-4		-0,070	0,315	-0,200
L 910			0,315	0,750
L 902				-0,265
L 903				0,300
Desvio Padrão				
$\hat{r}_{ij} = 5,2720 (i \neq j); \hat{r}_{ij} - \hat{r}_{kl} = 7,4558 (i \neq j; k \neq l)$				

QUADRO 25. Estimativas dos efeitos recíprocos ($\hat{r}_{ij}$) para o comprimento líquido da ra-
dícula de plântulas de um dialelo de seis linhagens de milho, desenvolvidas
durante sete dias em solução nutritiva com 6,75 ug Al³⁺/ml. (CAMPINAS,
1984/85)

LINHAGENS	$\hat{r}_{ij}$			
	Ast 86-4	L 910	L 902	L 903
L 16	-0,070	-0,015	0,000	-0,020
Ast 86-4		0,100	0,035	0,435
L 910			0,000	0,300
L 902				0,430
L 903				0,765
Desvio Padrão				
$\hat{r}_{ij} = 6,0240 (i \neq j); \hat{r}_{ij} - \hat{r}_{k1} = 8,5192 (i \neq j; k \neq 1)$				

QUADRO 26. Estimativas dos efeitos recíprocos ($\hat{r}_{ij}$) para o comprimento líquido da ra-
dícula de plântulas de um dialélico de seis linhagens de milho, desenvolvi-
das durante sete dias em solução nutritiva com 9,0 ug Al³⁺/ml. (CAMPINAS,
1984/85)

LINHAGENS	$\hat{r}_{ij}$			
	Ast 86-4	L 910	L 902	L 903
L 16	0,020	0,100	0,450	0,180
Ast 86-4		0,015	0,200	1,465
L 910			-0,450	0,115
L 902				0,120
L 903				1,030
Desvio Padrão				
$\hat{r}_{ij} = 4,2998 (i \neq j); \hat{r}_{ij} - \hat{r}_{kl} = 6,0809 (i \neq j; k \neq l)$				

QUADRO 27. Estimativas de V_r , W_r , W_r+V_r e W_r-V_r , baseadas nas médias de três repetições, do comprimento líquido da radícula de plântulas de dialelos, incluindo os recíprocos, com seis e cinco linhagens de milho, desenvolvidas em solução nutritiva sem alumínio. (CAMPINAS, 1984/85)

LINHAGENS	Seis Linhagens					Cinco Linhagens				
	Média	V _r	W _r	W _r +V _r	W _r -V _r	Média	V _r	W _r	W _r +V _r	W _r -V _r
L 16	21,44	30,7475	32,1996	62,9471	1,4521	21,39	37,8133	39,9033	77,7167	2,0900
Ast 86-4	27,57	8,2868	11,2945	19,5812	3,0077	28,11	7,7643	11,3572	19,1216	3,5929
L 910	15,98	28,5838	29,5697	58,1535	0,9859	16,52	31,1648	33,5833	64,7480	2,4185
L 902	19,95	15,1851	22,8299	38,0150	7,6448	20,11	17,9292	27,4946	45,4238	9,5654
L 903	19,76	21,3443	27,4493	48,7935	6,1050	20,15	25,5257	32,4235	57,9492	6,8978
L 922	18,83	18,1225	26,2921	44,4146	8,1695	-	-	-	-	-

QUADRO 28. Estimativas de V_r , W_r , W_r+V_r e W_r-V_r , baseadas nas médias de três repetições, do comprimento líquido da radícula de plântulas de dialelos, incluindo os recíprocos, com seis linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva com 2,25 ug Al^{3+} /ml. (CAMPINAS, 1984/85)

LINHAGENS	Medida Direta					Escala Logarítmica				
	Média	V _r	W _r	W _r +V _r	W _r -V _r	Média	V _r	W _r	W _r +V _r	W _r -V _r
L 16	17,89	30,4916	27,0218	57,5134	-3,4698	1,23	0,0226	0,0216	0,0442	-0,0009
Ast 86-4	23,52	7,5516	2,7274	10,4790	-4,6241	1,37	0,0028	0,0018	0,0046	-0,0009
L 910	15,49	12,3939	15,8901	28,2840	3,4962	1,18	0,0131	0,0156	0,0287	0,0025
L 902	19,99	10,9860	13,0931	24,0791	2,1071	1,27	0,0051	0,0079	0,0130	0,0028
L 903	19,75	12,9473	10,7761	23,7234	-2,1712	1,29	0,0054	0,0051	0,0106	-0,0003
L 922	19,18	4,4940	5,9094	10,4034	1,4154	1,28	0,0022	0,0033	0,0055	0,0012

QUADRO 29. Estimativas de V_r , W_r , W_r+V_r e W_r-V_r , baseadas nas médias de três repetições, do comprimento líquido da radícula de plântulas de dialelos, incluindo os recíprocos, com seis e cinco linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva com 2,25 ug Al^{3+}/ml . (CAMPINAS, 1984/85)

LINHAGENS	Seis Linhagens				Cinco Linhagens					
	Média		Média		Média		Média			
	V_r	W_r	W_r+V_r	W_r-V_r	V_r	W_r	W_r+V_r	W_r-V_r		
L 16	9,07	32,2865	35,0229	67,3095	2,7364	10,13	31,8348	33,4654	65,3002	1,6307
Ast 86-4	13,59	41,0075	39,5109	80,5184	-1,4965	14,84	39,1420	37,1818	76,3238	-1,9603
L 910	7,41	9,4306	18,3977	27,8283	8,9671	-	-	-	-	-
L 902	16,16	21,5816	25,5104	47,0920	3,9289	17,54	12,2583	18,4898	30,7482	6,2315
L 903	14,61	17,8870	19,8055	37,6926	1,9185	15,59	14,6534	15,1462	29,7996	0,4928
L 922	17,68	16,7811	15,8967	32,6779	-0,8844	19,10	5,3348	6,0286	11,3634	0,6938

QUADRO 30. Estimativas de V_r , W_r , W_r+V_r e W_r-V_r , baseadas nas médias de três repetições, do comprimento líquido da radícula de plântulas do dialelo, incluindo os recíprocos, de seis linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva com 6,75 ug Al^{3+}/ml . (CAMPINAS, 1984/85)

LINHAGENS	Medida Direta					Escala Logarítmica				
	Média	V _r	W _r	W _r +V _r	W _r -V _r	Média	V _r	W _r	W _r +V _r	W _r -V _r
L 16	5,80	14,4766	22,7288	37,2055	8,2522	0,67	0,0982	0,1236	0,2218	0,0253
Ast 86-4	9,15	31,6357	32,9756	64,6113	1,3398	0,89	0,0715	0,0983	0,1698	0,0268
L 910	4,22	1,9466	8,2540	10,2006	6,3074	0,60	0,0270	0,0643	0,0913	0,0373
L 902	12,23	35,6336	36,8612	72,4948	1,2276	1,04	0,0530	0,0877	0,1407	0,0347
L 903	10,91	23,8181	26,6028	50,4210	2,7847	1,00	0,0457	0,0694	0,1151	0,0237
L 922	15,13	33,7299	27,2443	60,9743	-6,4856	1,14	0,0479	0,0642	0,1121	0,0164

QUADRO 31. Estimativas de V_r , W_r , W_r+V_r e W_r-V_r , baseadas nas médias de três repetições, do comprimento líquido da radícula de plântulas do dialelo, incluindo os recíprocos, de seis linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva com 9,0 ug Al^{3+}/ml . (CAMPINAS, 1984/85)

LINHAGENS	Medida Direta					Escala Logarítmica				
	Média	V _r	W _r	W _r +V _r	W _r -V _r	Média	V _r	W _r	W _r +V _r	W _r -V _r
L 16	4,03	7,8513	14,3683	22,2196	6,5171	0,51	0,0955	0,1272	0,2227	0,0317
Ast 86-4	5,52	8,2753	13,8241	22,0993	5,5488	0,69	0,0482	0,0881	0,1363	0,0399
L 910	3,09	1,5733	5,5222	7,0954	3,9489	0,44	0,0697	0,1109	0,1806	0,0411
L 902	8,13	30,7674	28,2458	59,0132	-2,5215	0,83	0,0725	0,1078	0,1803	0,0354
L 903	7,79	10,9789	15,4933	26,4723	4,5144	0,85	0,0372	0,0791	0,1163	0,0419
L 922	11,49	24,3441	18,1336	42,4776	-6,2105	1,02	0,0468	0,0750	0,1218	0,0283

QUADRO 32. Valores estimados dos parâmetros V_p , $\bar{V}_r$, $\bar{u}_r$ e $V\bar{r}$ para o comprimento líquido da radícula de plântulas do dialélico de seis linhagens de milho, incluindo os cruzamentos recíprocos, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1984/85)

ug Al^{3+}/ml	Parâ- metro	Bloco			Média
		1	2	3	
Zero	V_p	25,7657	70,0070	31,1777	42,3168
	$\bar{V}_r$	19,0090	25,0857	17,0404	20,3783
	$\bar{u}_r$	18,3607	36,5112	19,9457	24,9392
	$V\bar{r}$	13,7422	20,3092	13,2495	15,7669
2,25	V_p	24,5977	33,2107	25,3257	27,7113
	$\bar{V}_r$	12,8420	14,1763	12,4139	13,1401
	$\bar{u}_r$	10,5191	15,2696	12,0203	12,6030
	$V\bar{r}$	6,4294	8,6999	6,5737	7,2344
4,5	V_p	49,9177	36,5377	51,8177	46,0910
	$\bar{V}_r$	28,4285	18,1150	22,9437	23,1624
	$\bar{u}_r$	28,7835	20,7916	27,4971	25,6907
	$V\bar{r}$	19,1457	13,0871	17,4695	16,5674
6,75	V_p	46,2030	49,9710	39,5457	45,2399
	$\bar{V}_r$	22,0843	31,8935	16,6426	23,5401
	$\bar{u}_r$	25,1032	30,4595	21,7707	25,7778
	$V\bar{r}$	16,3640	21,8799	12,7135	16,9858
9,0	V_p	23,1497	34,9537	25,7400	27,9478
	$\bar{V}_r$	13,2156	18,9680	9,7115	13,9650
	$\bar{u}_r$	14,27,98	19,9678	13,5460	15,9312
	$V\bar{r}$	9,6003	12,2756	7,2985	9,7248

Linhagens: L 16, Ast 86-4, L 910, L 902, L 903 e L 922.

QUADRO 33. Valores estimados dos parâmetros V_p , $\bar{V}_r$, $\bar{U}_r$ e $V_{\bar{r}}$ para o comprimento líquido da radícula de plântulas do dialelo, incluindo os recíprocos, de seis linhagens^{1/} de milho, em escala logarítmica (2,25; 6,75 e 9,0 $\mu\text{g Al}^{3+}/\text{ml}$), e cinco linhagens^{2/} em medida direta (zero e 4,5 $\mu\text{g Al}^{3+}/\text{ml}$), desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva. (CAMPINAS, 1984/85)

ug Al^{3+}/ml	Parâ- metro	Bloco			Média
		1	2	3	
Zero	V_p	32,0070	82,8280	33,7220	49,5190
	$\bar{V}_r$	24,9816	30,8437	16,2931	24,0395
	$\bar{U}_r$	23,3367	43,5587	19,9617	28,9524
	$V_{\bar{r}}$	18,1892	25,0905	12,5044	10,5947
2,25	V_p	0,0245	0,0197	0,0315	0,0252
	$\bar{V}_r$	0,0088	0,0071	0,0097	0,0085
	$\bar{U}_r$	0,0086	0,0076	0,0115	0,0092
	$V_{\bar{r}}$	0,0041	0,0038	0,0046	0,0042
4,5	V_p	50,0450	34,8120	50,4200	45,0923
	$\bar{V}_r$	25,9795	17,4503	18,5043	20,6447
	$\bar{U}_r$	25,5388	17,9293	22,7190	22,0624
	$V_{\bar{r}}$	13,8502	10,1592	11,5236	11,8443
6,75	V_p	0,1908	0,1641	0,1712	0,1754
	$\bar{V}_r$	0,0622	0,0620	0,0474	0,0572
	$\bar{U}_r$	0,0886	0,0837	0,0815	0,0846
	$V_{\bar{r}}$	0,0491	0,0474	0,0404	0,0456
9,0	V_p	0,1496	0,1639	0,3279	0,2138
	$\bar{V}_r$	0,0588	0,0575	0,0687	0,0617
	$\bar{U}_r$	0,08088	0,0830	0,1302	0,0980
	$V_{\bar{r}}$	0,0488	0,0448	0,0531	0,0489

^{1/} Linhagens: L 16, Ast 86-4, L 910, L 902, L 903 e L 922.

^{2/} Zero $\mu\text{g}/\text{ml}$: eliminada L 922; 4,5 $\mu\text{g}/\text{ml}$: eliminada L910.

QUADRO 34. Análise de variância das estimativas de W_r e V_r , obtidas pelo método de Jinks-Hayman, do comprimento líquido da radícula de plântulas de um dialelo, incluindo os recíprocos, de seis linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio. (CAMPLINAS, 1984/85)

Item	G.L.	Quadrados Médios				
		ug Al^{3+}/ml				
		Zero	2,25	4,5	6,75	9,0
W_r+V_r Arranjos	5	361,2445NS	447,2868**	652,4014**	775,5056**	497,2233**
W_r+V_r Blocos	12	170,5507	28,8778	84,4892	146,9105	64,9778
W_r-V_r Arranjos	5	14,9324NS	16,5136*	21,5041*	39,2875*	39,2906**
W_r-V_r Blocos	12	23,4292	3,8343	5,4636	12,4858	5,9390

NS Não significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste F.

* Significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste F.

** Significativo, ao nível de 1% de probabilidade, pelo teste F.

Linhagens: L 16, Ast 86-4, L 910, L 902, L903 e L 922.

QUADRO 35. Análise de variância das estimativas de W_r e V_r , obtidas pelo método de Jinks-Hayman, do comprimento líquido da radícula de plântulas de um diáleo, incluindo os recíprocos, de cinco linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio. (CAMPLINAS, 1984/85)

Item	G.L.	Quadrados Médios				
		ug Al^{3+}/ml				
		Zero	2,25	4,5	6,75	9,0
W_r+V_r Arranjos	4	741,9637NS	355,6681**	1099,7146**	950,3726*	720,8207*
W_r+V_r Blocos	10	278,1809	22,7100	86,2411	184,3683	104,2080
W_r-V_r Arranjos	4	15,5696NS	7,5374NS	13,5031NS	53,2018NS	60,3964*
W_r-V_r Blocos	10	31,9379	3,7600	6,3780	22,3110	11,5688

NS Não significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste F.

* Significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste F.

** Significativo, ao nível de 1% de probabilidade, pelo teste F.

Do conjunto de linhagens (L 16, Ast 86-4, L 910, L 902, L 903 e L 922) foram eliminadas L 922 em zero, Ast 86-4 em 2,25, L 910 em 4,5 e L 16 em 6,75 e 9,0 ug/ml.

QUADRO 36. Análise de variância das estimativas de W_r e V_r , obtidas pelo método de Jinks-Hayman, do comprimento líquido da radícula, em escala logarítmica, de plântulas do dialelo, incluindo os recíprocos, de seis linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1984/85)

Item	G.L.	Quadrados Médios				
		ug Al^{3+}/ml				
		Zero	2,25	4,5	6,75	9,0
W_r+V_r Arranjos	5	0,000144NS	0,000365**	0,010765**	0,003397**	0,002608NS
W_r+V_r Blocos	12	0,000050	0,000040	0,000845	0,000428	0,002307
W_r-V_r Arranjos	5	0,000007NS	0,000004NS	0,000161**	0,000087*	0,000047NS
W_r-V_r Blocos	12	0,000008	0,000002	0,000026	0,000026	0,000255

NS Não significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste F.

* Significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste F.

** Significativo, ao nível de 1% de probabilidade, pelo teste F.

Linhagens: L 16, Ast 86-4, L 910, L 902, L903 e L 922.

QUADRO 37. Regressão conjunta das estimativas de W_r e V_r do comprimento líquido da ra-
dícula de plântulas do dialelo, incluindo os recíprocos, de seis linhagens
de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco
níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1984/85)

Item	G.L.	Quadrados Médios				
		ug Al^{3+}/ml				
		Zero	2,25	4,5	6,75	9,0
Regressão conj.	2	481,8578**	500,9051**	702,6240**	783,1360**	393,8481**
Heterog. Regr.	2	12,7719NS	8,0013NS	1,0634NS	8,3341NS	2,7292NS
Erro	12	10,6883	13,7501	14,6430	20,8971	12,7303
Coeficientes de Regressão e Interceptos						
a		9,446	1,669	7,685	9,323	7,532
b		0,760# +0,080	0,832NS +0,098	0,777# +0,079	0,699# +0,081	0,602## +0,077

NS Não significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste F.

** Significativo, ao nível de 1% de probabilidade, pelo teste F.

Coeficientes b seguidos # e ## diferem da unidade, respectivamente, aos níveis de 5 e 1% de probabilidade, pelo teste t.

Linhagens: L 16, Ast 86-4, L 910, L 902, L903 e L 922.

QUADRO 38. Regressão conjunta das estimativas de W_r e V_r do comprimento líquido da ra-
dícula de plântulas do dialelo, incluindo os recíprocos, de cinco linhagens
de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco
níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1984/85)

Item	G.L.	Quadrados Médios				
		ug Al^{3+}/ml				
		Zero	2,25	4,5	6,75	9,0
Regressão conj.	2	774,8028**	343,4844**	1065,2938**	753,3461**	460,2042**
Heterog. Regr.	2	19,9575NS	4,7526NS	6,1310NS	12,5683NS	2,7508NS
Erro	9	14,6608	7,2390	13,6903	31,4317	20,1800
Coeficientes de Regressão e Interceptos						
a		8,982	-0,777	3,887	7,143	6,771
b		0,831NS +0,081	0,887NS +0,091	0,880NS +0,071	0,687# +0,099	0,589## +0,087

NS Não significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste F.

** Significativo, ao nível de 1% de probabilidade, pelo teste F.

Coeficientes b seguidos # e ## diferem da unidade, respectivamente, aos níveis de 5 e 1% de probabilidade, pelo teste t.

Do conjunto de linhagens (L 16, Ast 86-4, L 910, L 902, L 903 e L 922) foram eliminadas L 922 em zero, Ast 86-4 em 2,25, L 910 em 4,5 e L 16 em 6,75 e 9,0 ug/ml.

QUADRO 39. Regressão conjunta das estimativas de W_r e V_r do comprimento líquido da ra-
dícula, em escala logarítmica, de plântulas do dialelo, incluindo os recí-
procos, de seis linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em so-
lução nutritiva, em cinco níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1984/1985)

Item	G.L.	Quadrados Médios				
		ug Al^{3+}/ml				
		Zero	2,25	4,5	6,75	9,0
Regressão conj.	2	0,000166**	0,000503**	0,013121**	0,0047695**	0,007502**
Heterog. Regr.	2	0,000003NS	0,000002NS	0,000008NS	0,0000002NS	0,000006NS
Erro	12	0,000004	0,000005	0,000139	0,0000078	0,000054
Coeficientes de Regressão e Interceptos						
a	0,005	0,002	0,024	0,032	0,043	
b	0,742# +0,083	0,911NS +0,064	0,895NS +0,065	0,915NS +0,083	0,899NS +0,054	

NS Não significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste F.

** Significativo, ao nível de 1% de probabilidade, pelo teste F.

Coeficientes b seguidos # diferem significativamente da unidade, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste t.

Linhagens: L 16, Ast 86-4, L 910, L 902, L903 e L 922.

relação na distribuição dos genes ou, ainda, ocorrência simultânea destes dois fatores.

A transformação logarítmica e a eliminação de linhagens alteraram substancialmente a análise de variância de Hayman da tabela dialélica (QUADROS 40 e 41). O efeito materno foi detectado nos níveis zero e 2,25 ug/ml, através da significância do quadrado médio do item c. Mas, se testado contra sua própria interação com blocos, c não é significativo no nível 2,25. Assim, na presença de Al^{3+} , não foram detectadas diferenças entre cruzamentos recíprocos, atribuíveis ao efeito materno ou qualquer outra causa, uma vez que os itens c e d não foram significativos. A ausência de diferenças entre cruzamentos recíprocos está em conformidade com os resultados da análise dialélica de Griffing discutida anteriormente.

Os quadrados médios significativos dos itens a e b revelam a existência, respectivamente, de variância genética aditiva e variância de dominância em todos os níveis. Com os dados de seis linhagens, em medida direta, até o nível 4,5, o item b₁ foi significativo, indicando dominância unidirecional. Com a transformação logarítmica ou eliminação de uma linhagem, a dominância mostrou-se unidirecional em todas as concentrações. Como esperado, desde que foram utilizadas linhagens com respostas extremas ao alumínio, b₂ evidencia assimetria na distribuição de alelos dominantes e recessivos entre as linhagens, nos cinco níveis. Com a transformação

QUADRO 40. Análise de variância de Hayman para o comprimento líquido da radícula de plântulas do dialelo, com os cruzamentos recíprocos, de seis linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio, no delineamento em blocos completos casualizados, com três repetições. (CAMPINAS, 1984/85)

F.V.	G.L.	Quadrados Médios				
		ug Al ³⁺ /ml				
		Zero	2,25	4,5	6,75	9,0
a	5	538,8768**	248,0909**	586,1370**	596,3162**	343,8386**
b	15	18,5955**	32,5017**	34,8588**	32,3277**	22,6724**
b ₁	1	46,6990**	250,5127**	169,7923**	28,4282NS	9,8415NS
b ₂	5	19,4079**	24,2448**	39,5203**	38,7359**	11,0499**
b ₃	9	15,0216*	12,8654**	17,2765**	29,2008**	30,5534**
c	5	19,1973*	7,8371*	2,9842NS	1,6737NS	3,5204NS
d	10	1,9452NS	2,9638NS	2,5281NS	0,8178NS	2,1309NS
BLOCO	2	2,0897	123,6539	32,8941	79,4317	36,2150
B x a	10	14,3671	6,1728	5,1451	7,5861	3,1269
B x b	30	4,5363	1,4783	2,3555	3,4992	1,3850
B x b ₁	2	2,1543	1,1687	1,7227	7,4912	0,4365
B x b ₂	10	2,9590	1,9104	1,8350	3,2937	1,4996
B x b ₃	18	5,6773	1,2726	2,7150	3,1697	1,4267
B x c	10	4,2990	3,2638	2,0679	1,1918	1,2238
B x d	20	0,9773	2,2389	1,1982	1,2488	1,2938
Bloco Inter.	70	4,8900	2,6213	2,3823	3,1104	1,5847
Homogeneidade de variâncias (Bartlett)	X ²	25,19**	9,61ns	7,90ns	15,35**	4,60ns

* Significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste F.

** Significativo, ao nível de 1% de probabilidade, pelo teste F.

NS Não significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste F.

** Significativo, ao nível de 1% de probabilidade, pelo teste X².

ns Não significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste X².

QUADRO 41. Análise de variância de Hayman para o comprimento líquido da radícula de plântulas do dialelo, com os cruzamentos recíprocos, de seis^{1/} e cinco linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio, no delineamento em blocos completos casualizados, com três repetições. (CAMPINAS, 1984/85)

F.V.	Quadrados Médios						
	Cinco Linhagens ^{2/} (medida direta)			Seis Linhagens (logarítmo)			
	G.L.	Zero ug/ml	4,5 ug/ml	G.L.	2,25 ug/ml	6,75 ug/ml	9,0 ug/ml
a	4	539,9416**	347,5563**	5	0,1449**	1,6277**	1,7448**
b	10	22,7873**	47,7455**	15	0,0235**	0,0567**	0,0459**
b ₁	1	44,5445**	280,1400**	1	0,2001**	0,2618**	0,2990**
b ₂	4	33,7476**	19,0456**	5	0,0185**	0,0714**	0,0117NS
b ₃	5	9,6675NS	24,2264**	9	0,0066**	0,0257**	0,0368**
c	4	20,3853**	2,8113NS	5	0,0036*	0,0039NS	0,0082NS
d	6	2,0464NS	3,3088NS	10	0,0016NS	0,0024NS	0,0060NS
BLOCO	2	31,3859	33,9923	2	0,0649	0,1072	0,1653
B x a	8	8,9499	3,8870	10	0,0032	0,0074	0,0073
B x b	20	4,9406	2,5283	30	0,0013	0,0064	0,0154
B x b ₁	2	4,2897	1,3870	2	0,0022	0,0106	0,0122
B x b ₂	8	3,3470	1,0280	10	0,0021	0,0082	0,0329
B x b ₃	10	6,3456	3,9567	18	0,0007	0,0050	0,0060
B x c	8	3,8856	2,4641	10	0,0014	0,0031	0,0050
B x d	12	1,4754	1,6478	20	0,0011	0,0046	0,0053
Bloco Inter.	48	4,5667	2,5239	70	0,0015	0,0056	0,0099
Homogeneidade de variâncias (Bartlett)	X ²	8,22ns	5,37ns		9,61ns	3,49ns	17,68**

* Significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste F.

** Significativo, ao nível de 1% de probabilidade, pelo teste F.

NS Não significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste F.

** Significativo, ao nível de 1% de probabilidade, pelo teste X².

ns Não significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste X².

^{1/} Linhagens: L 16, Ast 86-4, L 910, L 902, L 903 e L 922.

^{2/} Em zero e 4,5 ug/ml foram eliminadas, respectivamente, as linhagens L 922 e L 910.

logarítmica, não constatou-se assimetria no nível 9,0 ug/ml. A presença de cec é evidenciada, em todos os níveis, pelo quadrado médio significativo de b_3 , da mesma forma que na análise de Griffing.

Os dados foram analisados, também, pelo método gráfico de Jinks-Hayman (FIGURA 11). Tanto em medida direta quanto em escala logarítmica a dominância é parcial. No gráfico, a ordem de dominância das linhagens é inferida pela distribuição ao longo da reta de regressão. A linhagem mais próxima da ordenada é a que possui maior proporção de alelos dominantes.

Como pode ser verificado na FIGURA 11, a ordem de dominância não se manteve constante em todos os níveis de Al^{3+} , o que foi confirmado pela variação das frequências relativas de alelos dominantes e recessivos (F), dentro de cada linhagem, entre todos os níveis (QUADROS 42 e 43). Essa constatação pode ser interpretada como alterações na dominância causada pela interação genótipo x nível de Al^{3+} ou alterações no sistema genético produtor da tolerância em diferentes níveis. Essas oscilações na dominância já haviam sido antecipadas pela análise da estabilidade dos efeitos genéticos de ALLARD (1956) e ALLARD e CRUMPACKER (1962), apresentada no QUADRO 12.

Os componentes genéticos estimados pelo modelo estão nos QUADROS 42 e 43. Em todos os níveis, a dominância foi parcial, com efeito aditivo de maior magnitude em rela-

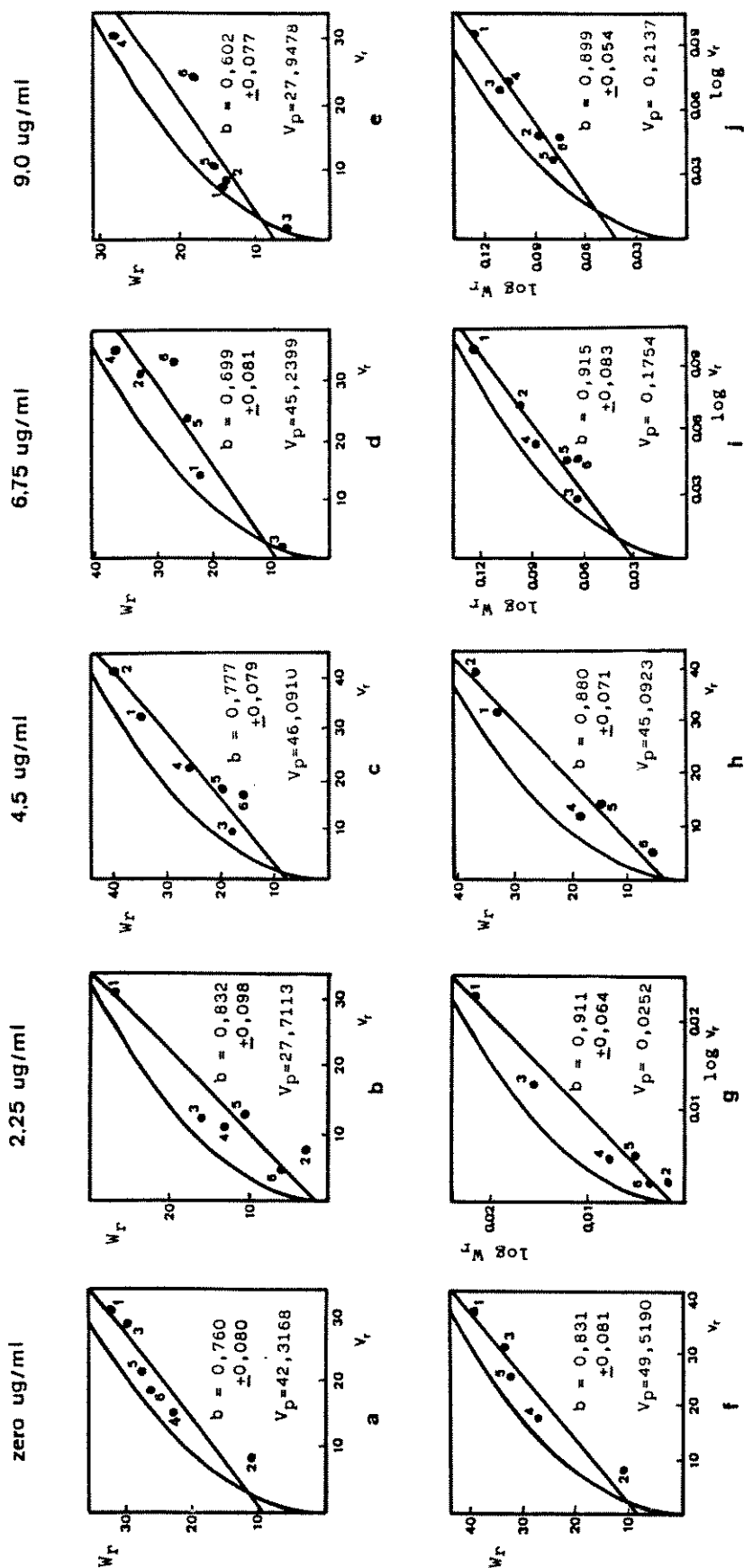


FIGURA 11. Gráficos da regressão (W_r, V_r), para a média de três repetições, em medida direta (a, b, c, d, e, f, h) ou em escala logarítmica (g, i, j), do comprimento líquido da radícula de plântulas de cruzamentos dialélicos, incluindo os recíprocos, de seis linhagens (a, b, c, d, e, g, i, j) e cinco linhagens de milho (f, h) desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio. (Linhagens: 1 = L 16; 2 = Ast 86-4; 3 = L 910; 4 = L 902; 5 = L 903; 6 = L 922)

QUADRO 42. Estimativas dos componentes genéticos no modelo Jinks-Hayman, para o comprimento da radícula de plântulas do dialelo, com cruzamentos recíprocos, de seis linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio, no delineamento em blocos completos casualizados, com três repetições. (CAMPINAS, 1984/85)

Componente	ug Al ³⁺ /ml				
	Zero	2,25	4,5	6,75	9,0
D	37,4268 ± 24,1326	25,0900 ± 4,7765	43,7087 ± 8,3278	42,1295 ± 5,2790	26,3630 ± 6,2040
H ₁	11,0336 ± 4,4057	22,8854 ± 3,6086	29,6250 ± 11,5179	27,9947 ± 18,4324	15,8570 ± 10,3277
H ₂	8,9372 ± 3,0066	18,5418 ± 1,8877	21,7477 ± 9,3535	20,1692 ± 12,5073	13,8795 ± 8,8282
h ₂	2,0977 ± 5,8632	46,3993 ± 11,1624	31,6951 ± 10,4190	7,5350 ± 10,6378	1,7274 ± 1,2329
F	-21,6431 ± 8,1873	1,5156 ± 2,2927	-13,7572 ± 4,4929	-16,7786 ± 8,0234	-9,9423 ± 4,4593
FL16	-56,9023 ± 44,1837	-62,0171 ± 18,6497	-50,6699 ± 19,9313	7,4463 ± 12,2885	5,4110 ± 2,6453
FAst 86-4	29,8295 ± 6,6199	32,0517 ± 8,5853	-77,0878 ± 31,7990	-47,3654 ± 55,9823	5,6514 ± 16,9443
FL910	-47,3151 ± 30,0751	-3,5582 ± 23,2662	28,2925 ± 23,2220	61,4560 ± 19,4122	35,6593 ± 15,3825
FL902	-7,0381 ± 28,6082	4,8516 ± 4,2905	-10,2350 ± 5,4910	-63,1325 ± 10,6660	-68,1762 ± 32,1892
FL903	-28,5951 ± 1,7497	5,5631 ± 11,9973	8,5640 ± 6,5063	-18,9847 ± 10,1312	-3,0944 ± 5,2794
FL922	-19,8372 ± 9,7669	32,2029 ± 6,2706	18,5933 ± 10,0260	-40,0914 ± 6,2709	-35,1051 ± 8,0558
E	4,8900	2,6213	2,3823	3,1104	1,5847
(H ₁ /D) 1/2	0,5430	0,9551	0,8233	0,8152	0,7756
h ² /H ₂	0,9683	2,5024	1,4574	0,3736	0,1245
H ₂ /4H ₁	0,2025	0,2026	0,1835	0,1801	0,2188
(F/2)/[D(H ₁ -H ₂)] 1/2	-1,2217	0,0726	-0,3707	-0,4620	-0,6885
[(4DH ₁) 1/2 + F]/[(4DH ₁) 1/2 - F]	0,3050	1,0653	0,6790	0,6074	0,6088
r _{Y_r} (u _r +v _r)	-0,7878	-0,5175	-0,1134	0,8162	0,7562
Herd. sent. amplo	0,8703	0,8765	0,9412	0,9251	0,9345
Herd. sent. restrito	0,8111	0,6580	0,8069	0,8036	0,7911

Linhagens: L 16, Ast 86-4, L 910, L 902, L 903 e L 922.

QUADRO 43. Estimativas dos componentes genéticos no modelo Jinks-Hayman, em medida direta ou escala logarítmica, para o comprimento da radícula de plântulas dos dialelos de seis ou cinco linhagens de milho, desenvolvidas durante sete dias em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio, no delineamento em blocos completos casualizados, com três repetições. (CAMPINAS, 1984/85)

Componente	ug Al ³⁺ /ml				
	Zero2/	2,253/	4,52/	6,753/	9,03/
D	44,9523 +28,8592	0,023739 +0,005942	42,5684 + 8,9050	0,169776 +0,013810	0,203931 +0,099061
H ₁	17,9939 + 9,9375	0,018421 +0,004243	32,8594 +10,7319	0,050974 +0,027054	0,042021 +0,011598
H ₂	13,0109 + 6,1016	0,014437 +0,003765	30,3554 +11,5483	0,035499 +0,016318	0,031926 +0,011137
h ₂	10,4563 +11,0902	0,037638 +0,014268	59,8704 +14,8840	0,051510 +0,034649	0,058301 +0,041422
F	-22,2516 +11,0451	0,011505 +0,004257	-1,0934 + 6,9531	0,004918 +0,017343	0,022359 +0,086684
FL16	-71,7012 +52,3469	-0,041379 +0,021361	-46,2797 +23,9972	-0,155038 +0,040628	-0,103639 +0,163702
F _{Asst} 86-4	45,4889 + 6,9927	0,037862 +0,007816	-68,3269 +29,1191	-0,051100 +0,097057	0,069080 +0,143225
FL910	-45,7639 +20,9794	-0,010391 +0,029432	----	0,105878 +0,057764	-0,019524 +0,164251
FL902	-7,1154 +29,9705	0,020961 +0,010792	22,8243 +19,8604	0,007176 +0,040844	-0,018907 +0,152285
FL903	-32,1662 + 2,4420	0,025898 +0,011374	24,7214 +16,9659	0,058262 +0,053527	0,109044 +0,117527
FL922	----	0,036080 +6,2706	61,5938 +15,8115	0,064329 +0,015008	0,098099 +0,129854
E	4,5667	0,001492	2,5239	0,005572	0,009855
(H ₁ /D) ^{1/2}	0,6327	0,8809	0,8786	0,5479	0,4539
h ² /H ₂	0,8037	2,6071	1,9723	1,4510	1,8262
H ₂ /4H ₁	0,1808	0,1959	0,2310	0,1741	0,1899
(F/2)/[D(H ₁ -H ₂)] ^{1/2}	-0,7434	0,5915	-0,0530	0,0480	0,2464
[(4DH ₁) ^{1/2} +F]/[(4DH ₁) ^{1/2} -F]	-0,4376	1,7590	0,9712	1,0543	1,2747
r _{Y_r} (U _r +V _r)	0,4723	-0,6979	0,7825	-0,2416	-0,4347
Herd. sent. amplo	0,8960	0,8871	0,9240	0,9467	0,9133
Herd. sent. restrito	0,8219	0,6138	0,6954	0,8619	0,8431

Linhagens: L 16, Ast 86-4, L 910, L 902, L 903 e L 922.

2/ Medida direta com eliminação de uma linhagem.

3/ Seis linhagens e escala logarítmica.

ção ao efeito de dominância, como pode ser verificado pelo grau de dominância $(H_1/D)^{1/2}$, confirmando as conclusões da análise gráfica. O sentido de atuação dos genes dominantes foi avaliado pelo coeficiente de correlação entre $(W_r + V_r)$ e a média da linhagem parental $\bar{r}$. Se a correlação for negativa, os genes dominantes são predominantemente positivos (aumentam a expressão do caráter) e vice-versa. Em todos os níveis, foram encontrados coeficientes de correlação negativos, indicando que os genes dominantes aumentam o CLR. Como na presença de alumínio as linhagens sensíveis diminuem o comprimento da radícula, conclui-se que os genes para tolerância são dominantes.

O número mínimo de locos (ou grupo de locos) envolvidos na característica (estimado por h^2/H_2), com exceção do nível zero, foi sempre superior a 1. Além disso, a razão $(F/2)/[D(H_1-H_2)]^{1/2}$ mostra que não há constância na magnitude do grau de dominância entre os locos, confirmando os resultados da análise pelo método de ALLARD e CRUMPACKER (1962).

Quando se considera todas as linhagens, o valor de F foi próximo de zero na presença de alumínio, sugerindo que os alelos dominantes e recessivos estão presentes com frequências não muito diferentes. Apesar de ser suportada, em parte, pelos valores da razão $[(4DH_1)^{1/2}+F]/[(4DH_1)^{1/2}-F]$ próximos de 1, essa conclusão não foi satisfatoriamente confirmada pelo produto das frequências gênicas $(H_2/4H_1)$.

As estimativas da herdabilidade no sentido amplo e sentido restrito foram elevadas, em todos os níveis. Sem a correção das distorções da epistasia (QUADRO 42), a menor e a maior estimativas da herdabilidade no sentido amplo do CLR foi 0,87 no nível zero e a maior 0,94 nos níveis 4,5 e 9,0 ug/ml. No sentido restrito, variou de 0,66 em 2,25 ug/ml a 0,81 nas concentrações zero e 4,5 ug/ml.

O ajustamento ao modelo aditivo-dominante, através da eliminação de linhagem ou da mudança de escala de mensuração da característica, não modificou acentuadamente as estimativas da herdabilidade (QUADRO 43), em relação às estimativas anteriores. A herdabilidade no sentido amplo distribuiu-se de 0,89, em 2,25 ug/ml, até 0,95, em 6,75 ug/ml. A menor estimativa da herdabilidade no sentido restrito, após o ajustamento, correspondeu a 0,61 na concentração 2,25 ug/ml. A maior estimativa foi 0,86 em 6,75 ug/ml.

São estimativas de herdabilidade de magnitude que podem ser consideradas elevadas, tanto no sentido amplo quanto no sentido restrito. Consequentemente, em milho, a ação gênica aditiva pode ser considerada mais importante que a dominância na determinação da tolerância ao Al^{3+} .

4.6. Avaliação, em ensaio de campo, dos híbridos F_1 's de um dialelo de seis linhagens de milho, tolerantes e sensíveis, sem os cruzamentos recíprocos.

Um conjunto de híbridos F_1 's, sem os cruzamentos

recíprocos, do dialelo de seis linhagens homozigóticas de milho, sendo três tolerantes e três sensíveis ao Al^{3+} , foi avaliado em solo com baixa saturação de alumínio (9,7%) e condições usuais de adubação. As análises de variâncias do número de plantas, número de espigas, número de plantas quebradas, número de plantas acamadas, altura da planta, altura da inserção da espiga, porcentagem de unidade e peso de espigas na parcela são mostradas no QUADRO 44. Dentre estas características, apenas os quadrados médios do número de plantas, número de espigas e peso de espigas na parcela foram significativos.

As médias de todas as características estão listadas no QUADRO 45. Para as três características com quadrados médios de genótipos significativos, as maiores médias são de cruzamentos envolvendo linhagens de endosperma dentado e, com maior frequência, a L 910. Em contraste, os híbridos entre linhagens 'Cateto' apresentam, de modo geral, as menores médias.

Os quadrados médios, pelo método de Griffing, da capacidade geral de combinação (cgc) e capacidade específica de combinação (cec), obtidos pelo método de Griffing, foram significativos para o número de espigas e peso de espigas na parcela (QUADRO 46). A cec referente ao número de plantas foi significativa, mas não detectou-se significância para a cgc desta característica.

QUADRO 44. Análise de variância de características agronômicas de um conjunto de híbridos F1's de um dialelo, sem os cruzamentos recíprocos, de seis linhagens de milho^{1/}, em solo com 9,7% de saturação de alumínio. (CAMPINAS, 1985/86)

Quadrados Médios									
F.V.	G.L.	Nº de Plantas	Nº de Espigas	Nº de Plantas Quebradas	Nº de Plantas Acamadas	Altura Planta (cm)	Alt. Ins. Espiga (cm)	Umidade (%)	Peso Espigas Parc. (Kg)
BLOCOS	3	30,6NS	176,5*	32,1NS	29,4**	1831,3**	588,3NS	3,4NS	6,3**
GENÓTIPOS	19	27,4*	233,2**	16,3NS	7,1NS	247,0NS	205,5NS	2,9NS	3,8**
ERRO	57	12,3	55,5	19,3	6,1	154,9	233,1	1,8	1,2
C.V. (%)		7,9	14,0	10,6	1,22	4,0	7,7	9,1	17,0

NS Não significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste F.

* Significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste F.

** Significativo, ao nível de 1% de probabilidade, pelo teste F.

^{1/} Linhagens tolerantes ao Al³⁺: L 902, L903 e L922; Linhagens sensíveis ao Al³⁺: L 16, Ast 86-4 e L910.

QUADRO 45. Médias de características agrônômicas de um conjunto de híbridos F_1 's de um cruzamento dialélico, sem os recíprocos, de seis linhagens de milho. (CAMPINAS, 1985/86)

GENÓTIPOS	Nº de Plantas	Nº de Espigas	Nº de Plantas Quebradas	Nº de Plantas Acanadas	Altura Planta (cm)	Alt. Ins. Espiga (cm)	Umidade (%)	Peso Esp. Parcela (Kg)
F_1 (L903 x L902)	42,5 ab	44,3 b	40,3	2,0	307,5	197,5	15,6	4,4 c
F_1 (L902 x L922)	41,0 b	53,8 ab	38,9	1,0	307,5	192,5	15,3	4,8 bc
F_1 (L902 x L16)	47,3 ab	52,5 ab	45,3	2,0	315,0	212,5	16,1	5,6 abc
F_1 (L902 x L910)	44,5 ab	71,0 a	41,5	3,0	320,0	212,5	14,7	7,8 a
F_1 (L902 x Ast 86-4)	44,8 ab	57,3 ab	44,3	0,5	302,5	202,5	14,9	6,5 abc
F_1 (L903 x L922)	43,3 ab	45,8 b	40,8	1,0	320,0	202,5	13,8	5,6 abc
F_1 (L903 x L16)	43,5 ab	44,8 b	38,5	4,8	297,5	192,5	13,6	7,1 ab
F_1 (L903 x L910)	45,5 ab	57,0 a	40,3	5,3	320,0	202,5	13,7	7,4 ab
F_1 (L903 x Ast 86-4)	46,8 ab	50,0 b	41,0	1,3	312,5	197,5	14,1	6,4 abc
F_1 (L922 x L16)	45,0 ab	50,3 b	43,8	1,3	320,0	210,0	16,0	6,8 abc
F_1 (L922 x L910)	42,5 ab	51,5 b	40,8	1,3	302,5	200,0	15,7	6,8 abc
F_1 (Ast 86-4 x L922)	44,0 ab	45,8 b	40,3	3,8	312,5	192,5	15,2	5,4 abc
F_1 (L16 x L910)	44,3 ab	46,0 b	41,8	2,3	297,5	195,0	13,9	6,5 abc
F_1 (Ast 86-4 x L16)	39,3 b	45,0 b	37,5	1,0	305,0	200,0	15,2	5,3 abc
F_1 (L910 x Ast86-4)	51,3 a	59,5 ab	42,8	3,0	305,0	187,5	15,5	6,9 abc

Médias seguidas pela mesma letra não diferem significativamente, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Tukey.

QUADRO 46. Análise de variância, pelo método de Griffing, de características agronômicas de um conjunto de híbridos F₁'s de um dialelo, sem os cruzamentos recíprocos, de seis linhagens de milho. (CAMPINAS, 1985/86)

F.V.	G.L.	Quadrados Médios		
		Número de Plantas	Número de Espigas	Peso Espigas Parcela (Kg)
Capacidade Geral de Combinação	5	5,2NS	96,0**	1,2**
Capacidade Específica de Combinação	9	9,4**	30,3*	0,8*
Erro	42	3,2	14,3	0,3

NS Não significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste F.

* Significativo, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste F.

** Significativo, ao nível de 1% de probabilidade, pelo teste F.

As estimativas da cgc (QUADRO 47) mostram que o melhor desempenho foi da L 910 quanto ao número de espigas e peso de espigas na parcela. A linhagem flint L 902, que exibiu a segunda maior cgc para número de espigas, apresentou a menor cgc para peso de espigas na parcela. Apesar da linhagem dentada Ast 86-4 ter sido levemente inferior à linhagem flint L 903, as linhagens dentadas têm, aparentemente, melhor performance do que as linhagens flints.

Nos QUADROS 48, 49 e 50 estão relacionadas as estimativas da capacidade específica de combinação. Para número de espigas e peso de espigas na parcela, as melhores estimativas da cec são do cruzamento entre as linhagens L 910, de endosperma dentado, e L 902, de endosperma flint. As melhores estimativas da cec que se seguem são também de cruzamentos entre linhagens de endosperma flint com linhagens de endosperma dentado. A cec da combinação da L 16, que é a linhagem mais sensível ao Al^{3+} , com a L 922, a mais tolerante, só foi inferior à cec das linhagens L 910 e L 902 que são, respectivamente, sensível e tolerante.

Note-se que os três híbridos com maior produtividade (QUADRO 45), ou seja, F_1 (L902 X L910), F_1 (L903 x L 16) e F_1 (L903 x L 910) envolvem linhagens tolerantes e sensíveis. Os resultados desse experimento não podem ser tomados como decisivos para conclusões sobre o desempenho no campo de genótipos tolerantes, uma vez que o experimento foi instalado em apenas uma localidade e o CV para peso de espigas

QUADRO 47. Estimativas dos efeitos da Capacidade Geral de Combinação ($\hat{g}_i$), de características agronômicas de um conjunto de híbridos F_1 's de um dialelo, sem os cruzamentos recíprocos, de seis linhagens de milho. (CAMPINAS, 1985/86)

LINHAGENS	$\hat{g}_i$		
	Número de Plantas	Número de Espigas	Peso Esp. Parcela
L 16	-0,617	-4,900	0,033
Ast 86-4	1,083	-0,150	-0,140
L 910	1,558	6,700	1,055
L 902	-0,442	5,175	-0,477
L 903	-0,067	-4,075	-0,033
L 922	-1,517	-2,750	-0,437
Desvio Padrão			
$\hat{g}_i$	5,3213	11,1749	1,6997
$\hat{g}_i - \hat{g}_j$	8,2437	17,3121	2,6333

QUADRO 48. Estimativas dos efeitos da Capacidade Específica de Combinação ($\hat{s}_{ij}$) para, o número de plantas na parcela, de um conjunto de híbridos F_1 's de um dialelo, sem os cruzamentos recíprocos, de seis linhagens de milho. (CAMPINAS, 1985/86)

LINHAGENS	$\hat{s}_{ij}$				
	Ast 86-4	L 910	L 902	L 903	L 922
L 16	-5,540	-1,015	3,985	-0,190	2,760
Ast 86-4		4,285	-0,215	1,410	0,060
L 910			-0,990	-0,365	-1,915
L 902				-1,365	-1,415
L 903					0,510
Desvio Padrão					
CEC ($i \neq j$) = 9,0305; $\hat{s}_{ij} - \hat{s}_{ik} = 14,2785$; $\hat{s}_{ij} - \hat{s}_{kl} = 11,6583$					

QUADRO 49. Estimativas dos efeitos da Capacidade Específica de Combinação ($\hat{\sigma}_{ij}$), para o número de espigas na parcela, de um conjunto de híbridos F_1 's de um dialelo, sem os cruzamentos recíprocos, de seis linhagens de milho. (CAMPINAS, 1985/86)

LINHAGENS	$\hat{\sigma}_{ij}$				
	Ast 86-4	L 910	L 902	L 903	L 922
L 16	-1,590	-7,440	0,585	2,135	6,310
Ast 86-4		1,310	0,635	2,585	-2,940
L 910			7,485	2,735	-4,090
L 902				-8,440	-0,265
L 903					0,985
Desvio Padrão					
CEC ($i \neq j$) = 18,9644; $\hat{\sigma}_{ij} - \hat{\sigma}_{ik} = 29,9854$; $\hat{\sigma}_{ij} - \hat{\sigma}_{kl} = 24,4830$					

QUADRO 50. Estimativas dos efeitos da Capacidade Específica de Combinação ($\hat{s}_{ij}$), para o peso de espigas na parcela, de um conjunto de híbridos F_1 's de um dialelo, sem os cruzamentos recíprocos, de seis linhagens de milho. (CAMPINAS, 1985/86)

LINHAGENS	$\hat{s}_{ij}$				
	Ast 86-4	L 910	L 902	L 903	L 922
L 16	-0,824	-0,849	-0,137	0,868	0,943
Ast 86-4		-0,227	0,945	0,341	-0,234
L 910			0,961	0,196	-0,079
L 902				-1,272	-0,497
L 903					-0,132
Desvio Padrão					
CEC ($i \neq j$) = 0,8846; $\hat{s}_{ij} - \hat{s}_{ik} = 16,6703$; $\hat{s}_{ij} - \hat{s}_{kl} = 13,6113$					

na parcela foi 17% (QUADRO 44), o que pode ser considerado relativamente alto, mesmo para ensaios de campo. Dos 15 híbridos do ensaio, 11 não diferem significativamente do F1 (L902 X L910), que apresenta a maior produtividade, avaliada pelo peso de espigas na parcela (QUADRO 45).

Do ponto de vista do melhoramento, esses resultados não impõem restrições sérias ao uso de genótipos tolerantes na produção de híbridos. Essa conclusão não corre risco ao ser generalizada, uma vez que os híbridos de milho mais cultivados no país, até agora, tem sido do tipo meio-dente que resultam do mesmo procedimento, isto é, cruzamento de linhagens 'Cateto', principalmente, com linhagens de 'Tuxpeño'. Os híbridos da L922 com linhagens dentadas tiveram desempenho levemente inferior ao de outros cruzamentos entre linhagens flints e dentadas, sugeriram um possível efeito negativo na produção de grãos dos híbridos apresentando respostas máximas para tolerância ao alumínio. Esse ponto, entretanto, precisa ser melhor esclarecido, pois o experimento limita-se a poucas linhagens e não houve boa discriminação dos genótipos no ensaio de produção, no campo.

4.7. Discussão geral.

A análise da distribuição do CLR e CRR, em gerações F₂ de cruzamentos entre linhagens tolerantes e sensíveis ao alumínio (item 4.2.), revela uma aparente interfe-

rência de fatores do ambiente na expressão dos genes que condicionam a tolerância ao alumínio. A bimodalidade, tradicionalmente indicadora da herança qualitativa, não ocorreu. Isto sugere tratar-se de herança quantitativa, onde os efeitos genéticos são continuamente mascarados por desvios acentuados causados por fatores do ambiente. Além disso, não se pode excluir a possibilidade de participação de genes modificadores na tolerância que, portanto, poderia ser uma característica poligênica.

Porém, as estimativas da herdabilidade da tolerância pelos métodos de Jinks-Hayman (QUADROS 42 e 43) foram surpreendentemente elevadas. No sentido amplo, as estimativas estão ao redor de 90% e, no sentido restrito, variou de 61 a 86%, aproximadamente. Herdabilidade de alta magnitude para essa característica foi, também, estimada por MAGNAVACA (1982) e SAWAZAKI e FURLANI (1986). Outro ponto interessante é que parece haver um consenso de que características com alta herdabilidade são, frequentemente, governadas por poucos locos. Essa idéia é corroborada pelo pequeno número de locos estimados como envolvidos na expressão da tolerância (QUADRO 42 e 43). O número de locos, ou grupos de locos, determinantes desta característica, foi estimado em 1 no nível zero e 3 no nível 2,5 $\mu\text{g Al}^{3+}/\text{ml}$. Assim, se nas condições experimentais adotadas, a tolerância não pode ser interpretada como de herança qualitativa não se pode afirmar, da mesma forma, que a herança seja muito complexa.

Outra evidência de que a herança não é poligênica foi dada pela análise comparativa de híbridos F_1 das linhagens sensíveis. Se a herança fosse poligênica típica, os fenótipos de linhagens sensíveis distintas, embora semelhantes, deveriam ser genotipicamente diferentes, uma vez que a fixação de genes para tolerância deveria ser casual, durante o processo de endogamia. Com isso, o cruzamento de linhagens sensíveis teria alta probabilidade de revelar complementação gênica em F_1 e, assim, mostrar um certo grau de tolerância ao Al^{3+} , em relação às linhagens parentais sensíveis. Isto, entretanto, não ocorreu em nenhum dos três casos estudados. Todos os F_1 's de linhagens sensíveis foram tão sensíveis quanto as linhagens parentais que lhes deram origem. No máximo, os F_1 's aproximaram-se do pai menos sensível.

Com herdabilidades muito acima de 50%, não se deve encontrar resistência para manipulação de frequências dos genes que expressam a tolerância em populações. Espera-se que a seleção para tolerância ou sensibilidade ao Al^{3+} tenha progresso rápido, já que o ganho de seleção é diretamente proporcional à herdabilidade da característica. Com isso, parece existir a possibilidade de transferência da tolerância para linhagens elites sensíveis ao Al^{3+} .

Outro assunto que deve ser discutido aqui está relacionado com a possível mudança do sistema genético para tolerância dentro dos níveis de Al^{3+} estudados. A interação dos efeitos genéticos com níveis de alumínio ficou demons-

trada na análise de variância usando-se o procedimento de CRUMPACKER e ALLARD (1962).

Além disso, deve-se ressaltar as diferenças nos vários meios que vêm sendo explorados nesses estudos. A solução nutritiva de RHUE *et al.* (1978) exige a realização de ajustes diários de pH, conforme PRIOLI (1982). A solução nutritiva de FURLANI (1981), aqui utilizada, é estável quanto ao pH. As duas soluções, conseqüentemente, constituem-se em ambientes diferentes para a expressão dos genes da tolerância. Obviamente, o sistema de cultura em areia é ainda mais distinto. Com base nisso, é razoável supor-se que os genes envolvidos na tolerância ao alumínio mudem também com as mudanças do meio. Conclusão semelhante foi feita por CAMARGO (1981) que sugeriu haver modificação do sistema genético responsável pela tolerância em trigo, dependendo da concentração do alumínio na solução, da concentração salina da solução e da temperatura.

Essa idéia levanta a questão da correspondência dos sistemas genéticos de resposta ao alumínio atuantes em experimentos de laboratório e em experimentos de campo. Sem dúvida, há necessidade de se adquirir mais conhecimentos nesse sentido. De modo geral, no entanto, as correlações entre dados de campo e diferentes sistemas de avaliação em laboratório, reportados na literatura, têm sido altas (HOWELER e CADAVID, 1976; KERRIDGE *et al.*, 1971; MAGNAVACA, 1982; REID *et al.*, 1969, 1971). Uma tentativa, nesse sentido, foi

feita neste trabalho. Correlacionaram-se (QUADRO 51) as características agronômicas do dialelo, sem os cruzamentos recíprocos, avaliadas no ensaio de campo (QUADRO 45) e as médias de CLR dos cruzamentos recíprocos dos híbridos F1's em cinco níveis de Al^{3+} (QUADRO 14). As correlações entre o número de plantas, número de espigas e peso de espigas na parcela, que apresentaram quadrados médios de genótipos significativos, com o CLR nos cinco níveis de Al^{3+} , são de maior interesse. Como se pode ver no QUADRO 51, essas correlações são negativas. Os coeficientes de correlação entre o peso de espigas na parcela e os CLR nos cinco níveis progridem de -0,27, em zero ug/ml, até -0,61 em 9,0 ug/ml. O coeficiente de correlação entre as concentrações de Al^{3+} necessárias para 50% de crescimento da radícula (QUADRO 11) e o peso de espigas na parcela no ensaio de campo foi de -0,60. Apesar de negativos, os coeficientes não são muito altos nos níveis intermediários de Al^{3+} . Ao contrário, genótipos que se destacaram em 9,0 ug/ml parecem ter menor potencial para produtividade, nas condições de fertilidade do solo utilizado, isto é, com baixa saturação de alumínio e adubação usual para o milho.

No QUADRO 52 estão listados os coeficientes de correlação entre a cgc das linhagens do dialelo, avaliado em solução nutritiva (QUADRO 16), e a cgc das linhagens do mesmo dialelo, avaliado em ensaio de campo. A cgc do peso de espigas na parcela tem, claramente, correlação negativa com

QUADRO 51. Coeficientes de correlação simples entre características agronômicas mais o comprimento líquido da radícula (CLR) do dialelo de seis linhagens de milho^{1/}, sem os cruzamentos recíprocos, avaliado em solo com 9,7% de saturação de alumínio e em cinco níveis de alumínio em solução nutritiva. (CAMPI-NAS, 1985/86)

CLR	Nº de Plantas	Nº de Espigas	Nº Plantas Queb.	Nº Plantas Acam.	Altura Planta	Altura Ins.Esp.	Umidade (%)	Peso Esp. na Parc.
9,0 ug/ml	-0,352	-0,239	-0,177	-0,331	0,247	-0,179	0,107	-0,613
6,75 ug/ml	-0,279	-0,258	-0,088	-0,348	0,265	-0,153	0,073	-0,596
4,5 ug/ml	-0,177	-0,184	0,081	-0,347	0,296	-0,005	0,120	-0,468
2,25 ug/ml	-0,061	-0,259	-0,108	-0,362	-0,051	-0,145	0,038	-0,259
Zero ug/ml	0,090	-0,211	-0,072	-0,246	-0,126	-0,263	0,165	-0,269

^{1/} Linhagens: L 16, Ast 86-4, L 910, L 902, L 903 e L 922.

QUADRO 52. Coeficientes de correlação simples entre a capacidade geral de combinação (cgc) do número de plantas, número de espigas e peso de espigas na parcela do dialelo de seis linhagens de milho^{1/}, sem os cruzamentos recíprocos, avaliado em solo com 9,7% de saturação de alumínio, e a cgc do comprimento líquido da radícula (CLR) em solução nutritiva, em cinco níveis de alumínio. (CAMPINAS, 1985/86)

	Zero ug/ml	2,25 ug/ml	4,5 ug/ml	6,75 ug/ml	9,0 ug/ml	ug Al p/ 50% red. #
Peso Esp. Parcela	-0,437	-0,617	-0,863	-0,833	-0,760	-0,653
Nº Espigas	-0,329	-0,340	-0,216	-0,244	-0,280	-0,157
Nº Plantas	0,130	-0,016	-0,620	-0,698	-0,752	-0,692

^{1/} Linhagens: L 16, Ast 86-4, L 910, L 902, L 903 e L 922.

Concentração de alumínio necessária para redução de 50% do crescimento da radícula.

a cgc do CLR, nos cinco níveis de Al^{3+} , e com a concentração de Al^{3+} para 50% de redução da radícula. Isto significa que alta cgc na presença de alto teor de alumínio, em solução nutritiva, parece implicar em baixa cgc para produtividade de grãos no campo. Note-se que os coeficientes de correlação são negativos e de maior magnitude com o aumento na dose de alumínio.

A associação verificada entre baixa produtividade e tolerância ao alumínio poderia ser explicada por efeito pleitrópico dos genes para tolerância. Então, talvez não seja possível romper a associação. Caso essa situação corresponda à realidade, sugere-se a seleção de linhagens medianamente tolerantes, facilmente identificadas na raça 'Cateto', que quando cruzadas com linhagens dentadas sensíveis produzam híbridos de alta performance em solos ácidos corrigidos com calagem.

Todavia, é bem conhecida a baixa produtividade da raça 'Cateto'. Portanto, a correlação negativa entre a tolerância ao Al^{3+} e produtividade poderia ser causada pelos componentes genéticos da produtividade de 'Cateto' e não pelos genes responsáveis pela tolerância. Em outras palavras, os híbridos resultantes de cruzamentos entre linhagens 'Cateto' e 'Tuxpeño' teriam sua produtividade limitada pelos fatores genéticos da produtividade recebidos da linhagem 'Cateto' e não pelos genes da tolerância transmitidos por esta linhagem. Está implícita, nesta interpretação, a possibilidade de

se quebrar a associação entre baixa produtividade e tolerância ao alumínio. Uma vez que o número de genes envolvidos na expressão da tolerância parece ser baixo, como já foi discutido anteriormente, haveria a possibilidade de transferência da tolerância para linhagens elites, sem queda da produtividade dos híbridos. Se confirmada esta hipótese, talvez seja este o melhor procedimento para obtenção de híbridos com alta produtividade e tolerantes ao alumínio.

No Brasil, os solos sob vegetação de cerrado ocupam cerca de 1,8 Km² e na maior parte desta área a saturação de alumínio pode ser considerada problemática para a agricultura (LOPES, 1984). As estratégias discutidas devem ser melhor estudadas, pois é possível que uma melhor performance em condições marginais de fertilidade venha a ser um importante fator para a elevação da produtividade no país.

5. CONCLUSÕES

As conclusões relacionadas em seguida puderam ser estabelecidas com os resultados do presente trabalho.

(a) O comprimento líquido da radícula e a porcentagem de redução da radícula, na presença de Al^{3+} são critérios adequados para a discriminação do grau de tolerância de milho ao alumínio tóxico.

(b) Aparentemente, não há correlação entre o grau de tolerância ao Al^{3+} e o comprimento líquido da radícula quando as plântulas são avaliadas na ausência de Al^{3+} . Isso significa que o comprimento da radícula, em solução sem alumínio tóxico, não indica o tipo de resposta da plântula na presença do metal.

(c) A heterose para produção de grãos, em linhagens sensíveis ao Al^{3+} , não melhora a resposta dos híbridos na presença de alumínio tóxico.

(d) A variedade 'Cateto São Simão' e, possivelmente, a raça 'Cateto' constituem-se em excelentes fontes de genes para a tolerância ao Al^{3+} em milho.

(e) Não foi possível detectar, com o método usado,

a presença de uma proteína específica, responsável pela maior tolerância de plantas ao Al^{3+} .

(f) A herança da tolerância ao Al^{3+} para o comprimento líquido, apesar de não mostrar distribuição bimodal em gerações F_2 , é aparentemente condicionada por 1 a 3 locos dominantes, indicando ser relativamente fácil a seleção de plantas de certa tolerância ao excesso de alumínio solúvel.

(g) A resposta do sistema genético responsável pela tolerância depende do nível de Al^{3+} ao qual a planta é submetida. O efeito aditivo é sempre de maior magnitude do que o efeito de dominância, mas o grau de dominância é reduzido com o aumento da concentração de alumínio tóxico. O sistema genético que controla a tolerância ao Al^{3+} em milho exibe epistasia, quando se utiliza a escala original, mas o modelo utilizado não permite sua quantificação.

(h) O efeito da capacidade geral parece ser mais acentuado do que o efeito da capacidade específica de combinação, mas não há efeito materno ou recíproco para a tolerância ao Al^{3+} em solução nutritiva. As relações das cgc entre linhagens, assim como as relações da cec, não são constantes e oscilam com a concentração de Al^{3+} na solução.

(i) Foram negativas as correlações entre o CLR em

cinco níveis de alumínio e o número de plantas, número de espigas e peso de espigas na parcela. Além disso, a cgc de linhagens avaliadas em solução nutritiva está negativamente correlacionada com a cgc das mesmas linhagens avaliadas no campo, através do peso de espigas na parcela.

(j) A associação entre baixa produtividade e tolerância ao Al^{3+} pode ser causada por efeitos pleiotrópicos dos genes para tolerância. Caso isso se confirme, sugere-se a utilização de híbridos meio-dente, de alta heterose para produção de grãos em solos ácidos corrigidos com calagem, resultantes do cruzamento de linhagens 'Cateto' medianamente tolerantes ao Al^{3+} com linhagens 'Tuxpeño', geralmente sensíveis.

(k) A associação negativa entre produtividade e tolerância pode ser consequência de componentes genéticos da produtividade presentes na raça 'Cateto', mas não relacionados com a tolerância. Neste caso, o melhor procedimento talvez seja a transferência da tolerância para linhagens elites, que seria viabilizada pela alta herdabilidade e pequeno número de locos envolvidos na expressão da tolerância ao alumínio.

6. RESUMO

Os resultados dos estudos sobre a herança da tolerância ao Al^{3+} , em milho, são controvertidos. Esse assunto foi abordado no presente trabalho na tentativa de se avaliar genótipos de milho quanto à tolerância à toxidez do Al^{3+} , de se obter informações adicionais sobre o tipo de herança e de se esclarecer alguns aspectos genético-fisiológicos da tolerância ao Al^{3+} em milho.

Foram utilizadas linhagens homozigóticas e híbridos de endosperma flint e dentado. O estudo de trinta linhagens flints 'Cateto' e dentadas 'Tuxpeño', em solução nutritiva, revelou que o comprimento líquido da radícula, CLR, e a porcentagem de redução da radícula, na presença de Al^{3+} (%R), foram mais eficientes do que o comprimento relativo da radícula, CRR, para a avaliação da tolerância ao Al^{3+} em milho. Os dados sugerem, ainda, que a raça 'Cateto' é uma excelente fonte de genes para a tolerância ao Al^{3+} em milho.

O estudo da distribuição de frequência do CLR e CRR, em quatro gerações F_2 , de cruzamentos entre linhagens tolerantes e sensíveis, nos níveis zero; 2,25; 4,5; 6,75 e 9,0 μg Al^{3+}/ml , indicou uma resposta fenotípica contínua e unimodal. Este resultado revelou que a tolerância ao Al^{3+} pode ser herdada quantitativamente em milho.

O uso de um método SDS-PAGE não conseguiu evidenciar a presença, na radícula, de uma proteína presente ape-

nas nas plantas tolerantes.

A avaliação de cruzamentos dialélicos, envolvendo linhagens sensíveis e tolerantes, em dez níveis de alumínio (zero; 1,5; 3,0; ...; 13,5 ug/ml), mostrou que até 4,5 ug Al^{3+} /ml há uma tendência dos híbridos apresentarem porcentagem de crescimento da radícula semelhante ao pai mais tolerante. Nos níveis mais altos, os híbridos tendem a ser intermediários em relação às linhagens parentais. Além disso, pode-se concluir que a heterose que se manifesta no cruzamento de linhagens sensíveis distintas não interfere na resposta do híbrido, que é igualmente sensível.

A interação do sistema genético da tolerância com os níveis de Al^{3+} foi comprovada em uma avaliação do dialelo, com os cruzamentos recíprocos, nos níveis zero; 2,25; 4,5; 6,75 e 9,0 ug Al^{3+} /ml, em solução nutritiva. A análise dialélica pelo método de Griffing e de Jinks-Hayman mostrou que não existe efeito recíproco. O efeito da capacidade geral de combinação (cgc) é maior do que o efeito da capacidade específica de combinação (cec). A tolerância é parcialmente dominante, com efeito aditivo de maior magnitude do que o efeito de dominância. Mas o grau de dominância altera-se com a concentração de Al^{3+} na solução. A epistasia está presente, mas não pôde ser quantificada pelo modelo utilizado.

Embora a distribuição fenotípica em F_2 tenha indicado herança quantitativa, o número mínimo de locos envolvidos na tolerância modifica-se com o nível de Al^{3+} na solução

e as estimativas variaram entre 1 e 3. As estimativas da herdabilidade no sentido amplo variaram de 0,89, em 2,25, a 0,95 em 6,75 ug/ml. No sentido restrito, a menor e a maior estimativas corresponderam a 0,61 e 0,86 nos níveis 2,25 e 6,75 ug/ml, respectivamente. Como a herdabilidade é alta e o número de locos envolvidos é baixo, concluiu-se que a herança é relativamente simples, sugerindo ser fácil a transferência da tolerância a linhagens sensíveis.

Um ensaio de campo em solo com 9,7% de saturação de Al^{3+} , envolvendo os cruzamentos dialélicos sem os cruzamentos recíprocos, não conseguiu discriminar claramente os vários genótipos contrastantes. Dentro dessa limitação, observou-se uma tendência para maior produtividade dos híbridos entre linhagens dentadas e linhagens 'Cateto', ou seja, entre linhagens tolerantes e sensíveis.

Os coeficientes de correlação entre o CLR, em cinco níveis de Al^{3+} , e o peso da parcela são negativos, progredindo de -0,27, em zero, até -0,61, em 9,0 ug/ml. Os genótipos que se destacaram em 9,0 ug/ml parecem ter menor potencial para produtividade. A associação negativa entre produtividade e tolerância ao Al^{3+} pode ser causada por pleiotropia dos genes para tolerância. Neste caso, sugere-se que nos programas de seleção, desenvolvam-se linhagens de tolerância intermediária, facilmente identificadas na raça 'Cateto', que cruzadas com linhagens dentadas sensíveis produzam híbridos de alta performance em solos ácidos corrigidos com

calagem. Por outro lado, a associação pode ser consequência de componentes genéticos da raça 'Cateto' não relacionados com a tolerância. Se isto for confirmado, uma alternativa mais eficiente poderia ser a transferência da tolerância para linhagens elites. Este procedimento talvez seja viável, uma vez que a herdabilidade é alta e são poucos os locos envolvidos na expressão da tolerância.

7. SUMMARY

GENETIC ANALYSIS OF ALUMINUM TOXICITY IN MAIZE
(Zea mays L.).

The results of inheritance studies of aluminum tolerance in maize are controverted. The present study was undertaken to evaluate toxicity in maize genotypes, in an attempt to obtain additional information about the inheritance mechanism and to characterize some physiological-genetics aspects of Al^{3+} in corn.

In one set three flint and three dent inbred lines and their flint, dent and semi-dent hybrids were evaluated. At another set a total of thirty 'Cateto' flint and 'Tuxpeño' dent inbreds were analysed in a comparative study in nutrient solution. The net seminal root length, CLR and the reduction percentage of the seminal root in Al^{3+} presence (%R) were better indicator for aluminum tolerance than the relative seminal root length (CRR). The results also suggested that race 'Cateto' is excellent gene source for aluminum tolerance.

At a third set four F_2 generations from crosses between tolerant and nontolerant inbreds were tested in zero; 2.25; 4.5; 6.75; and 9.0 μg Al^{3+}/ml levels. The CLR and CRR frequency distributions indicated an unimodal and continuous phenotypic response. This result indicated at

this stage that the Al^{3+} tolerance in maize may be inherited as a quantitative characteristic.

Differences in proteins found in seminal roots of tolerant and susceptible plants of two inbred lines were not detected by SDS-PAGE method.

Diallelic crosses using tolerant and nontolerant inbreds were tested in ten different aluminum levels (zero; 1.5; 3.0; ... ; 13.5 $\mu g/ml$). When the hybrids were tested in levels of 4.5 $\mu g Al^{3+}/ml$ or less they had a tendency to present seminal root growing percentage similar to the most tolerant parent. In the higher levels, the hybrids had a tendency to be intermediate in relation to the parental inbreds. Furthermore, it was possible to conclude that heterosis was not interfering with the hybrid response as to aluminum tolerance.

The interaction of genetic system for aluminum tolerance with Al^{3+} levels in nutrient solution was confirmed in diallelic evaluations with reciprocal crosses, using levels of zero; 2.25; 6.75; and 9.0 $\mu g Al^{3+}/ml$. The diallelic analysis using the Griffing and Jinks-Hayman method showed no reciprocal effect. The general combining ability (cgc) effect was higher than the specific combining ability (cec). In a overall analysis tolerance is partially dominant with additive effects being higher than dominance effects. However, the dominance degree changed according to Al^{3+} levels showing a reducing trend at higher concentrations. The

epistasis was also present but could not be quantified by these models.

Although the phenotypic distribution suggested a quantitative inheritance pattern, the minimal number of loci was ranged from 1 to 3 according to the aluminum level in the solution. The estimates of heritability in a broad sense ranged from 0.89 in 2.25 to 0.95 in 6.75 ug/ml. In the narrow sense ranged from 0.61 to 0.86 at 2.25 and 6.75 ug/ml, respectively. Considering the high magnitude of heritability and the small number of loci involved in Al^{3+} tolerance, one may conclude that the inheritance is relatively simple as well as the transference of genes from tolerant to susceptible inbreds.

An yield trial in soil with 9.7% of Al^{3+} saturation, testing diallelic crosses without the reciprocals, was made. The results indicated that there was not a clear-cut difference among the contrastanting genotypes. At this condition it was observed a tendency of higher yielding hybrids involve crosses of dent x flint inbreds, i. e., tolerant x nontolerant inbreds.

The correlation coefficient between CLR and the ears weight in five Al^{3+} levels were negative varying from -0.27 at zero level to -0.61 at the 9.0 ug/ml. The superior genotypes at the 9.0 ug/ml were apparently the lowest in yield potential. The association between low yielding and tolerance for Al^{3+} may be caused by pleiotropic effects of

genes for aluminum tolerance. It is suggested that inbreds be derived with intermediate levels of Al^{3+} tolerance, something around 4.5 ug/ml, to allow the synthesis of highly yielding hybrids in recovered acid soil. Genes for Al^{3+} are frequently found in the race 'Cateto'. From this population would be derived tolerant inbreds. On the other hand, the association may be caused by genes without relation to the tolerance. In this case, a better alternative could be the transference of genes for aluminum tolerance to susceptible inbreds with high general combining ability.

8. LITERATURA CITADA

- ALI, M. S. 1973. Influence of cations on aluminum toxicity in wheat (Triticum aestivum Vill., Hoost). Corvallis, Oregon State University, 102 p. (Ph.D. Thesis).
- ALLARD, R.W. 1956. The analysis of genetic-environmental interactions by means of diallel crosses. Genetics 41: 305-318.
- ANIOL, A. 1984. Induction of aluminum tolerance in wheat seedlings by low doses of aluminum in the nutrient solution. Plant Physiol. 75: 551-555.
- ARMINGER, W.H.; FOY, C.D.; FLEMING, A.L. & CALDWELL, B.E. 1968. Differential tolerance of soybean varieties to an acid soil high in exchangeable aluminum. Agron. J. 60: 67-70.
- BARTLETT, R.J. & RIEGO, D.C. 1972. Effect of chelation on the toxicity of aluminum. Plant Soil 37: 419-423.
- BARTOLF, M.; BRENNAN, E. & PRICE, C.A. 1980. Partial characterization of a cadmium-binding protein from the roots of cadmium-treated tomato. Plant Physiol. 66: 438-441.
- BERNARDO, L.M.; BRENNAN, E. & MARANVILLE, J.W. 1984a. Nitrate/ammonium ratio effects on nutrient solution pH, dry matter yield, and nitrogen uptake of sorghum. J. Plant Nutr. 7: 1389-1400.
- BERNARDO, L.M.; CLARK, R.B. & MARANVILLE, J.W. 1984b. Nitrate/ammonium ratio effects on mineral element uptake by sorghum. J. Plant Nutr. 7: 1401-1414.
- BOYE-GONI, S.R. & MARCARIAN, V. 1985. Diallel analysis of aluminum tolerance in selected lines of grain sorghum. Crop Sci. 25: 749-752.
- CAMARGO, C.E.O. 1981. Melhoramento do trigo. I. Hereditariedade da tolerância à toxicidade do alumínio. Bragantia 40: 33-45.
- CASTERLINE, J.L. Jr. & BARNETT, N.M. 1982. Cadmium-binding components in soybean plants. Plant Physiol. 69: 1004-1007.
- CHERIAN, M.G. 1979. Metabolism and potential toxic effects of metallothionein. In: Metallothionein. Kagi, J.H.R. e Nordberg, M.(eds.). Birkhauser Verlag, Basel, Switzerland, p. 337-345.

- CLARK, R.B. 1975. Characterization of phosphatase in intact maize roots. Agric. Food Chem. 23: 458-460.
- CLARK, R.B. 1977. Effect of aluminum on growth and mineral elements of Al-tolerant and Al-intolerant corn. Plant Soil 47: 653-662.
- CLARK, R.B. & BROWN, J.C. 1974a. Differential mineral uptake by maize inbreds. Commun. Soil Sci. Plant Anal. 5:213-227.
- CLARK, R.B. & BROWN, J.C. 1974b. Differential phosphorus uptake by phosphorus-stressed corn inbreds. Crop Sci. 14: 505-508.
- CLARK, R.B. & BROWN, J.C. 1980. Role of the plant in mineral nutrition as related to breeding and genetics. In: Moving up the yield curve-advances and obstacles. Murphy, L.S., Doll, E.C. & Walsh, L.S. (eds.). Am. Soc. Agron., Madison, WI, p. 45-70.
- CLARKSON, D.T. 1965. The effect of aluminum and some other trivalent metal cations on cell division in the root apices of Allium cepa. Annals of Botany 29: 309-315.
- CLARKSON, D.T. 1966. Effect of aluminum on uptake and metabolism of phosphorus by barley seedlings. Plant Physiol. 41: 165-172.
- CLARKSON, D.T. 1967. Interactions between aluminum and phosphorus on root surfaces and cell wall material. Plant Soil 27: 347-356.
- CLARKSON, D.T. 1969. Metabolic aspects of aluminum toxicity and some possible mechanisms for resistance. In: Ecological aspects of the mineral nutrition of plants. Rorison, I.H. (ed.). Blackwell Scientific Publications. Oxford and Edinburgh. p. 381-397.
- CLARKSON, D.T. & SANDERSON, J. 1969. The uptake of a polyvalent cation and its distribution in the root apices of Allium cepa: tracer and auto radiographie studies. Planta 89: 136-154.
- CONNER, A.J. & MEREDITH, C.P. 1985. Simulating the mineral environment of aluminum toxic soils in plant cell culture. J. Experimental Botany 36: 870-880.
- CRUMPACKER, D.W. & ALLARD, R.W. 1962. A diallel cross analysis of heading date in wheat. Hilgardia 32: 275-318.

- DILLEY, D.R.; HEGGESTAD, H.E.; POWERS, W.L. & WEISER, C. J. 1975. Environmental stress. In: Crop productivity - Research imperatives. Brown, A.W.A., Byerly, T.C., Gibbs, M. e San Pietro, A. (eds.). Michigan State Univ., Agric. Exp. Stn., East Lansing and The Charles F. Kettering Foundation, Yellow Springs, OH. p. 309-355.
- DODGE, C.S. & HIATT, A.J. 1972. Relationship of pH to ion uptake imbalance by varieties of wheat (Triticum vulgare). Agron. J. 64: 476-481.
- EPSTEIN, E. 1975. Nutrição Mineral das Plantas. EDUSP, Livros Técnicos e Científicos Editora S/A., Rio de Janeiro. 341 p.
- FLEMING, A.L. 1975. Characterization of acid phosphatase activity in wheat varieties differing in P efficiency. American Society of Agronomy abst. Ann. Meeting, p. 70.
- FLEMING, A.L. 1979. Adaptative responses of plant root systems to nutrient stress. In: The Soil Root Interface. Harley, J.L. e Russel, R.S. (eds.). Academic Press, New York, NY, p. 424.
- FLEMING, A.L. 1983. Ammonium uptake by wheat varieties differing in Al tolerance. Agron. J. 75: 726-730.
- FLEMING, A.L. & FOY, C.D. 1968. Root structure reflects differential Al tolerance in wheat varieties. Agron. J. 60: 172-175.
- FOY, C.D. 1974. Effects of aluminum on plant growth. In: The plant root and its environment. Carson, E.W. (ed.). Univ. Press, Virginia, Charlottesville, VA, p. 601-642.
- FOY, C.D. 1976. Differential aluminum and manganese tolerance of plant species and varieties in acid soils. Ciência e Cultura 28: 150-155.
- FOY, C.D. & BROWN, J.C. 1963. Toxic factors in acid soils: I. Characterization of aluminum toxicity in cotton. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 27: 403-407.
- FOY, C.D. & BROWN, J.C. 1964. Toxic factors in acid soils. II. Differential aluminum tolerance of plant species. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 28: 27-32.
- FOY, C.D. & FLEMING, A.L. 1978. The physiology of plant tolerance to excess available aluminum and manganese in acid soils. In: Crop tolerance to suboptimal land conditions. Jung, G.A. (ed.). Am. Soc. Agron., Madison, WI. p. 301-328.

- FOY, C.D. & FLEMING, A.L. 1982. Aluminum tolerance of two wheat genotypes related to nitrate reductase activities. J. Plant Nutr. 5: 1313-1333.
- FOY, C.D.; BURNS, G.R.; BROWN, J.C. & FLEMING, A.L. 1965. Differential aluminum tolerance of wheat varieties associated with plant-induced pH changes around their roots. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 29: 64-67.
- FOY, C.D.; ARMINGER, W.H.; FLEMING, A.L. & ZANMEYER, W. J. 1967a. Differential tolerance of dry bean, snap bean, and lima bean varieties to an acid soil high in exchangeable aluminum. Agron. J. 59: 561-563.
- FOY, C.D.; ARMINGER, W.H.; FLEMING, A.L. & LEWIS, C.F. 1967b. Differential tolerance of cotton varieties to an acid soil high exchangeable aluminum. Agron. J. 59: 415-418.
- FOY, C.D.; FLEMING, A.L.; BURNS, G.R. & ARMIGER, W.H. 1967c. Characterization of differential aluminum tolerance among varieties of wheat and barley. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 31: 513-521.
- FOY, C.D.; GERLOFF, G.C. & GABELMAN, W.H. 1973. Differential effects of aluminum on the vegetative growth of tomato cultivars in acid soil and nutrient solution. J. Am. Soc. Hort. Sci. 98: 427-432.
- FOY, C.D.; ORELLANA, R.G.; SCHWARTZ, J.W. & FLEMING, A.L. 1974a. Responses of sunflower genotypes to aluminum in acid soil and nutrient solution. Agron. J. 66: 293-296.
- FOY, C.D.; LAFEVER, H.N.; SCHWARTZ, J.W. & FLEMING, A.L. 1974b. Aluminum tolerance of wheat cultivars related to region of origin. Agron. J. 66: 751-758.
- FOY, C.D.; CHANEY, R.L. & WHITE, M.C. 1978. The physiology of metal toxicity in plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 29: 511-566.
- FURLANI, P.R. 1981. Effects of aluminum on growth and mineral nutrition of sorghum genotypes. Lincoln, NE, University of Nebraska, 136 p. (Ph.D. Thesis).
- FURLANI, P.R. & BASTOS, C.R. 1986. Evidências genéticas de um controle genético simples envolvido na tolerância de sorgo a alumínio. XV Congresso Nacional de Milho e Sorgo. Belo Horizonte, p. 86.
- GALVÃO, J.D. & SILVA, J.C. 1978. Herança da tolerância ao alumínio na variedade de milho piranão. Revista Ceres 25: 71-78.

- GARCIA, O. & SILVA, W.J. 1979. Análise genética da tolerância ao alumínio em milho. Ciência e Cultura (suplem.) 31: 585.
- GARCIA, O.; SILVA, W.J. & MASSEI, M.A.S. 1979. An efficient method for screening maize inbreds for aluminum tolerance. Maydica 24: 75-82.
- GRIFFING, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. Austr. J. Biol. Sci. 9: 463-493.
- HANSON, W.D. & KAMPRATH, E. 1979. Selection for aluminum tolerance in soybeans based on seedling-root growth. Agron. J. 71: 581-586.
- HAYMAN, B.I. 1954a. The analysis of variance of diallel tables. Biometrics 10: 235-244.
- HAYMAN, B.I. 1954b. The theory and analysis of diallel crosses. Genetics 42: 336-355.
- HIATT, A.J. & LEGGETT, J.E. 1974. Ionic interactions and antagonisms in plants. In: The plant root and its environment. Carson, E.W. (ed.). Univ. Press Virginia, Univ. Station, Charlottesville, VA, p. 101-134.
- HORST, W.J.; WAGNER, A. & MARSCHNER, H. 1982. Mucilage protects root meristems from aluminum injury. Z. Pflanzenphysiol. 105: 435-444.
- HOWELER, R.H. & CADAVID, L.F. 1976. Screening of rice cultivars for tolerance to Al-toxicity in nutrient solutions as compared with a field screening method. Agron. J. 68: 551-555.
- HUETT, D.O. & MENARY, R.C. 1980. Aluminum distribution in freeze-dried roots of cabbage, lettuce and kikuyu grass by energy-dispersive x-ray analysis. Aust. J. Plant Physiol. 7: 101-111.
- JINKS, J.L. 1954. The analysis of continuous variations in a diallel cross of Nicotiana rustica varieties. Genetics 39: 767-788.
- JINKS, J.L. & HAYMAN, B.I. 1953. The analysis of diallel crosses. Maize Gen. Coop. News Letter 27: 48-54.
- JOHNSON, L.P.V. 1963. Applications of the diallel-cross techniques to plant breeding. In: Statistical genetics and plant breeding. Hanson, W.D. e Robison, H.F. (eds.). Publ.

- 982 Nat. Acad. Sci., Nat. Res. Council. Washington D.C.. p. 561-569.
- JONES, L.H. 1961. Aluminum uptake and toxicity in plants. Plant Soil 13: 297-310.
- KANETA, M.; HIKICHI, H.; ENDO, S. & SUGIYAMA, N. 1983. Isolation of a cadmium-binding protein from cadmium-treated rice plants (Oriza sativa L.). Agric. Biol. Chem. 47: 417-418.
- KERRIDGE, P.C. & KRONSTAD, W.E. 1968. Evidence of genetic resistance to aluminum toxicity in wheat (Triticum aestivum vill., Host). Agron. J. 60: 710-711.
- KERRIDGE, P.C.; DAWSON, M.D. & MOORE, D.P. 1971. Separation of degrees of aluminum tolerance in wheat. Agron. J. 63: 586-590.
- KESER, M.; NEUBAUER, B.F.; HUTCHINSON, F.E. & VERRILL, D.B. 1977. Differential aluminum tolerance of sugarbeet cultivars, as evidenced by anatomical structure. Agron. J. 69: 347-350.
- KLIMASHEVSKII, E.L. & BERNATSKAYA, M.L. 1973. Activity of ATPase and acid phosphatase in growth zones of the roots of two varieties of peas having different sensitivity to Al-ion toxicity. Sov. Plant Physiol. 20: 201-204.
- KLIMASHEVSKII, E.L. & CHERNYSHEVA, N.F. 1980. Content of inorganic acids and physiologically active compounds in plants differing in their susceptibility to the toxicity of Al. Sov. Agric. Sci. 2: 5-8.
- KLIMASHEVSKII, E.L.; MARKOVA, Y.A.; ZIABKYNA, S.H. & ZYNNENKO, G. K. 1975. 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 (em russo - resumo em inglês).
- KONZAK, C.F.; POOLE, E. & KITTRICK, J.A. 1976. Screening several crops for aluminum tolerance. In: Plant adaptation to mineral stress in problem soils. Wright, M.J. e Ferrari, S.A. (eds.). Ithaca, New York. Cornell Univ. p. 311-327.
- LAFAEVER, H.N. 1981. Genetic differences in plant response to soil nutrient stress. J. Plant Nutr. 4: 89-109.
- LAFAEVER, H.N. & CAMPBELL, L.G. 1978. Inheritance of aluminum tolerance in wheat. Can. J. Genet. Cytol. 20: 355-364.

- LAFEVER, H.N.; CAMPBELL, L.G. & FOY, C.D. 1977. Differential response of wheat cultivars to Al. Agron. J. **69**: 563-568.
- LOPES, A.S. 1984. Solos sob "cerrado": características, propriedades e manejo. Associação Brasileira para Pesquisa da Potassa e Fósforo, Piracicaba. 162 p.
- MAGNAVACA, R. 1982. Genetic variability and the inheritance of aluminum tolerance in maize (Zea mays L.). Lincoln, NE, University of Nebraska, 135 p. (Ph.D. Thesis).
- MALAVOLTA, E. 1980. Elementos de Nutrição Mineral de Plantas. Ed. Agronômica CERES LTDA. São Paulo. 254.
- MALUF, A.M.; MARTINS, P.S. & MALUF, W.R. 1984. Avaliação de populações de leucena para tolerância ao alumínio. III. Critérios para avaliação de tolerância. Pesq. Agropec. Bras. **19**: 1131-1134.
- MARSCHNER, H.; ROMHELD, V. & OSSENBERG-NEUHAUS, H. 1982. Rapid method for measuring changes in pH and reducing processes along roots of intact plants. Z. Pflanzenphysiol. **105**: 407-416.
- MASON, M.G. 1980. An investigation of reduction in wheat yields after use of a high level of ammonium sulphate for a number of years. Plant Cell Physiol. **18**: 325-335.
- MATHER, K. 1949. Biometrical Genetics. Methuen & Co. London. 162p.
- MATHER, K. & JINKS, J.L. 1971. Biometrical Genetics. Ithaca, New York, Cornell Univ. 382 p.
- MATHER, K. & JINKS, J.L. 1984. Introdução à genética biométrica. Sociedade Brasileira de Genética, Ribeirão Preto. 242 p.
- MATSUMOTO, H. & HIRASAWA, E. 1979. Less involvement of phosphorus deficiency in the inhibition of root elongation of pea seedlings by aluminum. Soil Sci. Plant Nutr. **25**: 93-101.
- MATSUMOTO, H.; HIRASAWA, E.; TORIKAI, H. & TAKAHASHI, E. 1976a. Localization of absorbed aluminum in pea root and its binding to nucleic acids. Plant Cell Physiol. **17**: 127-137.
- MATSUMOTO, H.; HIRASAWA, E.; MORIMURA, S. & TAKAHASHI, E. 1976b. Localization of aluminum in tea leaves. Plant Cell Physiol. **17**: 627-631.

- MATSUMOTO, H.; MORIMURA, S. & TAKAHASHI, E. 1977a. Less involvement of pectin in the precipitation of aluminum in pea roots. Plant Cell Physiol. **18**: 325-335.
- MATSUMOTO, H.; MORIMURA, S. & TAKAHASHI, E. 1977b. Binding of aluminum to DNA of DNP in pea root nuclei. Plant Cell Physiol. **18**: 987-993.
- MCCORMICK, L.H. & BORDEN, F.Y. 1974. The occurrence of aluminum phosphate precipitate in plant roots. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. **38**: 931-934.
- McLACHLAN, K.D. 1980. Acid phosphatase activity of intact roots and phosphorus nutrition in plants. II. Variations among wheat roots. Aust. J. Agric. Res. **31**: 441-448.
- McLEAN, A.A. & CHIASSON, T.C. 1966. Differential performance of two barley varieties to varying aluminum concentration. Can. J. Soil Sci. **46**: 147-153.
- MELLO, F.A.F.; BRASIL SOBRINHO, M.O.C.; ARZOLLA, S.; SILVEIRA, R.I.; COBRA NETTO, A. & KIEHL, J.C. 1984. Fertilidade do Solo. 2ª Ed. Nobel - São Paulo. 400 p.
- MEREDITH, C.P. 1978a. Response of cultured tomato cells to aluminum. Plant Science Letters **12**: 17-24.
- MEREDITH, C.P. 1978b. Selection and characterization of aluminum resistant variants from tomato cell cultures. Plant Science Letters **12**: 25-34.
- MIRANDA, L.T.; MIRANDA, L.E.C. & SAWAZAKI, E. 1984. Genética ecológica e melhoramento do milho. Fundação Cargill. Campinas, SP.
- MOORE, D.P. 1974. Physiological effects of pH on roots. In: The plant root and its environment. Carson, E.W. (ed.). Univ. Press Virginia, Univ. Station, Charlottesville, VA, p.135-151.
- MOORE, D.P.; KRONSTAD, W.E. & METZGER, R.J. 1976. Screening wheat for aluminum tolerance. In: Plant adaptation to mineral stress in problem soils. Wright, M.J. e Ferrari, S.A. (eds.). Ithaca, New York, Cornell Univ. p. 287-295.
- MORIMURA, S. & MATSUMOTO, H. 1978. Effect of aluminum on some properties and template activity of purified pea DNA. Plant Cell Physiol. **19**: 429-436.
- MUGWIRA, L.M. & ELGAWHARY, S.M. 1979. Aluminum accumulation and tolerance of triticale and wheat in relation to root cation exchange capacity. Soil Sci. Soc. Am. J. **43**: 736-740.

- MUGWIRA, L.M. & PATEL, S.V. 1977. Root zone pH changes and ion uptake imbalances by triticale, wheat and rye. Agron. J. 69: 719-722.
- MUGWIRA, L.M.; S.M. ELGAWHARY, & K.I. PATEL. 1976. Differential tolerance of triticale, wheat, rye, and barley to aluminum in nutrient solution. Agron. J. 68: 782-787.
- NELDER, J.A. 1953. Statistical models in biometrical genetics Heredity 7: 111-119.
- OJIMA, K. & OHIRA, K. 1983. Characterization of aluminum and manganese tolerant cell lines selected from carrot cell cultures. Plant Cell Physiol. 24: 789-797.
- OLMOS, J.I.L. & CAMARGO, M.N. 1976. Ocorrência de alumínio tóxico nos solos do Brasil, sua caracterização e distribuição. Ciência e Cultura 28: 171-180.
- PEARSON, R.W.; RATLIFF, L.F. & TAYLOR, H.M. 1970. Effect of soil temperature, strength, and pH on cotton seedling root elongation. Agron. J. 62: 243-246.
- PRIOLI, S.M.A.P. 1982. Seleção da tolerância à toxidez de alumínio na variedade de milho (Zea mays L.) 'Composto Dente'. Viçosa, U.F.V., Imprensa Universitária, 51 p. (Tese M.S.).
- PRIOLI, A.J. & SILVA, W.J. 1984. Tolerância à toxidez do alumínio em híbridos simples de milho. Ciência e Cultura (suplem.) 7: 834-835.
- PRIOLI, S.M.A.P.; SILVA, J.C.; GALVÃO, J.D.; MONNERAT, P.H. & PRIOLI, A.J. 1985. Seleção da tolerância à toxidez de alumínio em milho (Zea mays L.). Revista Ceres 32: 441-451.
- RAIJ, B. VAN 1981. Avaliação da Fertilidade do Solo. Instituto da Potassa e Fósforo: Instituto Internacional da Potassa, Piracicaba. 142 p.
- RASMUSSEN, H.P. 1968. The mode of entry and distribution of aluminum in Zea mays: Electronmicroprobes-ray analysis. Planta 81: 28-37.
- RASMUSSEN, H.P.; SHULL, V.E. & DRYER, H.T. 1968. Determination of element localization in plant tissue with the microprobe. Dev. Appl. Spectrosc. 6: 29-42.
- RAUSER, W.E. 1984a. Copper-binding protein and copper tolerance in Agrostis gigantea. Plant Sci. Lett. 33: 239-247.

- RAUSER, W.E. 1984b. Isolation and partial purification of cadmium-binding protein from roots of the grass Agrostis gigantea. Plant Physiol. 74: 1025-1029.
- RAUSER W.E. & CURVETTO, N.R. 1980. Metallothionein occurs in roots of Agrostis tolerant to excess copper. Nature 287: 563-564.
- RAUSER, W.E. & GLOVER, J. 1984. Cadmium-binding protein in roots of maize. Can. J. Bot. 62: 1645-1650.
- REID, D.A. 1969. Genetic control of reaction to aluminum in winter barley. In: Nilon, R.A. (ed.). Barley genetics II. Proc. 2nd Int. Barley Genet. Symp., Washington State Univ. Press, Pullman, WA, p. 409-413.
- REID, D.A. 1975. Genetic control of Al response in barley. Agron. Abstracts., p. 63.
- REID, D.A., JONES, G.D., ARMINGER, W.H., FOY, C.D., KOCH, E.J. & STARLING, T.M. 1969. Differential aluminum tolerance of winter barley varieties and selections in associated greenhouse and field experiments. Agron. J. 61: 218-222.
- REID, D.A.; FLEMING, A.L. & FOY, C.D. 1971. A method for determining aluminum response of barley in nutrient solution in comparison to response in Al-toxic soil. Agron. J. 63: 600-603.
- RHUE, R.D. 1979. Differential aluminum tolerance in crop plants. In: Stress physiology in crop plants. Mussell, H. e Staples, R.C. (eds.). John Wiley & Sons, New York, NY. p. 61-80.
- RHUE, R.D. & GROGAN, C.O. 1976. Screening corn to aluminum tolerance. In: Plant adaptation to mineral stress in problem soils. Wrigth, M.J. e Ferrari, S.A. (eds.). Ithaca, New York, Cornell Univ., p. 297-310.
- RHUE, R.D. & GROGAN, C.O. 1977. Screening for Al tolerance using different Ca and Mg concentrations. Agron. J. 69: 755-760.
- RHUE, R.D.; GROGAN, C.O.; STOCKMEYER, E.W. & EVERETT, H.L. 1978. Genetic control of aluminum tolerance in corn. Crop Science 18: 1063-1067.
- RORISON, I.H. 1965. The effect of aluminum on the uptake and incorporation of phosphate by excised sanfoin roots. New Phytol. 64: 23-27.

- SAMPSON, M.; CLARKSON, D.T. & DAVIES, D.D. 1965. DNA synthesis in aluminum treated roots of barley. Science **148**: 1476-1477.
- SARTAIN, J.B. & KAMPRATH, E.J. 1978. Aluminum tolerance of soybean cultivars based on root elongation in solution culture compared with growth in acid soil. Agron. J. **70**: 17-20.
- SAWAZAKI, E. & FURLANI, P.R. 1986. Genética da tolerância ao alumínio em linhagens de milho cateto. XVI congresso Nacional de Milho e Sorgo. Belo Horizonte, p. 66.
- SILVA, A.R. 1976. Melhoramento genético para resistência à toxidez de alumínio e manganês no Brasil. Antecedentes, necessidades e possibilidades. Tópicos para discussão e pesquisa. Ciência e Cultura **28**: 147-149.
- SILVA, W.J. & FURLANI, P.R. 1976. Critérios para "screening" de milho tolerante ao alumínio em solução nutritiva. Ciência e Cultura (suplem.) **28**: 278.
- SIROVER, M.A. & LOEB, L.A. 1976. Infidelity of DNA synthesis in vitro: screening for potential metal mutagens or carcinogenous. Science **194**: 1434-1436.
- STEEL, R.G.D. & TORRIE, J.H. 1980. Principles and Procedures of Statistics. 2^o Ed., McGraw Hill, New York, 633 p.
- STOLEN, O. & ANDERSEN, S. 1978. Inheritance of tolerance to low soil pH in barley. Hereditas **88**: 101-105.
- TAYLOR, G.J. & FOY, C.D. 1985a. Mechanisms of aluminum tolerance in Triticum aestivum L. (wheat). I. Differential pH induced by winter cultivar in nutrient solutions. Am. J. Bot. **72**: 695-701.
- TAYLOR, G.J. & FOY, C.D. 1985b. Mechanisms of aluminum tolerance in Triticum aestivum L. (wheat). II. Differential pH induced by spring cultivars in nutrient solutions. Am. J. Bot. **72**: 702-706.
- TAYLOR, G.J. & FOY, C.D. 1985c. Mechanisms of aluminum tolerance in Triticum aestivum L. (wheat). III. Long-term pH changes induced in nutrient solution by winter cultivars differing in tolerance to aluminum. J. Plant Nutr. **8**: 613-628.
- TAYLOR, G.J. & FOY, C.D. 1985d. Mechanisms of aluminum tolerance in Triticum aestivum L. (wheat). IV. The role of ammonium and nitrate nutrition. Can. J. Bot. **63**: 2181-2186.

- THAWORNWONG, N. & VAN DIEST, A. 1974. Influence of high acidity and aluminum on the growth of lowland rice. Plant Soil 41: 141-149.
- VOSE, P.B. & RANDALL, P.J. 1962. Resistance to aluminum and manganese toxicities in plants related to variety and cation exchange capacity. Nature 196: 85-86.
- WAGNER, G.J. & TROTTER, M.M. 1982. Inducible cadmium binding complexes of cabbage and tobacco. Plant Physiol. 69: 804-809.
- WALTERS, D.E. & GALE, J.S. 1977. A note on the Hayman analysis of variance for a full diallel table. Heredity 38: 401-407.