

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
FACULDADE DE AGRONOMIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FITOTECNIA**

**ESTRATÉGIAS DE AVALIAÇÃO E HERANÇA DA TOLERÂNCIA AO ALUMÍNIO EM
LINHAGENS RECOMBINANTES DE AVEIA (*Avena sativa* L.)**

**Itamar Cristiano Nava
Engenheiro Agrônomo (UDESC)**

**Dissertação apresentada como um dos
requisitos à obtenção do Grau de
Mestre em Fitotecnia
Área de Concentração Plantas de Lavoura**

**Porto Alegre (RS), Brasil.
Fevereiro de 2005**

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

*“... livre é o homem que enriqueceu com a cabeça erguida e que
podendo pisar e esmagar, recolheu e ajudou.
Sábio é o profissional que lutou por um princípio, que admitiu
suas falhas e delas tirou suas verdades.
Homem é aquele que demolindo os medos e os preconceitos,
ampliou-se, auto afirmou-se e cresceu.
Fortes são os que acreditam no trabalho como fonte de
realização...”*

Autor desconhecido

A memória de minha mãe...

*“...é tão estranho, os bons morrem jovens, assim parece
ser, quando me lembro de você.
Que acabou indo embora, cedo demais...
Eu continuo aqui, com meu trabalho e meus amigos e me
lembro de você, dias assim, dias de chuva, dias de sol...
E o que sinto não sei dizer.
Vai com os anjos, vai em paz...”*

Renato Russo

AGRADECIMENTOS

Agradeço a todas as pessoas que, de forma direta ou indireta, contribuíram para a realização deste trabalho, especialmente:

Ao professor Luiz Carlos Federizzi, pela orientação, amizade, estímulo à pesquisa e admirável paciência em todos os momentos.

A todos os professores, alunos e funcionários do Departamento de Plantas de Lavoura da UFRGS, pela amizade e apoio recebido.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico-CNPq, pelo apoio financeiro.

Ao Centro Nacional de Pesquisa de Trigo - Embrapa, em especial ao Pedro Luiz Scheeren, pela parceria na realização dos experimentos com alumínio.

À minha família querida, por acreditar em mim e compreender a minha ausência nesta longa jornada.

Aos amigos, que fazem parte desta história, em especial a Naracelis Poletto, Paula Wiethölter, Carlos Walter Alfonso, Fausto Borges Ferreira, Fabiane Lamego, Emerson Limberger, Mércio Luiz Strieder, Luis Marcelo Tisian, Emerson da Silva Portes, Ézio Itamar Gubiani e Tatiana Fontoura. Valeu galera, muito obrigado por tudo.

ESTRATÉGIAS DE AVALIAÇÃO E HERANÇA DA TOLERÂNCIA AO ALUMÍNIO EM LINHAGENS RECOMBINANTES DE AVEIA (*Avena sativa* L.)¹

Autor: Itamar Cristiano Nava

¹ Dissertação de Mestrado em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio

RESUMO

Genótipos de aveia variam quanto à tolerância ao alumínio no solo. Uma maneira fácil, rápida e eficiente de identificar a tolerância ao alumínio é através do uso de solução nutritiva, em laboratório. Os objetivos deste estudo foram ajustar a metodologia de avaliação da tolerância ao alumínio, avaliar linhagens recombinantes quanto à tolerância ao alumínio em laboratório e a campo e estimar o número de genes que controlam o caráter, identificar marcadores morfológicos associados com a tolerância ao alumínio e avaliar os efeitos do gene de tolerância ao alumínio sobre caracteres de importância agrônômica. Os ajustes na metodologia foram realizados envolvendo genótipos de aveia e trigo com resposta conhecida ao alumínio tóxico. Uma população de 333 linhagens recombinantes nas gerações $F_{5:6}$ e $F_{5:7}$ provenientes do cruzamento entre os genitores UFRGS 930598-6 (sensível) e UFRGS 17 (tolerante) foi avaliada em solução nutritiva. O número de genes que controlam a tolerância ao alumínio foi estimado pela distribuição de frequência do recrescimento médio da raiz principal. Uma amostra de 22 linhagens recombinantes sensível e tolerante ao alumínio tóxico foi avaliada no campo, com alta concentração de alumínio no solo. A associação e o efeito do gene de tolerância ao alumínio com outros caracteres agrônômicos foram realizados a campo em solo livre de alumínio. A técnica de avaliação da tolerância ao alumínio permitiu a discriminação mais eficiente dos genótipos após os ajustes realizados. A tolerância ao alumínio em aveia é governada por um gene de grande efeito, sendo que os genótipos tolerantes possuem os alelos Al_aAl_a e os genótipos sensíveis os alelos al_aal_a . A avaliação da tolerância ao alumínio em laboratório foi confirmada a campo. O caráter tolerância ao alumínio não apresenta alta associação com outros caracteres agrônômicos. A presença do gene de tolerância ao alumínio não está associada a efeitos negativos em caracteres de importância agrônômica.

STRATEGIES OF ASSESSMENT AND INHERITANCE OF ALUMINUM TOLERANCE IN RECOMBINANT INBRED LINES OF OAT (*Avena sativa* L.)²

Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil, (102p.) Fevereiro, 2005.

² Master of Science Dissertation in Agronomy, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brazil, (102p.) February, 2005.

Author: Itamar Cristiano Nava

Adviser: Luiz Carlos Federizzi

ABSTRACT

Tolerance to aluminum vary widely in oat genotypes. An easy, fast and efficient way to identify aluminum tolerance is the use of nutritive solution in laboratory. The objectives of this study were; to adjust the protocol for aluminum tolerance screening; to analyze recombinant inbred lines for aluminum tolerance in the laboratory and on-field and estimate the number of genes controlling this character; to identify morphological markers for this character and analyze the effects of aluminum tolerance gene over important agronomical traits. The adjustments of the protocol were performed using wheat and oat genotypes carrying previously known response to toxic aluminum. A population containing 333 F_{5:6} and F_{5:7} recombinant inbred lines from the cross of UFRGS 930598-6 (sensible) and UFRGS 17 (tolerant) was screened in nutritive solution. The number of genes controlling aluminum tolerance was estimated by the frequency distribution of the main root average re-growth. A sample containing 22 of both aluminum-sensitive and tolerant recombinant inbred lines were field-tested on a soil having high aluminum concentration. Field analyzes of the association and effect of the aluminum tolerance gene with other agronomical traits were performed on an aluminum-free soil. The adjustment in the screening technique to aluminum tolerance allowed a more efficient division of genotypes. Aluminum tolerance is due to one gene with major effect, whereas tolerant genotypes carry the Al_aAl_a alleles while the sensitive genotypes carry the al_aal_a alleles. The laboratorial screening to aluminum tolerance was confirmed on the field test. The aluminum tolerance character does not show high association with other agronomical characters. The presence of the aluminum tolerance gene does not imply in unfavorable effects to characters of agronomical traits.

SUMÁRIO

	Página
1. INTRODUÇÃO	12
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	14
2.1. A aveia branca como espécie cultivada.....	14
2.2. O alumínio tóxico presente no solo.....	15
2.3. Efeitos tóxicos do alumínio as plantas	17
2.4. Mecanismos de tolerância e exclusão do alumínio tóxico	19
2.5. Estratégias de avaliação de genótipos para tolerância ao alumínio	22
2.6. Genética da tolerância ao alumínio tóxico	25
3. MATERIAL E MÉTODOS	29
3.1. Obtenção das linhagens recombinantes.....	30
3.2. Ajustes na metodologia de avaliação da tolerância ao alumínio tóxico em aveia.....	31
3.2.1. Avaliação da tolerância ao alumínio tóxico em genótipos de aveia e trigo	32
3.2.2. Avaliação da tolerância ao alumínio tóxico dos genitores UFRGS 930598-6 e UFRGS 17 em diferentes épocas.....	33
3.3. Metodologia de avaliação da tolerância ao alumínio tóxico em aveia	34
3.3.1. Preparo das sementes	34
3.3.2. Preparo e composição química das soluções nutritivas	35
3.3.2.1. Solução nutritiva completa	35
3.3.2.2. Solução tratamento	36
3.3.3. Crescimento das plantas em solução nutriente e avaliação do recrescimento da raiz principal.....	36
3.4. Análise genética da tolerância ao alumínio em linhagens recombinantes de aveia.....	38
3.5. Associação da tolerância ao alumínio tóxico com caracteres agronômicos avaliados em condições de campo sem alumínio no solo.....	40
3.6. Avaliação de linhagens recombinantes de aveia sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico em condições de campo com alumínio no solo	42
3.7. Avaliação de linhagens recombinantes de aveia sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico em condições de campo sem alumínio no solo	46
4. RESULTADOS	51
4.1. Ajustes na metodologia de avaliação da tolerância ao alumínio tóxico em aveia.....	51
4.1.1. Avaliação da tolerância ao alumínio tóxico em genótipos de aveia e trigo	52
4.1.2. Avaliação da tolerância ao alumínio tóxico dos genitores UFRGS 930598-6 e UFRGS 17 em diferentes épocas.....	52
4.2. Análise genética da tolerância ao alumínio em linhagens recombinantes de aveia.....	57
4.3. Associação da tolerância ao alumínio tóxico com caracteres agronômicos avaliados em campo sem alumínio no solo.....	60
4.4. Avaliação de linhagens recombinantes de aveia sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico em condições de campo com alumínio no solo	62

4.5. Avaliação de linhagens recombinantes de aveia sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico em condições de campo sem alumínio no solo	72
5. DISCUSSÃO	78
6. CONCLUSÕES	90
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	91
8. APÊNDICES.....	100

RELAÇÃO DE TABELAS

	Página
TABELA 1. Genealogia dos genitores UFRGS 930598-6 e UFRGS 17 de aveia e a resposta quanto à tolerância ao alumínio. UFRGS, 2005	30
TABELA 2. Determinação do recrescimento da raiz principal, com 20 ppm de alumínio, em genótipos de aveia e trigo. UFRGS, 2005	52
TABELA 3. Análise da variância do recrescimento da raiz principal (cm), dos genótipos UFRGS 930598-6 e UFRGS 17, em dez épocas de avaliação. UFRGS, 2005	53
TABELA 4. Média e desvio padrão do recrescimento da raiz principal (cm) do genótipo UFRGS 930598-6, em dez épocas de avaliação. UFRGS, 2005	54
TABELA 5. Média e desvio padrão do recrescimento da raiz principal (cm) do genótipo UFRGS 17, em dez épocas de avaliação. UFRGS, 2005	54
TABELA 6. Distribuição de frequência para o recrescimento da raiz principal (cm) de plântulas dos genótipos UFRGS 930598-6 e UFRGS 17 avaliadas em 04 estudos diferentes. UFRGS, 2005	56
TABELA 7. Análise da variância do recrescimento da raiz principal, para as 333 linhagens recombinantes. UFRGS, 2005	57
TABELA 8. Distribuição de frequência para o recrescimento da raiz principal das linhagens recombinantes avaliadas quanto à tolerância ao alumínio tóxico em soluções nutritivas. UFRGS, 2005	58
TABELA 9. Teste de ajustamento do qui-quadrado (χ^2) para as proporções observadas e esperadas entre as linhagens recombinantes de aveia, para o caráter tolerância ao alumínio tóxico. UFRGS, 2005	59
TABELA 10. Estimativa dos coeficientes de correlação entre o recrescimento da raiz principal e caracteres morfológicos. EEA -UFRGS, 2005	61
TABELA 11. Teste de contingência para os caracteres hábito de crescimento vegetativo e tolerância ao alumínio tóxico em linhagens recombinantes $F_{5:6}$ e $F_{5:7}$ de aveia. EEA-UFRGS, 2005	61
TABELA 12. Teste de contingência para os caracteres ciclo vegetativo e tolerância ao alumínio tóxico em linhagens recombinantes $F_{5:6}$ e $F_{5:7}$ de aveia. EEA-UFRGS, 2005	62
TABELA 13. Análise da variância conjunta, com os valores de probabilidade para o efeito de genótipos, experimentos e repetições. CNPT-UFRGS, 2005	63
TABELA 14. Análise da variância resumida para o experimento 1 (alta concentração	

de Al ³⁺), com os genótipos separados em genitores (a) e linhas recombinantes (b), nas categorias sensível e tolerante ao alumínio tóxico. CNPT-UFRGS, 2005	65
TABELA 15. Valores médios dos genitores e linhagens recombinantes sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico, para os diferentes caracteres no Experimento 1 e Experimento 2. CNPT-UFRGS, 2005.....	66
TABELA 16. Análise da variância resumida para o experimento 2 (baixa concentração de alumínio), com os genótipos separados em genitores e linhas recombinantes, nas categorias sensível e tolerante ao alumínio tóxico. CNPT-UFRGS, 2005	67
TABELA 17. Coeficientes de correlação entre a reação ao alumínio tóxico no solo e demais caracteres avaliados nos dois experimentos. CNPT-UFRGS, 2005	68
TABELA 18. Coeficientes de correlação entre a reação ao alumínio tóxico no solo e demais caracteres avaliados no experimento 1. CNPT-UFRGS, 2005.....	70
TABELA 19. Recrescimento da raiz principal e classificação dos genótipos em sensíveis, intermediários e tolerantes, de acordo com a reação ao alumínio do solo, para o experimento 1. CNPT-UFRGS, 2005.....	71
TABELA 20. Análise da variância, com os valores de probabilidade determinados para o efeito de genótipos e repetições. EEA-UFRGS, 2004	72
TABELA 21. Análise da variância dos genótipos sob as categorias tolerante e sensível ao alumínio, com os valores de probabilidade alcançados para o efeito de categorias e repetições. EEA-UFRGS, 2004	73
TABELA 22. Coeficientes de correlação entre o recrescimento da raiz principal e as variáveis ciclo vegetativo, estatura de plantas e rendimento de grãos. EEA-UFRGS, 2005	76
TABELA 23. Valores médios das linhagens recombinantes e dos genitores obtidas dentro de cada categoria de acordo com a tolerância ao alumínio tóxico. EEA-UFRGS, 2005.....	77

RELAÇÃO DE FIGURAS

Página

FIGURA 1. Distribuição do recrescimento médio da raiz principal das linhagens e dos genitores UFRGS 930598-6 e UFRGS 17. UFRGS, 2005.....	60
FIGURA 2. Distribuição do ciclo vegetativo médio das linhagens recombinantes e dos genitores UFRGS 930598-6 e UFRGS 17. EEA-UFRGS, 2005.....	74
FIGURA 3. Distribuição da estatura média das linhagens recombinantes e a dos genitores UFRGS 930598-6 e UFRGS 17. EEA-UFRGS, 2005	75
FIGURA 4. Distribuição do rendimento médio de grãos das linhagens recombinantes e a dos genitores UFRGS 930598-6 e UFRGS 17. EEA-UFRGS, 2005	76

1. INTRODUÇÃO

Os solos do Sul do Brasil caracterizam-se por apresentar baixo pH, com elevados teores de alumínio trocável, baixa saturação de bases e baixos teores de fósforo, o que pode contribuir para que o potencial genético dos cultivares de aveia branca não seja alcançado.

Uma alternativa para contornar os efeitos da toxidez provocada pelo alumínio é o emprego da calagem, que consiste na precipitação do alumínio trocável presente na solução do solo, pela adição de calcário. Embora a calagem seja uma prática corriqueira na agricultura, sua aplicação limita-se a camada superficial do solo, já que a incorporação do calcário em profundidades maiores é economicamente inviável.

Desta forma, a prática da calagem torna-se ineficiente, por favorecer o desenvolvimento de um sistema radicular adequado apenas na zona de ação da calagem, que compreende aproximadamente os primeiros dez centímetros do perfil do solo. Conseqüentemente, limita a exploração pelas raízes de profundidades superiores e conduz a diminuição do suprimento de água e menor capacidade de extração de nutrientes.

A opção mais adequada neste caso é a exploração da variabilidade genética existente, com o desenvolvimento de cultivares comerciais capazes de tolerar eficientemente altas concentrações de alumínio no solo. A variabilidade do caráter tolerância ao alumínio tóxico é controlada geneticamente, sendo que espécies e cultivares diferem amplamente quanto à tolerância deste elemento no solo.

Os estudos da tolerância ao alumínio tóxico em cereais de inverno estão concentrados principalmente na cultura do trigo, sendo que para a cultura da aveia são poucos os trabalhos desenvolvidos. No entanto, com o aumento da utilização do sistema de plantio direto e a expansão da área cultivada de aveia para novas fronteiras agrícolas, a obtenção de cultivares tolerantes ao alumínio tóxico tem sido uma das prioridades dos programas de melhoramento genético de aveia.

A identificação e seleção de genótipos tolerantes a altos níveis de alumínio no solo são altamente desejáveis, pois permite a utilização direta destes cultivares pelos agricultores, reduzindo custos de manejo da cultura, promovendo aumento no rendimento e proporcionando maiores lucros.

Assim, os objetivos deste trabalho foram:

- promover modificações e ajustes na atual técnica de discriminação da tolerância ao alumínio tóxico em aveia envolvendo genótipos com resposta conhecida em laboratório;
- estimar o número de genes do caráter tolerância ao alumínio tóxico em linhagens recombinantes de aveia nas gerações $F_{5:6}$ e $F_{5:7}$, provenientes do cruzamento entre um genótipo sensível e um genótipo tolerante;
- estimar a associação da tolerância ao alumínio tóxico com caracteres de importância agronômica determinados a campo;
- comparar a resposta de genótipos sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico observado em laboratório com aquela obtida quando esses genótipos foram cultivados em solo com alto teor de alumínio;
- determinar se os genótipos sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico diferem para alguns caracteres de importância agronômica quando cultivados em solo sem alumínio.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. A aveia branca como espécie cultivada

A aveia é um cereal de inverno cujo centro de origem situa-se no Oriente Médio, com ampla adaptação geográfica, sendo cultivada em diferentes regiões do mundo. A maior distribuição e cultivo estão concentrados em áreas de clima temperado e úmido, na América do Norte, Europa e Rússia (Murphy & Hoffman, 1992). Na América Latina, o Brasil é um dos maiores produtores de aveia para grãos, sendo sua introdução atribuída aos imigrantes espanhóis (Federizzi, 2002).

As aveias formam uma série poliplóide, sendo que a aveia branca (*Avena sativa* L.) é uma espécie alohexaplóide com $2n = 2x = 42$ cromossomos, onde o conjunto básico de cromossomos é igual a sete, combinando os genomas AACDD de três espécies ancestrais diplóides. Entre as gramíneas cultivadas é a que possui o maior genoma, superando o trigo (Milach, 2002). É uma espécie anual que se reproduz por autofecundação, destinada à produção de forragem, cobertura do solo e à produção de grãos para alimentação humana e animal.

Na região Sul do Brasil, a aveia tem sido uma excelente alternativa agrônômica e econômica de inverno, proporcionando aos agricultores a adoção do sistema de plantio direto e rotação de culturas. Assim, a aveia contribui de maneira direta na conservação do solo, devido a sua ação recuperadora da estrutura do solo, na redução dos custos de produção e para uma maior sustentabilidade dos sistemas agrícolas (Federizzi, 2002).

A aveia apresenta um elevado potencial genético para o rendimento de grãos, devendo atender as características de qualidade industrial e de uso para alimentação humana. Os aspectos mais importantes para o processamento industrial de aveia incluem: porcentagem de cariópse, definido como a relação entre grão e casca, uniformidade de tamanho do grão, manchas nos grãos e quebra durante o descascamento. Em relação à qualidade nutricional, a composição média da aveia brasileira é de 53% de glicídios, 16% de proteína, 7% de lipídios, 12% de fibra alimentar total, 4% de beta-glucanas, 11% de umidade e 1% de cinzas, o que torna a aveia um alimento de excelente qualidade (Francisco, 2002).

O melhoramento genético de aveia no Brasil é recente, com pouco mais de trinta anos (Federizzi, 2002). A substituição de variedades antigas, provenientes principalmente dos EUA e Canadá, por variedades modernas, com melhor tipo agronômico, maior adaptação ambiental, melhor rendimento e qualidade de grãos fez com que o país deixasse de ser um importador tornando-se auto-suficiente na produção de grãos de boa qualidade (Carvalho et al., 1987).

2.2. O alumínio tóxico presente no solo

Os solos ácidos cobrem uma área de aproximadamente 1,66 bilhões de hectares distribuídos em várias regiões do mundo (Pandey et al., 1994) e a toxidez do alumínio é o fator mais limitante à produtividade agrícola em solos ácidos (Kochian, 1995). Aproximadamente 60% destas áreas estão localizadas em regiões tropicais e subtropicais. Assim, os solos ácidos limitam o rendimento das culturas em muitos países em desenvolvimento, onde a produção de alimentos é crítica (Kochian, 2004). No Brasil, os solos ácidos encontram-se principalmente nas regiões do Cerrado e Sul, ocupando cerca de 204 milhões de hectares do território nacional (Embrapa, 1999).

Diversos fatores contribuem para acelerar os processos de acidificação dos solos, como: utilização de grande quantidade de fertilizantes químicos, especialmente a fertilização amoniacal, que acelera a acidificação do solo devido a nitrificação (Kidd et al., 2001); a completa remoção da massa vegetal e grãos da área de cultivo (Johnson Junior et al., 1997); sistemas de pastejo sob manejo intensivo, principalmente quando estão envolvidas espécies leguminosas, que ao realizar a fixação simbiótica do N, acidificam a rizosfera pelo excesso de extração de cálcio (Haynes, 1983; Bolan et al., 1991). Além disso, chuvas ácidas contendo ácido nítrico e sulfúrico contribuem para o aumento da taxa de acidificação em muitos locais em todo o mundo (Samac & Tesfaye, 2003).

O potencial de hidrogênio (pH) é o parâmetro mais utilizado na indicação da toxicidade do alumínio às culturas em geral. Diversos trabalhos demonstram que em solos ácidos, a maior toxicidade do alumínio é observada em pH abaixo de 5,0, entretanto, para algumas espécies ou cultivares, a toxidez pode ocorrer em níveis de pH até 5,5 (Foy & Fleming, 1978; Foy et al., 1987; Foy, 1992).

O valor do pH crítico para as plantas no qual o alumínio tóxico está presente na solução do solo e, portanto, potencialmente tóxico, depende de vários fatores, entre eles o tipo de argila, o teor de matéria orgânica, a concentração de cátions e ânions, sais totais (Foy et al., 1978; Yan & Schubert, 2000) e, principalmente, do genótipo cultivado (Foy, 1984).

O alumínio é liberado da fração mineral do solo para a solução do solo sob condições ácidas, pela troca catiônica entre os íons H^+ e Al^{3+} na composição química da argila. O alumínio fica disponível como $Al(OH)_2^+$, $Al(OH)_2^{2+}$ e $Al(OH)_2^{3+}$, sendo este último também referido como alumínio trocável - Al^{3+} (Kinraide, 1991), as quais são as principais formas responsáveis pela fitotoxicidade em pH 4,0 a 5,0 (Pavan et al., 1982). Os íons Al rapidamente inibem o crescimento radicular, mesmo em concentrações a

nível micromolar. Em trigo, o íon Al^{3+} é o mais tóxico, enquanto que em dicotiledôneas, os íons $\text{Al}(\text{OH})_2^+$ e $\text{Al}(\text{OH})_2^{2+}$ produzem maiores efeitos tóxicos (Delhaize & Ryan, 1995; Kochian, 1995).

Diversas estratégias têm sido empregadas no manejo dos solos ácidos, entre elas: i) aplicação de materiais alcalinos a base de carbonatos, óxidos e hidróxidos de cálcio e magnésio (calcário), para elevar o pH do solo e converter o alumínio para formas menos tóxicas (Dall'Agnol et al., 1996); ii) incorporação de resíduos orgânicos ao solo para promover o aumento do pH, através de substâncias húmicas liberadas pela decomposição da matéria orgânica (Haynes, 1983); iii) identificação e seleção de genótipos com níveis adequados de tolerância ao alumínio tóxico, a qual tem promovido a obtenção de variedades com aumento na tolerância ao alumínio para diversas espécies cultivadas em solos ácidos (Kim et al., 2001).

A toxicidade do alumínio é um problema mais sério em solos com subsolos fortemente ácidos, devido às dificuldades de incorporação do calcário em profundidade, não permitindo o aprofundamento das raízes, diminuindo a tolerância à seca e interferindo na absorção e translocação de nutrientes essenciais, como fósforo (P), cálcio (Ca), magnésio (Mg) e potássio (K) (Foy, 1976; Zanatta & Mundstock, 1991).

2.3. Efeitos tóxicos do alumínio as plantas

O alumínio tóxico atua em um grande número de funções celulares. Desta forma é difícil identificar o efeito primário do alumínio em células vegetais e as verdadeiras causas da sua toxicidade. O entendimento da toxidez do alumínio e os mecanismos de tolerância são importantes para o desenvolvimento de testes adequados de discriminação dos genótipos e para o desenvolvimento de cultivares com alta tolerância a solos ácidos.

O primeiro sintoma de toxidez de alumínio é a inibição da alongação da raiz (Kinraide, 1991), que ocorre cerca de 1 a 2 horas após a exposição ao elemento tóxico (Kochian, 1995). Este cátion quando em contato com as raízes paralisa o crescimento radicular, tornando as raízes atrofiadas em função da morte do meristema radicular, engrossamento na porção apical, mudança na coloração das raízes, levando as plantas a morte em muitas espécies (Kerridge et al., 1971, Foy, 1976).

A parte distal da zona de transição no ápice das raízes, onde as células estão entrando em fase de alongamento, é o sítio da ação tóxica primária do alumínio (Sivaguru & Horst, 1998; Kollmeier et al., 2000). A parede celular nesta zona acumula o alumínio muito mais rapidamente do que em outras células, devido à alta proporção de pectina.

Outro efeito prejudicial do alumínio está na mudança da homeostase celular do Ca^{2+} e da competição por canais de Ca^{2+} . A inibição da absorção celular de Ca^{2+} pelo Al^{3+} afeta, em maior ou menor intensidade, vários processos celulares, tais como: mitose, citocinese, gravitropismo, crescimento polar, corrente citoplasmática e sinalização celular (Huang *et al.*, 1996).

O tratamento de tecidos vegetais com alumínio, também tem demonstrado que a presença deste elemento rapidamente inibe o fluxo de auxina em células da zona de transição do ápice (Kollmeier et al., 2000). Algumas plantas respondem ao alumínio pelo aumento na síntese de hemicelulose, celulose e pectina (Tabuchi & Matsumoto, 2001; Teraoka et al., 2002). Estes carboidratos podem auxiliar no aprisionamento do alumínio no apoplasto celular e, além disso, podem interferir na alongação celular.

Plantas afetadas pelo alumínio freqüentemente apresentam sintomas de deficiência de nutrientes, tais como P, Ca, Mg, K e Mo, devido à interferência do alumínio nos processos de absorção, transporte e uso destes nutrientes (Foy, 1974, Liu & Luan, 2001). Tais deficiências aparentemente ocorrem porque o alumínio induz a

deposição de calose nos canais plasmodesmáticos, inibindo fisicamente o transporte simplástico entre células (Sivaguru *et al.*, 2000).

Estudos têm indicado que o alumínio interage com elementos envolvidos na transdução de sinais responsáveis pela comunicação da célula com o ambiente. O alumínio teria como alvos no interior da célula o fosfatidilinositol-bifosfato e a proteína Gp, moléculas responsáveis pela produção de dois importantes mensageiros secundários, o inositol - 1,4,5-trifosfato e o diacilglicerol. Desta forma, o alumínio estaria interferindo nos processos de transdução de sinais, que, por sua vez, ocasionariam rápidas disfunções metabólicas na planta (Shi *et al.*, 1993; Haug *et al.*, 1994; Jones & Kochian, 1995; Sivaguru, 2000).

A toxidez do alumínio também está associada a um grande número de processos fisiológicos e metabólicos. O alumínio é muito reativo, com uma forte afinidade de ligação com proteínas, fosfatos inorgânicos, ácidos nucleicos (DNA e RNA), ácidos carboxílicos, fosfolipídeos, flavonóides e antocianinas (Taylor, 1991; Delhaize & Ryan, 1995). O alumínio também interfere na peroxidação de lipídeos (Yamamoto *et al.*, 2001) e estresses oxidativos. A atividade mitocondrial em células de tabaco e ervilha foi reprimida pelo tratamento com alumínio em cultura de tecidos, seguida pela inibição da respiração, redução da síntese de ATP e produção de oxigênio reativo (Yamamoto *et al.*, 2002).

Devido ao grande número de respostas ao tratamento pelo alumínio em plantas, mudanças na expressão gênica têm sido associadas ao alumínio, incluindo genes associados com estresse oxidativo e invasão de patógenos (Rodriguez *et al.*, 2002).

2.4. Mecanismos de tolerância e exclusão do alumínio tóxico

As espécies de plantas respondem de forma diferente ao estresse causado pelo alumínio. As plantas apresentam variados mecanismos para contornarem os efeitos

tóxicos deste elemento. Os mecanismos de tolerância ao alumínio propostos na literatura podem ser divididos em dois grupos: i) mecanismos apoplásticos, baseados na exclusão do alumínio pela exudação de ácidos orgânicos externamente à célula, e ii) mecanismos simplásticos, permitindo a acumulação e detoxificação do alumínio no interior da célula.

A baixa capacidade de troca catiônica (CTC) da parede celular da raiz tem sido associada com a tolerância ao alumínio. Segundo esse modelo, plantas com elevada CTC absorvem mais alumínio, elevando a concentração desse metal próximo às células. Embora a membrana plasmática seja considerada como um dos principais alvos do alumínio, em alguns casos, ela pode atuar como uma barreira à absorção deste elemento para o interior da célula. Foi observado que a densidade de cargas elétricas negativas presentes em membranas das células dos ápices radiculares de trigo eram, em média, 26% superior no genótipo sensível em relação ao tolerante. Existem fortes evidências de que a exudação de malato no trigo e de citrato no milho pelas raízes em resposta ao alumínio ocorre pela ativação de um canal de ânions localizado na membrana plasmática de ápices radiculares (Zhang et al., 2001).

O aumento do pH na região da rizosfera também é uma forma de exclusão do alumínio, pois leva à formação de uma zona de precipitação deste elemento. Certas plantas absorvem nitrogênio preferencialmente na forma de NO_3^- (nitrato), em relação à forma de NH_4^+ (amônio) e, como consequência dessa absorção diferencial, há um maior efluxo de íons OH^- pelas raízes, o que promove a elevação do pH na rizosfera (Baier et al., 1995).

Outra barreira que o alumínio pode enfrentar para atingir as regiões sensíveis do meristema radicular é a mucilagem, substância formada por polissacarídeos, que reveste a superfície radicular. Em plantas de trigo tolerantes ao alumínio, a síntese contínua de mucilagem nos ápices radiculares dificulta a penetração do alumínio,

protegendo as regiões de crescimento da raiz. Já foi demonstrado que a mucilagem pode reter até 35% do alumínio presente no apoplasto (Archambault et al., 1996).

A síntese de calose, um poliglicosídeo formado por unidades de 1,3- β -glucano que se acumula na parede celular, também é uma resposta das plantas aos diversos tipos de estresses (Simmons et al., 1992). Genótipos de trigo sensíveis ao alumínio produzem mais calose do que genótipos tolerantes, quando expostos a esse elemento (Zangh et al., 1994; Horst et al., 1997).

A enzima 1,3- β -glucanase está incluída na família das proteínas PR (*pathogenesis related*), já que muitas de suas isoformas são induzidas durante infecções fúngicas. Análises da quantidade de síntese do mRNA da 1,3- β -glucanase, isolado de ápices radiculares de trigo demonstraram que a expressão deste gene é fortemente regulada pela presença de alumínio (Cruz-Ortega et al., 1997). Desta forma, o padrão de síntese de calose pode ser um bom indicativo do grau de injúria que o alumínio causa as raízes, podendo, inclusive ser utilizado como um parâmetro na seleção de genótipos com tolerância ao alumínio tóxico.

Dentre os mecanismos de exclusão, a exudação de moléculas quelantes que complexam o alumínio tóxico tem sido o mais estudado. Tais quelantes são liberados no apoplasto e/ou na rizosfera impedindo que o alumínio alcance seus sítios de toxidez. O alumínio complexado com a molécula exudada pela raiz perde o seu efeito fitotóxico. Uma importante classe desses quelantes são os ácidos orgânicos de baixo peso molecular, provenientes do ciclo dos ácidos tricarboxílicos.

Existem fortes evidências que a tolerância ao alumínio em genótipos de trigo, milho, girassol, soja, feijão, entre outros, ocorre pela exclusão do alumínio das células pela síntese de ácidos orgânicos capazes de quelar o alumínio (Ma et al., 2001; Ryan et al., 2001; Kochian et al., 2002; Watanabe & Osaki, 2002). Dos ácidos orgânicos, o

citrato tem a maior capacidade de se ligar ao alumínio, seguido pelo oxalato, malato e succinato (Hue et al., 1986).

A produção de ácidos orgânicos ativados pelo alumínio como um mecanismo de resposta de tolerância a esse elemento, tem sido descrito para um grande número de espécies cultivadas, tanto em monocotiledôneas como em dicotiledôneas. Em trigo, o alumínio estimulou a exudação apenas do malato. Em milho, aveia, centeio e triticale foi observado a exudação de ambos, citrato e malato. Já em sorgo, tabaco e soja, o alumínio estimulou a síntese apenas do citrato (Kochian et al., 2004).

Trabalhando com plantas transgênicas de tabaco e mamão superexpressando a enzima citrato sintase, Fuente-Martinez et al., (1997) forneceram evidências de que os ácidos orgânicos participam efetivamente na tolerância ao alumínio. Em função da super produção e exudação de citrato, as plantas transgênicas apresentaram aumento significativo na tolerância ao alumínio.

Os mecanismos de tolerância celular ou de detoxificação interna do alumínio têm sido menos estudados do que os mecanismos de exclusão do alumínio. Entretanto, o mecanismo envolvido com o acúmulo de alumínio no interior das células foi associado com a ligação de ácidos fenólicos e ácidos orgânicos, sendo que são freqüentemente seqüestrados em células especializadas, semelhantes às células da epiderme das folhas (Gaume et al., 2001; Jensen et al., 2002, Ma & Furukawa, 2003).

2.5. Estratégias de avaliação de genótipos para tolerância ao alumínio tóxico

Um grande número de técnicas tem sido empregado na identificação de plantas tolerantes ao alumínio tóxico. Dentre elas estão: a capacidade do material alterar o pH do meio de cultivo (Kochian, 1995); a observação visual do desenvolvimento da parte aérea e do sistema radicular (Devine et al., 1976); o peso seco do sistema radicular e

aéreo (Lafever et al., 1977; Lafever & Campbell, 1978); a coloração das raízes seminais em solução contendo hematoxilina (Polle et al., 1978); comprimento das raízes em baixa concentração de alumínio em solução nutritiva incompleta (Shuman et al., 1993); produção final de grãos (Howeler & Cadavid, 1976), recrescimento da raiz principal em solução nutritiva e solução tratamento contendo alumínio (Camargo & Oliveira, 1981; Dornelles, 1994; Oliveira, 2002).

A identificação da tolerância ao alumínio tóxico baseado no crescimento de plantas em solo ácido com níveis tóxicos de alumínio trocável já foi utilizada para alfafa (Devine et al., 1976), cevada (Foy, 1996a), sorgo (Foy et al., 1993), trigo (Foy, 1996b), entre outras espécies. Neste sistema, as plantas são crescidas em potes com solo ácido por aproximadamente um mês ou no campo, durante a estação de crescimento. A massa seca de raízes e da parte aérea é determinada e comparada com as plantas crescidas em um solo livre de alumínio e com pH não tóxico. Plantas em estágio jovem podem ser avaliadas, quando o crescimento da raiz é importante para o seu estabelecimento, e também em estágio adulto, onde deficiências nutricionais e estresses a seca podem afetar o crescimento (Foy et al., 1993).

Diferentes solos ácidos com pH similar podem variar enormemente na quantidade de saturação de alumínio. Por exemplo, o crescimento de trigo em solos ácidos é mais dependente da saturação de alumínio e de outros minerais tóxicos como o manganês presente no solo, do que o próprio pH (Johnson Junior et al., 1997).

Os principais inconvenientes da utilização das condições naturais de campo, com solos ácidos, para a discriminação da tolerância ao alumínio devem-se a: a) dificuldades de definição e mensuração precisa dos níveis de alumínio no solo; b) dificuldades do controle quantitativo e da dinâmica do alumínio no solo; c) impossibilidade de assegurar que somente o alumínio está presente no solo e

disponível às plantas e não outros metais tóxicos como o manganês (Kerridge et al., 1971).

Um método de avaliação da tolerância ao alumínio, utilizando areia como substrato foi desenvolvido por Villagarcia et al., 2001, o qual simula o crescimento de plantas em solos ácidos. Esta técnica não requer o acesso a solos ácidos e a quantidade de alumínio e de outros minerais necessários ao crescimento e desenvolvimento das plantas são perfeitamente controláveis. Os resultados de avaliação da tolerância ao alumínio em areia são comparáveis aos resultados obtidos em soluções nutritivas e no campo.

O uso de soluções nutritivas tem sido amplamente utilizado para identificar e testar genótipos de plantas quanto à tolerância ao alumínio tóxico em diferentes espécies, incluindo cereais de inverno (Camargo & Oliveira, 1981; Kim et al., 2001; Oliveira, 2002), milho (Lopes et al., 1987; Cançado et al., 1999), sorgo (Baligar & Anghinoni, 1995), arroz (Sivaguru & Paliwal, 1993; Khatiwada et al., 1996), alfafa (Baligar et al., 1989), *Arabidopsis* (Toda et al., 1999), soja (Menosso, 1994; Villagarcia et al., 2001), tomate (Luo et al., 1999), entre outras.

Em geral, as plântulas são mantidas em um meio com pH baixo, em uma solução contendo macro e micronutrientes essenciais ao desenvolvimento por diversos dias e posteriormente, as plântulas são transferidas para uma solução contendo alumínio. O crescimento das raízes é medido e comparado com o crescimento das raízes das plantas que não foram expostas aos efeitos tóxicos do alumínio.

A discriminação de genótipos sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico, através do uso de soluções nutritivas se caracteriza como um método rápido, com possibilidade de avaliar um grande número de plantas, em um curto período de tempo. Apresenta a vantagem de ser independente de fatores nutricionais do solo e pode avaliar estresses individualmente, como pH, Al, Mn, entre outros. Por outro lado, a

técnica não permite avaliar plantas de propagação vegetativa ou plantas na qual a tolerância ao alumínio somente se manifesta em estádios adultos das plantas (Koyama et al., 1995).

Os principais fatores limitantes à técnica de solução nutritiva têm sido o inadequado controle do pH, dos níveis de fósforo e por consequência da concentração de alumínio, devido à capacidade de complexação do Al-P. O efetivo controle destes parâmetros são necessários para a obtenção de precisão dos estudos genéticos. A faixa de pH entre 4.0 e 4.5 resulta em maior eficiência na separação dos genótipos em sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico, pois mantém inalteradas as concentrações dos elementos nutritivos e do alumínio na solução (Camargo, 1985).

2.6. Genética e identificação de genes de tolerância ao alumínio tóxico

O uso de cultivares tolerantes à toxicidade do alumínio apresenta-se como uma solução sustentável, propiciando ganhos permanentes de produtividade em solos ácidos. Neste contexto, diversos trabalhos são conduzidos no intuito de elucidar a genética e os genes envolvidos com a tolerância ao alumínio tóxico em espécies cultivadas de grande importância agrônômica e econômica, como milho, trigo, arroz, cevada, sorgo, soja, aveia, entre outras.

A herança genética e o número de genes que controlam a tolerância ao alumínio em plantas são determinados através de: a) estudos genéticos para identificar genes de tolerância ao alumínio, bem como o mapeamento molecular para identificar marcadores de DNA; b) isolamento e caracterização de genes induzidos pela toxicidade do alumínio; c) produção e avaliação de plantas mutantes; d) uso de plantas transgênicas em estudos da tolerância ao alumínio tóxico. Esses diferentes tipos de estudos contribuem para o entendimento da complexidade dos mecanismos de tolerância ao alumínio em plantas (Samac & Tesfaye, 2003).

A maioria dos estudos de herança genética da tolerância ao alumínio tem sido realizada em trigo (*Triticum aestivum* L.). Em muitos cruzamentos a tolerância ao alumínio segrega como um loco simples e dominante (Lagos et al., 1991). Porém em outros cruzamentos o padrão de segregação sugere que dois locos são responsáveis pela tolerância (Garvin & Carver, 2003). Um destes locos foi mapeado no braço longo do cromossomo 4D, denominado de Alt_{BH} ou Alt_2 (Luo & Dvorak, 1996; Riede & Anderson, 1996).

A tolerância ao alumínio em trigo é altamente correlacionada com a síntese de malato. Em um estudo envolvendo 36 cultivares, Ryan et al., (1995) quantificaram o comprimento relativo de raízes e a produção de malato pelas raízes, para estimar a tolerância ao alumínio. A análise de correlação destas variáveis demonstrou que 84% das diferenças observadas no comprimento relativo das raízes foram explicadas pela quantidade de malato produzido.

O centeio (*Secale cereale*) é considerado entre os cereais de inverno, o que apresenta a maior tolerância a estresses abióticos, incluindo o alumínio (Aniol e Gustafson, 1984). O maior loco de tolerância ao alumínio no centeio está localizado no braço longo do cromossomo 4, sendo denominado de Alt_3 . Este loco demonstrou ligação com marcadores moleculares ligados a Alt_{BH} , sugerindo que os genes de tolerância ao alumínio atuam como locos homeólogos em ambas as espécies (Miftahudin & Gustafson, 2002).

Em cevada (*Hordeum vulgare*), diferenças no nível de tolerância entre as cultivares tem sido documentada. Ao avaliar 37 genótipos de cevada e seus cruzamentos, Minella & Sorrells (1992) determinaram um gene simples para a tolerância ao alumínio, com múltiplos alelos. O gene que controla a tolerância está localizado no cromossomo 4 e designado Alp (Minella & Sorrells, 1997).

Análise de RFLP de uma população F_2 de cevada, proveniente do cruzamento entre as variedades Dayton x Harlan revelou três marcadores de DNA (*xcdo1395*, *xbcd1117* e *Xwg464*) intimamente ligados ao gene de tolerância *Alp* (Tang et al., 2000).

Em soja (*Glycine Max* L.), a análise de RFLP de uma população F_4 do cruzamento entre Young (tolerante) e a linhagem PI 416937 (sensível), quatro QTLs foram determinados, cada um com pequeno efeito na expressão da tolerância ao alumínio, indicando um controle multigênico para a tolerância em soja (Bianchi-Hall et al., 2000).

O sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench) é intimamente relacionado com o milho, possui o segundo menor genoma entre as gramíneas cultivadas, o que o torna bastante atrativo em estudos de tolerância a estresses bióticos e abióticos. Os resultados recentes sobre a herança da tolerância ao alumínio indicam que o sorgo exibe um padrão qualitativo de herança, com um loco simples (Magalhães, et al., 2004).

Em milho (*Zea mays*), os resultados quanto ao número de genes e ao tipo de ação gênica são conflitantes, mas parece existir um consenso quanto à existência de um pequeno número de genes envolvidos na expressão da tolerância. Um gene simples com múltiplos alelos parece ser comum em milho e arroz, entre as variedades estudadas (Sibov et al., 1999; Nguyen et al., 2001).

Dentre os cinco QTLs explicando 60% da tolerância ao alumínio em milho, dois deles estavam mapeados próximos aos genes da isocitrato desidrogenase (Ninamango-Cárdenas, 2000), enzima que atua na via metabólica dos ácidos orgânicos, um dos principais mecanismos propostos para a tolerância ao alumínio em plantas (Kochian, 1995). Outro QTL foi mapeado próximo ao loco *Alm2*, também associado com a tolerância ao alumínio em milho (Sibov et al., 1999).

Estudando a tolerância ao alumínio em dois cultivares de arroz, um sensível e outro tolerante, em solução nutritiva, Ferreira et al. (1997) observaram que a tolerância

avaliada pelo caráter comprimento da raiz seminal, comportou-se como um caráter quantitativo. Transformando os dados para a escala logarítmica, o modelo aditivo-dominante foi suficiente para explicar as variações no caráter estudado.

Na cultura da aveia, as informações sobre a reação dos genótipos em solos ácidos são ainda muito escassas. De acordo com os trabalhos realizados por Sánchez-Chacón (1998) o caráter tolerância à toxidez de alumínio é uma característica herdável, controlada por um gene dominante. Avaliando um número maior de cruzamentos, Wagner (1999) observou a presença de um a dois genes dominantes envolvidos na tolerância ao alumínio. Entretanto, Oliveira (2002) determinou que o caráter tolerância ao alumínio em aveia é geneticamente herdável e controlado por um gene com alelos múltiplos.

Pelo teste de média de gerações em oito cruzamentos de aveia, Oliveira (2002) determinou que o modelo com três parâmetros, aditivo-dominante foi suficiente para explicar os efeitos genéticos presentes nas populações estudadas, indicando que os efeitos epistáticos não foram importantes para o caráter tolerância ao alumínio.

Valores médios e altos de herdabilidade foram estimados nos estudos realizados por Sánchez-Chacón (1998), Wagner (1999) e Oliveira (2002). Na estimativa das variâncias, a variância genética apresentou valores superiores da variância ambiental para os genótipos analisados nesses estudos.

Assim, existem fortes evidências de que o controle genético da tolerância ao alumínio tóxico em aveia apresenta um modelo de herança genética simples e governada por um ou poucos genes de grande efeito, a exemplo do que ocorre com outras espécies de cereais de inverno, como trigo, cevada e centeio.

3. MATERIAL E MÉTODOS

O presente trabalho foi conduzido em cinco etapas, que serão apresentadas de acordo com a ocorrência cronológica em que cada etapa foi desenvolvida.

A primeira etapa do trabalho foi realizada no laboratório de hidroponia do Departamento de Plantas de Lavoura, Faculdade de Agronomia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), localizada no município de Porto Alegre. Esta etapa teve início em junho de 2003, com o objetivo de promover modificações e ajustes na metodologia de avaliação da tolerância ao alumínio em aveia, até então utilizada pelo Programa de Melhoramento Genético de Aveia da UFRGS.

Na segunda etapa foi realizada a avaliação da tolerância ao alumínio tóxico e análise genética da tolerância, em uma população de linhagens recombinantes nas gerações $F_{5:6}$ e $F_{5:7}$. Essa etapa também foi realizada no laboratório de hidroponia do Departamento de Plantas de Lavoura da UFRGS, com início em agosto de 2003.

Na terceira etapa, um experimento foi conduzido na Estação Experimental Agrônômica (EEA), da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), no inverno de 2003. O objetivo deste estudo foi estimar a associação da tolerância ao alumínio tóxico em aveia com outros caracteres agrônômicos, avaliados em linhagens recombinantes nas gerações $F_{5:6}$ e $F_{5:7}$ em condições de campo, sem alumínio no solo.

Na quarta etapa, dois experimentos foram conduzidos na área experimental do Centro Nacional de Pesquisa de Trigo – CNPT/Embrapa, em Passo Fundo, no inverno de 2004. O objetivo destes experimentos foi avaliar a resposta de diferentes linhagens recombinantes, na geração avançada $F_{5:8}$, previamente identificadas em laboratório

como sensíveis e tolerantes ao alumínio, em condições de campo com alta e baixa concentração de alumínio no solo.

E, por fim, na quinta etapa, um experimento foi realizado na Estação Experimental Agronômica (EEA), da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, em Eldorado do Sul, no inverno de 2004. O objetivo do estudo foi determinar se linhagens recombinantes sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico, na geração $F_{5:8}$ diferem para alguns caracteres agronômicos quando cultivados em solo sem alumínio.

3.1. Obtenção das linhagens recombinantes

As linhagens recombinantes de aveia utilizadas neste trabalho são provenientes do cruzamento entre os genitores UFRGS 930598-6 e UFRGS 17, que apresentam resposta diferencial quanto à tolerância ao alumínio tóxico (**Tabela 1**). Os genótipos parentais foram selecionados do Programa de Melhoramento Genético de Aveia da UFRGS, com base nos resultados de estudos da tolerância ao alumínio tóxico em aveia obtido por Sánchez-Chacón et al. (1998), Wagner et al. (1999) e Oliveira (2002).

O genitor UFRGS 17 é uma variedade comercial lançada pelo Programa de Melhoramento Genético de Aveia da UFRGS em 1996, ainda sendo recomendada para cultivo no Brasil. O genitor UFRGS 930598-6 é uma linhagem desenvolvida pelo Programa de Melhoramento de Aveia da UFRGS, que não chegou a ser lançada comercialmente (**Apêndice 1**).

Tabela 1. Genealogia dos genitores UFRGS 930598-6 e UFRGS 17 de aveia e a resposta quanto à tolerância ao alumínio.

Genótipos	Genealogia	Resposta ao alumínio
UFRGS 17	COR ² /CTZ ³ /PENDEK/ME1563/76-29/76-23/75-28/CI833	Tolerante
UFRGS 930598-6	UFRGS 15/UFRGS 881920	Sensível

O cruzamento entre UFRGS 930598-6 e UFRGS 17 foi realizado em 1998. As sementes F_2 foram produzidas em 1999 e o avanço de gerações de F_3 em diante foi realizado pelo método da descendência de uma única semente – SSD modificado. Neste método, 10 sementes provenientes de uma panícula de cada planta da geração anterior F_2 e subseqüentes foram semeadas em uma cova, novamente colhendo-se uma panícula por cova para avançar a próxima geração até F_5 . Nesta geração, as sementes de cada panícula foram semeadas em uma linha, sendo que as plantas foram colhidas e trilhadas conjuntamente, constituindo as linhagens recombinantes.

3.2. Ajustes na metodologia de avaliação da tolerância ao alumínio tóxico em aveia

O método utilizado para a discriminação da tolerância ao alumínio tóxico foi inicialmente descrito por Camargo & Oliveira (1981) para a cultura do trigo, sendo posteriormente adaptado para a cultura da aveia por Sánchez-Chacón (1998), Wagner (1999) e Oliveira (2002).

No presente trabalho foram realizadas alterações na metodologia descrita por Oliveira (2002), através de dois experimentos envolvendo genótipos de aveia e trigo conhecidos e contrastantes quanto à resposta ao alumínio tóxico, visando melhorar a repetibilidade de identificação de genótipos sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico.

As principais modificações realizadas na metodologia de avaliação da tolerância ao alumínio, descritas por Oliveira (2002) foram: maior período de quebra de dormência das sementes; as sementes não sofreram nenhum tratamento desinfetante e foram pré-germinadas com casca; o processo de germinação foi realizado em um maior período de tempo e com alteração na temperatura ao longo do período de germinação; a fonte de ferro Fe-EDTA da solução nutritiva foi substituída por um quelato de ferro de alta performance; diminuição da temperatura da solução nutritiva de 20° C para 17° C; o

valor do pH foi elevado de 4,0 para 4,5 e mantido constante ao longo do período de avaliação; somente foram utilizadas sementes que apresentavam radícula com cinco milímetros de comprimento; as sementes foram dispostas na tela plástica espaçadas em um centímetro entre uma semente e outra; os períodos pré-definidos para a transferência das plântulas da solução nutritiva para a solução tratamento e vice-versa, bem como o momento de determinação do recrescimento da raiz principal, foram rigorosamente obedecidos.

Os detalhes da metodologia empregada neste trabalho para a avaliação da tolerância ao alumínio tóxico em aveia, através da utilização de solução nutritiva em laboratório, são descritos no item 3.3.

3.2.1. Avaliação da tolerância ao alumínio tóxico em genótipos de aveia e trigo

Um estudo preliminar foi realizado envolvendo genótipos de aveia (UFRGS 930598-6 e UFRGS 17) e trigo (Anahuac e Toropi). O objetivo deste experimento foi verificar se as soluções nutritivas e as condições experimentais discriminavam adequadamente os genótipos reconhecidamente sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico.

Os genótipos de aveia e trigo foram submetidos à concentração de 20 ppm de alumínio na solução e testados em quatro repetições, sendo que aproximadamente 10 plantas foram avaliadas quanto ao recrescimento da raiz principal em cada repetição. O recrescimento da raiz principal foi medido para cada planta e os valores de média, desvio padrão e coeficiente de variação do recrescimento da raiz principal foram determinados entre os genótipos.

3.2.2. Avaliação da tolerância ao alumínio tóxico dos genitores UFRGS 930598-6 e UFRGS 17 em diferentes épocas

Uma análise mais detalhada foi realizada envolvendo apenas os genitores UFRGS 17 e UFRGS 930598-6. As razões desta etapa do trabalho foram: a) promover alterações e ajustes na metodologia de avaliação da tolerância ao alumínio tóxico em aveia; b) identificar possíveis variações no padrão do recrescimento da raiz principal destes genótipos, em diferentes épocas de avaliação; c) comparar os resultados alcançados nesta investigação com aqueles obtidos anteriormente em estudos da tolerância ao alumínio, pelo Programa de Melhoramento de Aveia da UFRGS.

Os genótipos UFRGS 930598-6 e UFRGS 17 foram avaliados em dez épocas distintas, com três repetições, sendo que cinco plantas foram avaliadas quanto ao recrescimento da raiz principal em cada repetição, dentro da mesma época de avaliação.

Os dados do recrescimento da raiz principal observado para os genitores UFRGS 930598-6 e UFRGS 17, nas dez épocas de avaliação e nas três repetições foram submetidos à análise da variância, com a utilização do teste F, ao nível de 1% de probabilidade, de acordo com o quadro da análise da variância abaixo:

Causas Variação	GL	QM	F-teste
Época (A)	9	SQA/GLA	QMA/QME
Genótipo (B)	1	SQB/GLB	QMB/QME
Repetição	2	SQR/GLR	QMR/QME
A * B	9	SQA*B/GLA*B	QMA*B/QME
Erro experimental	278	SQE/GLE	
Total	299		

Os valores de média, desvio padrão e coeficiente de variação do recrescimento da raiz principal foram determinados para cada genótipo dentro de cada época de avaliação e entre as diferentes épocas de avaliação.

Para a comparação dos resultados obtidos neste estudo com os trabalhos realizados por Wagner (1999), Sánchez-Chacón et al. (2000) e Oliveira (2002), uma análise de distribuição de frequência das observações foi procedida para os genitores individualmente, sendo que os parâmetros estatísticos média e desvio padrão do recrescimento foram estimados com base na distribuição de frequência, usando os dados combinados das 10 épocas de avaliação (Steel & Torrie, 1980).

3.3. Metodologia de avaliação da tolerância ao alumínio tóxico em aveia (*Avena sativa* L.)

3.3.1. Preparo das sementes

Em cada uma das linhagens recombinantes empregadas na avaliação da tolerância ao alumínio tóxico foram selecionadas sementes quanto à uniformidade de tamanho e com perfeito enchimento. Depois de selecionadas, as sementes permaneceram em geladeira por 15 dias (02 semanas), a uma temperatura de $4 \pm 1^{\circ}\text{C}$, para promover a quebra de dormência e permitir a uniformização do início da germinação.

Na etapa de germinação, as sementes foram distribuídas uniformemente sobre papel germinador, umedecido com água destilada até a completa saturação do mesmo. As sementes não receberam nenhum tratamento desinfetante e foram germinadas com a presença da casca e ausência de aristas para aqueles genótipos que apresentavam esta característica.

O processo de germinação propriamente dito ocorreu em duas fases distintas, de acordo com às condições de germinação impostas, em câmara incubadora BOD

(*demand biochemist of the oxygen*): 1^a) as sementes inicialmente foram mantidas a uma temperatura de 16°C por um período de 48 horas; 2^a) a temperatura de germinação foi elevada para 25°C, por um período final de aproximadamente 24 horas. Durante a germinação, as sementes foram constantemente mantidas com umidade, através da reposição diária de água destilada. O emprego destas etapas de germinação em relação à temperatura e duração de cada fase adotado neste trabalho, foi determinado através de testes preliminares envolvendo diversas combinações de períodos de tempo e temperaturas de germinação.

Após o período de germinação, as sementes que apresentavam a emissão da radícula de aproximadamente cinco milímetros de comprimento foram selecionadas, mantidas em solução nutritiva e avaliadas quanto ao recrescimento da raiz principal.

3.3.2. Preparo e composição química das soluções nutritivas

A avaliação da tolerância ao alumínio tóxico, através da determinação do recrescimento da raiz principal, realizada em laboratório sob condições experimentais controladas, envolveu a utilização direta de duas soluções iônicas distintas, sendo denominadas de solução nutritiva completa e solução tratamento, de acordo com a sua composição química, as quais são apresentadas abaixo.

3.3.2.1. Solução nutritiva completa

A solução nutritiva completa é constituída de macronutrientes e micronutrientes essenciais ao perfeito desenvolvimento e crescimento das plantas, durante o período inicial e final de avaliação. A sua composição química é aqui representada pela substância química empregada, seguida da sua hidratação para aquelas substâncias que contém moléculas de água em sua estrutura molecular e finalmente pela concentração final, como segue: Ca (NO₃)₂. 4 H₂O - 4mM, MgSO₄. 7 H₂O - 2mM, KNO₃

- 4mM, $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ - 0,435 mM, KH_2PO_4 - 0,5 mM, $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ - 2 μM , CuSO_4 - 0,3 μM , $\text{ZnSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$ - 0,8 μM , NaCl - 30 μM , $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2 \text{H}_2\text{O}$ - 0,10 μM , H_3BO_3 - 10 μM . A fonte de ferro utilizada nesta solução foi um quelato de ferro de alta performance, com 6% de ferro quelado e 92% de orto-isômero (produto comercial Geo Fe 6), na concentração final de 0,9mM.

Uma solução estoque foi previamente preparada para cada substância química que compôs a solução nutritiva completa.

3.3.2.2. Solução tratamento

A solução tratamento foi composta por um décimo da solução nutritiva completa, com exceção feita ao fósforo, que foi completamente omitido. A retirada do elemento fósforo nesta solução foi realizada para evitar uma possível complexação com o elemento alumínio, o que promove a sua precipitação e conseqüentemente, diminui a absorção do alumínio pelas plantas.

A fonte de alumínio utilizada foi a base de sulfato de alumínio, $\text{Al}_2 (\text{SO}_4)_3 \cdot 18 \text{H}_2\text{O}$, na concentração final de 20 ppm. Uma solução estoque também foi previamente preparada a 0,1 molar. De acordo com trabalhos realizados por Oliveira (2002), a concentração de 20 ppm de alumínio é a que proporciona a melhor discriminação entre os genótipos sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico em aveia.

3.3.3. Crescimento das plantas em solução nutritiva e avaliação do recrescimento da raiz principal

Sementes com aproximadamente cinco milímetros de radícula foram selecionadas após a etapa de pré-germinação e crescidas sob uma tela plástica adaptada a tampa de um balde, com capacidade para 8,3 l. A tela plástica foi dividida em sete frações, onde cada fração recebeu um genótipo, com 10 sementes distribuídas

dentro da área desta fração, distanciadas em aproximadamente um centímetro entre uma semente e outra.

Os baldes permaneceram em um tanque, com cinco centímetros da borda superior do balde acima da superfície da água, cuja temperatura foi mantida a $17 \pm 1^\circ\text{C}$, com o auxílio de resistências elétricas adaptadas ao tanque. A intensidade luminosa foi mantida constante durante as 24 horas do dia, através de lâmpadas fluorescentes localizadas acima do tanque. A solução no interior de cada balde foi ligada a um sistema de aeração, para a dotação do oxigênio necessário ao desenvolvimento do sistema radicular.

Três fases distintas, de acordo com a solução nutritiva, foram envolvidas para a determinação da tolerância ao alumínio tóxico, sendo estas:

1) sementes selecionadas de acordo com o comprimento da radícula após a germinação foram submetidas a uma solução nutritiva completa por 48 horas, para promover o crescimento e desenvolvimento inicial do sistema radicular;

2) durante as 48 horas seguintes, as plantas foram mantidas em uma solução tratamento, ou seja, expostas diretamente ao efeito tóxico do alumínio. Durante este período ocorre a completa paralisação do crescimento e desenvolvimento do sistema radicular, sendo facilmente observado os efeitos tóxicos produzidos pelo alumínio, que são: engrossamento das raízes, mudança na coloração normal e formação de uma curvatura na extremidade das raízes;

3) as plantas retornam para a solução nutritiva completa, permanecendo por 72 horas finais.

O pH de ambas as soluções, nutritiva e completa foi mantido em 4,5, através de duas determinações diárias. Quando necessário foi adicionado ácido sulfúrico - H_2SO_4 1N, para o ajuste do pH.

A avaliação da tolerância ao alumínio tóxico foi realizada após as 72 horas finais em solução nutritiva completa, onde foi medido o recrescimento da raiz principal de cada planta, a partir do engrossamento ou calosidade da raiz principal formada.

3.4. Análise genética da tolerância ao alumínio em linhagens recombinantes de aveia

Após os ajustes promovidos na metodologia de identificação de genótipos sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico na etapa anterior, uma população de 333 linhagens recombinantes nas gerações $F_{5.6}$ e $F_{5.7}$ foi avaliada quanto a tolerância ao alumínio tóxico.

Em função do grande número de genótipos envolvidos neste estudo, diversas etapas foram necessárias para a avaliação das linhagens recombinantes. Em todas as etapas, os genótipos parentais UFRGS 930598-6 e UFRGS 17 foram avaliados juntamente com as linhagens recombinantes.

Duas repetições foram empregadas para cada linhagem recombinante, sendo que aproximadamente 10 plantas foram avaliadas quanto ao recrescimento da raiz principal em cada repetição.

Os dados do recrescimento da raiz principal observado para as linhagens recombinantes, nas duas repetições foram submetidos à análise da variância, com a utilização do teste F, ao nível de 1% de probabilidade, de acordo com o quadro da análise da variância abaixo:

Causas de variação	GL	QM	F-teste
Linhagens	332	SQL/GLL	QML/QME
Repetição	1	SQR/GLR	QMR/QME
Erro experimental	6326	SQE/GLE	
Total	6659		

A determinação do número de genes envolvidos com a tolerância ao alumínio tóxico foi realizada através de uma análise qualitativa, com base na distribuição de freqüência da média do recrescimento da raiz principal das linhagens recombinantes, nas gerações $F_{5:6}$ e $F_{5:7}$. A definição do intervalo de classe, bem como do número de classes foi baseada na fórmula (Steel & Torrie, 1980).

$$i = A/K$$

$$K = \sqrt{n}$$

i = intervalo de classes;

A = amplitude de variação entre o maior e o menor valor do recrescimento da raiz principal observado entre as linhagens;

K = número de classes;

n = número de linhagens recombinantes

A amplitude de variação entre o valor máximo e o valor mínimo (A), do recrescimento da raiz principal foi de 4,50 cm entre as 333 linhagens recombinantes (n). O intervalo de classes (i) calculado foi de 0,25 cm, porém, o intervalo de 0,3 cm foi utilizado na análise. O número de classes (K) calculado foi de 18,25, entretanto, com a utilização de um intervalo de classes superior ao estimado, apenas 15 classes foram utilizadas nesta análise.

A distinção das linhagens recombinantes, em sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico foi realizada com base na distribuição de freqüência do recrescimento da raiz principal observada no genótipo parental sensível UFRGS 930598-6, no estudo de avaliação da tolerância ao alumínio dos genitores em diferentes épocas.

Uma hipótese genética foi formulada, onde o caráter tolerância ao alumínio tóxico em aveia é controlado geneticamente por um único gene com dois alelos. De acordo com a hipótese elaborada, as linhagens recombinantes se distribuiriam na proporção de 1:1, uma linhagem sensível para uma linhagem tolerante. Para confirmar

esta hipótese foi aplicado o teste de qui-quadrado - χ^2 ($Pr > 0.01$), descrito por Steel & Torrie (1980).

3.5. Associação da tolerância ao alumínio tóxico com caracteres agronômicos avaliados em campo sem alumínio no solo

A mesma população de linhagens recombinantes da etapa anterior, foi avaliada em condições de campo, no inverno de 2003, na Estação Experimental Agronômica da UFRGS (EEA). O objetivo desta etapa foi determinar outros caracteres agronômicos e estimar a associação destes com a tolerância ao alumínio tóxico, através da análise de correlação.

A EEA está localizada no município de Eldorado do Sul, posicionada em 30° 05' 27" de latitude Sul e 51° 40' 18" de longitude Oeste, com altitude média de 46 metros acima do nível do mar (Bergamaschi & Guadagnin, 1990). O solo da EEA é classificado como Argissolo Vermelho Distrófico típico (EMBRAPA 1999).

As linhagens recombinantes e os genitores UFRGS 930598-6 e UFRGS 17 foram semeados em 10 de junho de 2003, sendo que cada genótipo foi alocado em duas linhas de dois metros de comprimento, espaçadas 0,20 metro entre linhas, com a densidade de semeadura de 300 sementes por metro quadrado. O espaçamento entre linhas de genótipos diferentes foi de 0,40 metro. A adubação de base foi realizada de acordo com as recomendações fornecidas pela análise de solo. A adubação de cobertura foi realizada em duas etapas, sendo que a primeira aplicação foi realizada quando as plantas apresentavam três folhas, correspondendo ao início do afilhamento e a segunda aplicação, quando as plantas apresentavam de seis a sete folhas.

O controle das moléstias foi realizado pela aplicação de fungicida foliar sistêmico, produto comercial Folicur, na dose de 0,75 l/ha, sempre que necessário

(aproximadamente a cada 20 dias). O controle de plantas invasoras foi realizado com herbicida na fase inicial do ciclo vegetativo e posteriormente através de capinas.

Os caracteres avaliados neste trabalho foram: hábito de crescimento vegetativo, pilosidade da borda das folhas, ciclo vegetativo, estatura de plantas, tipo de panícula, comprimento da panícula, número de nós da panícula e peso da panícula.

A determinação do caráter hábito de crescimento vegetativo foi realizada 45 dias após a emergência das plantas. Valores numéricos foram atribuídos para o hábito semi-vertical (3), intermediário (5), semi-prostrado (7) e prostrado (9), conforme a tabela de descritores de aveia do Serviço Nacional de Proteção de Cultivares (SNPC). O caráter pilosidade da borda das folhas foi avaliado quando as plantas apresentavam seis folhas, através da observação visual de presença ou ausência de pêlos na borda das folhas.

O caráter ciclo vegetativo foi determinado através do número de dias da semeadura ao florescimento pleno, quando mais de 50% das plantas estavam com a panícula visível.

O caráter estatura de plantas foi realizado no final da estação de crescimento, após a maturação fisiológica das plantas, através da medição de cinco plantas de cada genótipo, cuja medida compreendeu a distância entre a base do colmo e o topo da panícula.

Para o caráter tipo de panícula, uma avaliação visual foi realizada 10 dias após o completo florescimento das plantas, onde um valor numérico foi atribuído para cada genótipo quanto ao tipo de panícula: segregante (0), panícula laxa (1) e panícula compacta (2).

Por ocasião da colheita, 10 panículas de cada genótipo foram coletadas separadamente para a determinação dos caracteres comprimento da panícula, número de nós da panícula e peso da panícula. O comprimento da panícula foi determinado

através da medição do ponto de inserção do primeiro nó da panícula, até o seu ápice. O caráter número de nós da panícula foi efetuado pela contagem numérica do número total de nós da panícula. Para o caráter peso da panícula, cada panícula foi pesada individualmente.

A associação existente entre os caracteres agronômicos descritos anteriormente com a tolerância ao alumínio tóxico, determinado através do recrescimento da raiz principal de cada linhagem recombinante em solução nutritiva, na segunda etapa deste trabalho, foi estimada através de uma análise de correlação entre essas variáveis, conforme Steel & Torrie (1980), ao nível de 1% de probabilidade.

Para aqueles caracteres que apresentaram associação significativa com o caráter tolerância ao alumínio tóxico, um teste de independência (χ^2) foi aplicado, conforme Strickberger (1976). O valor de χ^2 calculado foi comparado ao valor de χ^2 crítico a 5% de significância.

3.6. Avaliação de linhagens recombinantes de aveia sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico em condições de campo com alumínio no solo

A quarta etapa do trabalho foi realizada no inverno de 2004, com o objetivo de avaliar linhagens recombinantes de aveia tolerantes e sensíveis ao alumínio tóxico, em condições de campo. Dois experimentos foram conduzidos na área experimental do Centro Nacional de Pesquisa de Trigo – CNPT/Embrapa, localizado no município de Passo Fundo, RS, o qual está situado a 28° 15' de latitude Sul e 52° 24' de longitude Oeste, com altitude média de 687 metros acima do nível do mar e clima subtropical úmido.

Os experimentos foram instalados em áreas separadas, de acordo com a concentração de alumínio trocável na solução do solo, sendo aqui convencionados como: Experimento 1, com elevada concentração de alumínio no solo = 4,1 cmol_d/dm³;

Experimento 2, com baixa concentração de alumínio no solo = $1,7 \text{ cmol/dm}^3$, de acordo com os valores fornecidos pela análise de solo (**Apêndice 2**).

Os genótipos incluídos neste estudo correspondem a uma amostra aleatória da população de linhagens recombinantes de aveia avaliada quanto à tolerância ao alumínio tóxico, na segunda etapa deste trabalho. Esta amostra foi composta por 22 linhagens recombinantes $F_{5:8}$, sendo 11 linhagens sensíveis e 11 linhagens tolerantes, além dos genitores UFRGS 930598-6 e UFRGS 17, os quais foram semeados duas vezes em cada repetição.

Os experimentos foram semeados no dia 19 de junho de 2004, onde cada genótipo foi alocado em cinco linhas de três metros de comprimento, espaçadas 0,20 metro entre linhas, com uma densidade de semeadura de 300 sementes por metro quadrado, sob sistema de plantio direto. O delineamento experimental empregado foi o de blocos completamente casualizados, com quatro repetições. Na adubação de base foram aplicados 300 kg/ha de adubo da fórmula NPK 5-25-25. Durante o período vegetativo das plantas, duas adubações de cobertura foram realizadas, sendo que a primeira aplicação ocorreu quando as plantas apresentam aproximadamente três folhas e a segunda adubação de cobertura com seis a sete folhas.

Para o controle de moléstias, especialmente as causadas por fungos foi aplicado fungicida sistêmico, tebuconazole, produto comercial Orius, na dose de 0,5 l/ha. Também foi realizado o controle de insetos sempre que necessário, com a aplicação de inseticida de contato, produto comercial Agrophos, na dose de 0,75 l/ha. O controle de plantas invasoras foi realizado através de capinas.

As avaliações realizadas neste estudo foram: reação das plantas ao alumínio tóxico, comprimento do sistema radicular (CSR), comprimento da parte aérea (CPA), relação CSR:CPA, massa seca de raízes (MSR), massa seca da parte aérea (MSPA),

relação MSR:MSPA, estatura de plantas, hábito de crescimento vegetativo e pilosidade da borda das folhas.

A determinação da reação das plantas ao alumínio tóxico foi realizada através de uma escala visual, a qual variou de zero a nove, levando em consideração o nível de dano provocado pelo alumínio à parte aérea das plantas, em cada parcela individualmente. A nota zero corresponde ao máximo de dano provocado pelo alumínio, um - 80% de dano, dois - 70% de dano, três - 60% de dano, quatro - 50% de dano, cinco - 40% de dano, seis - 30% de dano, sete - 20% de dano, oito - 10% de dano e nove - sem efeito ou a máxima tolerância ao alumínio tóxico presente no solo. Com base nesta escala, três classes de genótipos de acordo com a tolerância ao alumínio tóxico no solo foram formadas: sensível = 1-3, intermediária = 4-6 e tolerante ≥ 7 .

Aos sessenta dias após a emergência, dez plantas de cada parcela de ambos os experimentos foram coletadas, para a determinação das variáveis: CSR, CPA, relação CSR:CPA, MSR, MSPA e a relação MSR:MSPA. A coleta das plantas foi realizada com auxílio de uma pá de corte, de maneira a não causar danos ou rompimento das raízes. Cabe mencionar ainda que, as plantas foram coletadas na mesma posição espacial dentro de cada parcela, independentemente do efeito do alumínio sobre as plantas.

Após a coleta, as plantas foram levadas para o laboratório, onde inicialmente, o solo e restos orgânicos aderidos às raízes foram completamente removidos, através de lavagem em água corrente. A determinação do CSR foi realizada através da medição das raízes estendidas na posição horizontal do ápice radicular até a coroa da planta. Para a determinação do CPA, cada planta foi medida da coroa até o ápice foliar, também com as plantas estendidas na posição horizontal.

As raízes foram separadas da parte aérea, na posição da coroa das plantas, para a determinação da MSR e MSPA. As dez plantas de cada parcela foram reunidas em um pacote de papel e mantidas em estufa a uma temperatura de aproximadamente

65°C, durante o período de 48 horas, e posteriormente pesado. A relação CSR:CPA e a relação MSR:MSPA foram obtidas pela divisão numérica do valor encontrado para as raízes sob o valor encontrado para a parte aérea, em ambas as variáveis.

Os caracteres hábito de crescimento vegetativo e pilosidade da borda das folhas também foram determinados aos sessenta dias após a emergência das plantas. A estatura de plantas foi obtida após a maturação fisiológica das plantas. A metodologia usada na determinação destes caracteres foi à mesma descrita no item 3.5 deste trabalho.

Na análise estatística dos dados, inicialmente foi realizada uma análise da variância geral utilizando-se o teste F, ao nível de 1 e 5% de probabilidade, para verificar se haviam diferenças entre os experimentos, para todas as variáveis analisadas, de acordo com o quadro da análise da variância abaixo:

Causas Variação	GL	QM	F-teste
Genótipos	25	SQG/GLG	QMG/QME
Experimento (n)	1	SQN/GLN	QMN/QME
Repetição	3	SQR/GLR	QMR/QME
Erro experimental	178	SQE/GLE	
Total	207		

Posteriormente, os experimentos foram analisados individualmente. Os genótipos foram divididos em genitores e linhagens recombinantes, os quais foram analisados separadamente. Na análise da variância a soma de quadrados (SQ) de cada grupo de genótipos, isto é, genitores e linhagens recombinantes foram decompostas sob duas categorias, sensível e tolerante ao alumínio tóxico, de acordo com o quadro da análise da variância abaixo, para ambos os experimentos.

Causas Variação	GL	QM	F-teste
Categoria	1	SQC/GLC	QMC/QME
Repetição	3	SQR/GLR	QMR/QME
Erro experimental	99	SQE/GLE	
Total	103		

A associação da variável reação ao alumínio no solo com as demais variáveis: CSR, CPA, relação CSR:CPA, MSR, MSPA, relação MSR:MSPA, estatura de plantas, hábito de crescimento vegetativo e pilosidade da borda das folhas foi determinada pela análise de correlação (Steel e Torrie, 1980), e os coeficientes de correlação de *Pearson* (*r*) testados a 1% de significância. Duas análises de correlação distintas foram realizadas: a) análise de correlação para o experimento (1) com alta concentração de alumínio no solo; b) análise de correlação envolvendo apenas as variáveis determinadas no experimento (2) com baixa concentração de alumínio no solo.

Uma análise de correlação também foi realizada entre as variáveis reação ao alumínio tocável presente na solução do solo determinada neste estudo para o experimento 1, com o recrescimento da raiz principal determinada em laboratório, pelo uso de soluções nutritivas em condições controladas. Os genótipos parentais UFRGS 930598-6 e UFRGS 17 foram excluídos desta análise, pois sua resposta ao alumínio tóxico é bem definida.

3.7. Avaliação de linhagens de aveia sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico em condições de campo sem alumínio no solo

A quinta e última etapa deste trabalho foi realizada no inverno de 2004, na Estação Experimental Agrônômica (EEA) da UFRGS, localizada no município de Eldorado do Sul. Nesta etapa, um experimento foi conduzido em um ambiente livre de alumínio trocável na solução do solo, com o objetivo de verificar se o gene de tolerância

ao alumínio tóxico em aveia têm efeito sobre outros caracteres de importância agronômica.

Foram incluídas neste estudo, 163 linhagens recombinantes $F_{5:8}$ de aveia, previamente identificadas na segunda etapa deste trabalho, como sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico, além dos genitores UFRGS 930598-6 e UFRGS 17, sendo que estes foram semeados em três parcelas dentro de cada repetição.

O experimento foi instalado no dia 11 de junho de 2004, onde cada linhagem recombinante foi semeada mecanicamente em cinco linhas de três metros de comprimento, espaçadas 0,20 metro entre linhas, com a densidade de semeadura de 300 sementes por metro quadrado. O desenho experimental utilizado foi o de blocos completamente casualizados, com três repetições. A adubação de base foi realizada de acordo com a indicação do laudo de análise do solo. Duas adubações nitrogenadas de cobertura foram realizadas, sendo que a primeira ocorreu quando as plantas apresentavam aproximadamente três folhas e a segunda quando as plantas apresentavam de seis a sete folhas, na dose de 20 kg de N em cada aplicação. Para o controle de moléstias, pragas e plantas daninhas, o método de controle químico foi empregado em cada situação, sempre que houve necessidade.

As variáveis observadas neste experimento foram: i) ciclo vegetativo: determinado através do número de dias da semeadura ao florescimento pleno, quando mais de 50% das plantas apresentavam a panícula visível; ii) estatura de plantas: realizada após a maturação fisiológica de cada linhagem recombinante, através da medição compreendida entre a base do colmo e o topo da panícula; iii) rendimento final de grãos: foi composto pelo volume total colhido de cada parcela, sendo que a colheita foi realizada mecanicamente, no dia 18 de novembro; iv) peso do hectolitro: através da determinação da massa dos grãos desaristados, quando ocupam um volume de 250 ml, convertidos para a massa de um volume de 100 l, através de tabela de conversão.

Os dados observados para cada variável foram submetidos à análise da variância, com a utilização do teste F, ao nível de 1% de significância, para as seguintes análises:

i) análise geral dos genótipos, incluindo as linhagens recombinantes e os genitores, os quais foram avaliados em três repetições, de acordo com o quadro da análise da variância apresentado abaixo:

Causas Variação	GL	QM	F-teste
Genótipos	164	SQG/GLG	QMG/QME
Repetição	2	SQR/GLR	QMR/QME
Erro experimental	328	SQE/GLE	
Total	494		

ii) análise conjunta dos genótipos, incluindo as linhagens recombinantes e os genitores, sendo que nesta análise os genótipos foram divididos em duas categorias, de acordo com o seu nível de tolerância, em sensível e tolerante ao alumínio tóxico, em três repetições, conforme o quadro da análise da variância.

Causas Variação	GL	QM	F-teste
Categoria	1	SQC/GLC	QMC/QME
Repetições	2	SQR/GLR	QMR/QME
Erro experimental	491	SQE/GLE	
Total	494		

iii) os genótipos foram divididos em linhagens recombinantes e genitores e analisados separadamente. A soma de quadrados de linhagens recombinantes foi decomposta em duas categorias, sensível e tolerante ao alumínio tóxico, para estimar seus efeitos individualmente, de acordo com o quadro da análise da variância apresentado abaixo:

Causas Variação	GL	QM	F-teste
Categoria	1	SQC/GLC	QMC/QME
Repetição	2	SQR/GLR	QMR/QME
Erro experimental	485	SQE/GLE	
Total	488		

iv) a soma de quadrados de genitores foi decomposta em duas categorias, sensível e tolerante ao alumínio tóxico, para estimar seus efeitos individualmente, de acordo com o quadro da análise da variância apresentado abaixo:

Causas Variação	GL	QM	F-teste
Categoria	1	SQC/GLC	QMC/QME
Repetição	2	SQR/GLR	QMR/QME
Erro experimental	14	SQE/GLE	
Total	17		

Para as médias das variáveis: ciclo vegetativo, estatura de plantas e rendimento de grãos foi realizada uma análise de distribuição de frequência. A determinação do número de classes e do intervalo de classes foi realizada através da metodologia descrita no item 3.4. Para a variável ciclo vegetativo, 11 classes foram empregadas, com o intervalo de classe de dois dias. Com relação à estatura de plantas, 13 classes foram empregadas, com o intervalo de classe de 4 cm. E para o rendimento de grãos, 13 classes foram necessárias para distribuir a amplitude total de variação entre as linhagens recombinantes, com um intervalo de classe de 200 kg/ha.

Também foi realizado um estudo de correlações (Steel & Torrie, 1980) para estimar a associação entre o recrescimento da raiz principal, determinada na segunda etapa deste trabalho, com as variáveis ciclo vegetativo, estatura de plantas e

rendimento de grãos. Os coeficientes de correlação de *Pearson* foram testados ao nível de 1% de significância.

Uma análise de comparação de médias foi realizada, entre as linhagens recombinantes e os genitores, para as variáveis envolvidas neste estudo. Os valores de média dentro das categorias sensível e tolerante para cada grupo de genótipos foram comparados entre si pelo teste de Tukey ao nível de 5% de significância.

4. RESULTADOS

Os resultados apresentados no presente estudo correspondem a cinco etapas principais de investigação: i) ajustes na metodologia de identificação de genótipos sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico, através da avaliação de genótipos com resposta conhecida ao alumínio em laboratório; ii) análise da herança genética da tolerância, em linhagens recombinantes nas gerações F_{5:6} e F_{5:7}; iii) associação da tolerância ao alumínio tóxico com caracteres agrônômicos avaliados em campo sem alumínio no solo; iv) avaliação de linhagens recombinantes sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico em condições de campo com alumínio no solo; v) avaliação de linhagens recombinantes sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico em condições de campo sem alumínio no solo.

4.1. Ajustes na metodologia de avaliação da tolerância ao alumínio tóxico em aveia

Trabalhos anteriores realizados por Wagner (1999), Sánchez-Chacón et al. (2000) e Oliveira (2002) revelaram uma grande variação na discriminação dos genótipos, com base no recrescimento da raiz principal, para o caráter tolerância ao alumínio tóxico em aveia. A falta de repetibilidade e uniformidade dos resultados indicava que a técnica para a determinação da tolerância ao alumínio tóxico em aveia não estava bem determinada.

4.1.1. Avaliação da tolerância ao alumínio tóxico em genótipos de aveia e trigo

O genótipo UFRGS 17 apresentou o maior recrescimento da raiz principal, quando comparado com os demais genótipos avaliados, sendo assim classificado como tolerante ao alumínio. Já o genótipo UFRGS 930598-6 apresentou maior desvio padrão em relação à média do recrescimento da raiz principal e, conseqüente, maior coeficiente de variação entre as plantas avaliadas (**Tabela 2**).

Não houve recrescimento radicular para nenhum dos genótipos de trigo, tanto Toropi como Anahuac. Embora, o genótipo Toropi apresente um nível superior de tolerância ao alumínio tóxico em relação ao genótipo Anahuac, estas diferenças não puderam ser expressas na dose de 20 ppm de alumínio, sendo classificados como sensíveis (**Tabela 2**).

Tabela 2. Determinação do recrescimento da raiz principal, com 20 ppm de alumínio, em genótipos de aveia e trigo. UFRGS, 2005.

Genótipos	Recrescimento médio (cm)	Desvio padrão (cm)	C.V. (%)	Reação ao Al
UFRGS 17	2,68	0,43	16	T
UFRGS 930598-6	0,18	0,08	44	S
Toropi	0	0	0	S
Anahuac	0	0	0	S

S= sensível e T= tolerante

4.1.2. Avaliação da tolerância ao alumínio tóxico dos genitores UFRGS 930598-6 e UFRGS 17 em diferentes épocas

A análise da variância do recrescimento da raiz principal, para os genótipos UFRGS 930598-6 e UFRGS 17, nas 10 épocas de avaliação mostrou que os efeitos principais época e genótipo e a interação época*genótipo foram significativos (**Tabela 3**).

Embora, a interação entre época e genótipo tenha sido significativa, o genótipo UFRGS 17 apresentou média do recrescimento da raiz principal superior ao genótipo UFRGS 930598-6, em todas as épocas de avaliação (**Tabela 4 e 5**). Desta forma, o efeito da interação entre época e genótipo foi completamente desconsiderado, por não apresentar nenhuma relevância sob o ponto de vista biológico e as interpretações foram baseadas nos efeitos principais de época e genótipo individualmente.

Tabela 3. Análise da variância do recrescimento da raiz principal (cm), dos genótipos UFRGS 930598-6 e UFRGS 17, em 10 épocas de avaliação. UFRGS, 2005.

Causas de Variação	GL	QM	Pr > F
Época	9	1,33	0,0020*
Genótipo	1	354,90	<,0001*
Repetição	2	0,84	0,1555 ^{ns}
Época *Genótipo	9	1,26	0,0035*
Erro	278	0,45	
Total	299		

^{ns} e ** Não significativo e significativo a 1% de probabilidade, respectivamente.

O genótipo sensível UFRGS 930598-6 apresentou média do recrescimento da raiz principal baixa. A média entre as diferentes épocas de avaliação variou de 0,06 a 0,18 cm, com a média geral de 0,13 cm. Os valores absolutos de desvio padrão observados foram considerados altos, refletindo em elevados coeficientes de variação entre as épocas de avaliação (**Tabela 4**).

Para o genótipo tolerante UFRGS 17, os valores médios do recrescimento da raiz principal foram superiores ao do genótipo UFRGS 930598-6. O recrescimento médio variou de 1,47 a 3,13 cm, com a média geral de 2,29 cm entre as épocas de avaliação. Os valores absolutos de desvio padrão e coeficiente de variação observados em UFRGS 17 foram inferiores aos observados em UFRGS 930598-6 (**Tabela 5**).

Tabela 4. Média, desvio padrão e coeficiente de variação do recrescimento da raiz principal (cm) do genótipo UFRGS 930598-6, em 10 épocas de avaliação. UFRGS, 2005.

Época	Média	Desvio Padrão	Coeficiente de Variação (%)
1	0,12	0,08	66,7
2	0,08	0,04	50,0
3	0,12	0,07	58,3
4	0,08	0,05	62,5
5	0,13	0,06	46,1
6	0,15	0,08	53,3
7	0,12	0,04	33,3
8	0,15	0,05	33,3
9	0,18	0,06	33,3
10	0,14	0,07	50,0
Média Geral	0,13	0,06	48,7

Tabela 5. Média, desvio padrão e coeficiente de variação do recrescimento da raiz principal (cm) do genótipo UFRGS 17, em 10 épocas de avaliação. UFRGS, 2005.

Época	Média	Desvio Padrão	Coeficiente de Variação (%)
1	2,27	0,78	34,4
2	2,44	0,82	33,6
3	2,21	1,01	45,7
4	2,20	0,90	40,9
5	2,20	0,89	40,4
6	2,17	0,80	36,9
7	1,47	0,95	64,6
8	3,13	0,99	31,6
9	2,20	1,11	50,4
10	2,61	1,10	42,1
Média Geral	2,29	0,94	42,1

Os resultados deste estudo, também foram comparados com os dados obtidos por Wagner (1999), Sánchez-Chacón et al. (2000) e Oliveira (2002). A distribuição de freqüência dos resultados, observada nos diferentes estudos mostra uma elevada variação na amplitude do recrescimento da raiz principal e, conseqüentemente, no número de classes formadas, para ambos os genótipos avaliados (**Tabela 6**).

O genótipo sensível UFRGS 930598-6 no estudo atual exibiu uma amplitude do recrescimento da raiz principal de zero a 0,4 cm, sendo que 72% das plantas avaliadas

apresentaram recrescimento da raiz principal de 0 a 0,2 cm. A maior amplitude do recrescimento da raiz principal foi observada no estudo 3, onde variou de 0,2 a 1,6 cm. Apenas duas classes de distribuição de frequência foram formadas no estudo atual, enquanto que no estudo 3, oito classes de distribuição foram necessárias.

Grandes diferenças entre os estudos foram observadas para a média do recrescimento da raiz principal. O estudo atual foi o que apresentou a menor média, com 0,26 cm, enquanto que o estudo 2, exibiu a maior média, cujo valor foi de 0,72 cm. Com relação ao desvio padrão e coeficiente de variação, o estudo atual revelou o menor valor de desvio padrão, 0,09 cm e coeficiente de variação, 34,6% entre os diferentes estudos. A maior variação do recrescimento da raiz principal foi observada no estudo 3, cujos valores de desvio padrão e coeficiente de variação foram de 0,36 cm e 54,5%, respectivamente.

Para o genótipo tolerante UFRGS 17, o estudo atual foi o que apresentou a maior amplitude do recrescimento, variando de 0,3 a 4,2 cm, sendo 14 classes formadas. No entanto, aproximadamente 85% das plantas avaliadas neste estudo situaram-se no intervalo de 1,2 a 3,6 cm. Por outro lado, a menor amplitude do recrescimento foi observada no estudo 3, a qual variou de 1,5 a 3,3 cm. Já os estudos 1 e 2 apresentaram uma amplitude do recrescimento superior ao estudo 3, porém inferior ao estudo atual (**Tabela 6**).

Em relação à média do recrescimento da raiz principal, o estudo atual exibiu valor inferior (2,29 cm) ao estudo 3 (2,36 cm) e superior ao estudo 1 (1,62 cm) e 2 (2,01 cm). Já para os parâmetros estatísticos desvio padrão e coeficiente de variação, mostram que o estudo atual foi o que apresentou o maior valor, 0,99 cm e 43,2%. A menor variação do recrescimento foi observada no estudo 3, cujo valor de desvio padrão foi de 0,34 cm e coeficiente de variação de 14,4% (**Tabela 6**).

Tabela 6. Distribuição de frequência para o recrescimento da raiz principal (cm) dos genótipos UFRGS 930598-6 e UFRGS 17, avaliados em quatro estudos diferentes. UFRGS, 2005.

Estudo	UFRGS 930598-6													Total	Média	Desvio Padrão	C.V. (%)
	Recrescimento da raiz principal (cm)																
	0,2	0,4	0,6	0,8	1,0	1,2	1,4	1,6									
1	2	9		9	2									22	0,60	0,25	41,7
2	8		19	9		12								48	0,72	0,33	45,8
3	22	65	17	22	28	16	5	3						178	0,66	0,36	54,5
Atual	108	42												150	0,26	0,09	34,6

Estudo	UFRGS 17														Total	Média	Desvio Padrão	C.V. (%)
	Recrescimento da raiz principal (cm)																	
	0,3	0,6	0,9	1,2	1,5	1,8	2,1	2,4	2,7	3,0	3,3	3,6	3,9	4,2				
1	1		2	4	3	3		2		2					17	1,62	0,54	33,3
2		1	1	7	6	6	6	7	6	6	1	1			48	2,01	0,50	24,9
3					1	6	44	27	27	4	3				112	2,36	0,34	14,4
Atual	5	6	5	9	20	15	15	12	15	11	12	18	2	5	150	2,29	0,99	43,2

Estudo 01 = Wagner (1999), Estudo 02 = Sánchez-Chacón et al. (2000), Estudo 03 = Oliveira (2002)

4.2. Análise genética da tolerância ao alumínio em linhagens recombinantes de aveia

Para a análise genética da tolerância foram empregadas 333 linhagens recombinantes, nas gerações $F_{5:6}$ e $F_{5:7}$ provenientes do cruzamento dos genitores UFRGS 930598-6 e UFRGS 17.

As linhagens recombinantes foram avaliadas em duas repetições, sendo que em cada repetição, aproximadamente 10 plantas de cada genótipo foram medidas quanto ao recrescimento da raiz principal.

Pela análise da variância do recrescimento da raiz principal realizada para as 333 linhagens recombinantes, não foram determinadas diferenças estatísticas significativas entre as repetições. Desta forma as observações de ambas as repetições foram agrupadas para a obtenção dos valores de média e desvio padrão do recrescimento da raiz principal, para cada linhagem recombinante.

As linhagens recombinantes avaliadas quanto ao caráter tolerância ao alumínio tóxico apresentaram diferenças estatísticas entre si para o recrescimento da raiz principal (**Tabela 7**).

Tabela 7. Análise da variância do recrescimento da raiz principal, para as 333 linhagens recombinantes. UFRGS, 2005.

Causas de variação	GL	QM	Pr > F
Linhagens recombinantes	332	14,184	<.0001**
Repetição	1	0,031	0,8117 ^{ns}
Erro experimental	5300	0,551	
Total	5633		

^{ns} e ** Não significativo e significativo a 1% de probabilidade, respectivamente

Pela distribuição de freqüência do recrescimento médio da raiz principal, as linhagens recombinantes com média de recrescimento da raiz principal \leq a 0,6 cm

foram classificadas como sensíveis ao alumínio, enquanto que as linhagens com média do recrescimento da raiz principal superior a 0,6 cm, como tolerantes ao alumínio tóxico (**Tabela 8**). A determinação do limite de classificação entre as linhagens sensíveis e tolerantes foi realizada com base na distribuição de frequência do genótipo parental UFRGS 930598-6 avaliado em diferentes épocas (**Tabela 6**). O valor 0,6 cm utilizado como o limite de separação das linhagens sensíveis e tolerantes ao alumínio, corresponde ao máximo do recrescimento da raiz principal observado para esse genótipo (0,4 cm), mais duas vezes o desvio padrão observado (0,09 cm).

Tabela 8. Distribuição de frequência para o recrescimento da raiz principal das linhagens recombinantes avaliadas quanto à tolerância ao alumínio tóxico em solução nutritiva. UFRGS, 2005.

Classe	Frequência	Frequência (%)	Frequência acumulada (%)	Resposta ao Al
0,00 – 0,30	112	33,6	33,6	S
0,31 – 0,60	51	15,3	48,9	S
0,61 – 0,90	22	6,6	55,6	T
0,91 – 1,20	30	9,0	64,6	T
1,21 – 1,50	29	8,7	73,3	T
1,51 – 1,80	25	7,5	80,8	T
1,81 – 2,10	23	6,9	87,7	T
2,11 – 2,40	13	3,9	91,6	T
2,41 – 2,70	4	1,2	92,8	T
2,71 – 3,00	10	3,0	95,8	T
3,01 – 3,30	6	1,8	97,6	T
3,31 – 3,60	2	0,6	98,2	T
3,61 – 3,90	2	0,6	98,8	T
3,91 – 4,20	3	0,9	99,7	T
4,21 – 4,50	1	0,3	100,0	T
Total	333			

S= sensível e T= tolerante

Ao considerar que o limite máximo de recrescimento para os genótipos sensíveis foi de 0,6 cm, 48,9% das linhagens recombinantes se situaram dentro deste limite. Do outro lado, 51,1% das linhagens recombinantes exibiram um recrescimento médio da raiz principal superior a 0,6 cm. Sendo assim, apenas dois grupos distintos de acordo com a resposta ao alumínio foram formados, o grupo das linhagens recombinantes sensíveis (S) e o grupo das linhagens recombinantes tolerantes (T) ao alumínio tóxico.

A hipótese genética formulada de que a tolerância ao alumínio tóxico em aveia é governada por um único gene com dois alelos, onde as linhagens recombinantes avaliadas se distribuem na proporção de uma linhagem sensível para uma linhagem tolerante (1:1) foi aceita, $\chi^2 = 0,148$ (**Tabela 9**).

Tabela 9. Teste de ajustamento do qui-quadrado (χ^2) para as proporções observadas e esperadas entre as linhagens recombinantes de aveia, para o caráter tolerância ao alumínio tóxico. UFRGS, 2005.

Linhagem	Obs	Esp	(Obs – Esp)²/Esp	χ^2	Pr
Sensível	163	166,5	0,074		
Tolerante	170	166,5	0,074		
Total	333	333		0,148^{ns}	>0,70 - <0,80

^{ns} Não significativo a 1% de probabilidade

O grupo de linhagens recombinantes sensíveis mostrou maior homogeneidade de distribuição de frequência do recrescimento da raiz principal em relação às linhagens recombinantes tolerantes, sendo que duas e 13 classes de distribuição foram obtidas, respectivamente. As linhagens recombinantes tolerantes apresentaram uma maior dispersão do recrescimento da raiz principal em relação à média do recrescimento da raiz principal obtida pelo genitor tolerante UFRGS 17, quando comparadas com as linhagens recombinantes sensíveis e o genitor UFRGS 930598-6 (**Figura 1**).

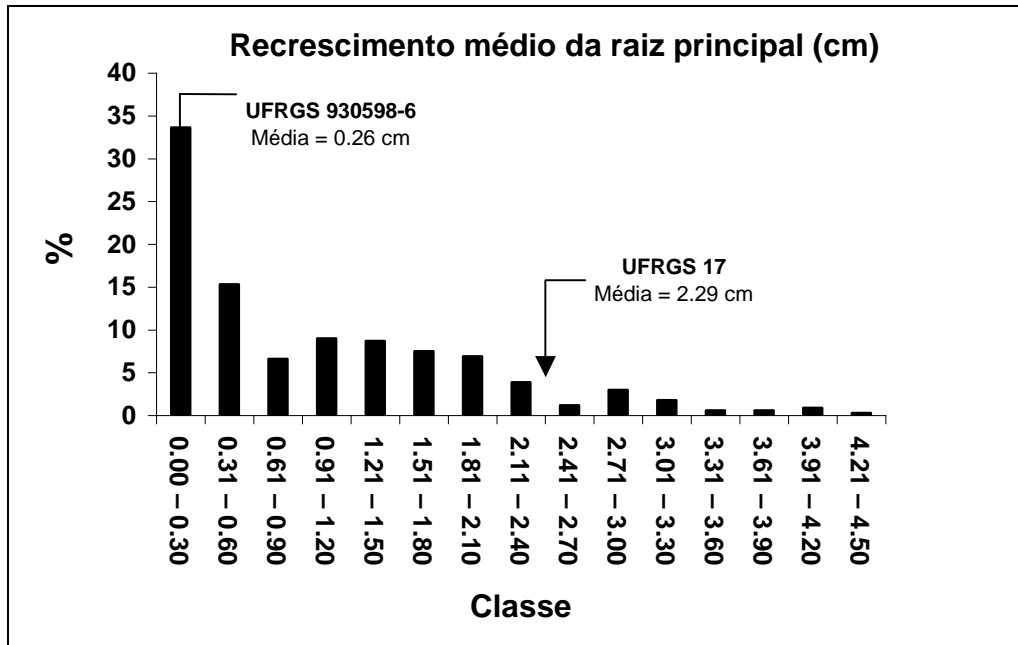


Figura 1. Distribuição do recrescimento médio da raiz principal das linhagens recombinantes e dos genitores UFRGS 930598-6 e UFRGS 17. UFRGS, 2005.

4.3. Associação da tolerância ao alumínio tóxico com caracteres agrônômicos avaliados em campo sem alumínio no solo

Os resultados apresentados nesta sessão do trabalho correspondem ao estudo de associação entre a tolerância ao alumínio tóxico e os caracteres agrônômicos hábito de crescimento vegetativo, pilosidade da borda das folhas, ciclo vegetativo, estatura de plantas, tipo de panícula, comprimento da panícula, número de nós da panícula e peso da panícula.

Os caracteres estatura de plantas, pilosidade da borda das folhas, tipo de panícula, comprimento da panícula, peso da panícula e número de nós da panícula, não apresentaram coeficiente de correlação (r) significativo com a tolerância ao alumínio, expressa através do recrescimento da raiz principal (**Tabela 10**). Os caracteres hábito de crescimento vegetativo e ciclo vegetativo apresentaram associação significativa e negativa com o recrescimento da raiz principal, porém com valores baixos (**Tabela 10**).

Tabela 10. Estimativa dos coeficientes de correlação entre o recrescimento da raiz principal e caracteres morfológicos. EEA -UFRGS, 2005.

Correlação	r	Pr > [r]
Recrescimento da raiz principal		
Estatura de plantas	0,11	0,0373 ^{ns}
Hábito de crescimento vegetativo	-0,20	0,0002 ^{**}
Pilosidade da borda das folhas	0,13	0,0206 ^{ns}
Ciclo vegetativo	-0,15	0,0048 ^{**}
Tipo de panícula	-0,07	0,2313 ^{ns}
Comprimento da panícula	0,02	0,9693 ^{ns}
Peso da panícula	0,08	0,1269 ^{ns}
Número de nós da panícula	0,12	0,0292 ^{ns}

^{ns} e ^{**} Não significativo e significativo a 1% de probabilidade, respectivamente.

A análise de contingência realizada para os caracteres tolerância ao alumínio tóxico e hábito de crescimento vegetativo apresentou valor de χ^2 significativo. Este resultado indica, portanto, a existência de uma associação entre estes caracteres (**Tabela 11**).

Tabela 11. Teste de contingência para os caracteres tolerância ao alumínio tóxico e hábito de crescimento vegetativo em linhagens recombinantes de aveia. EEA-UFRGS, 2005.

Hábito de crescimento	Tolerância ao alumínio		Total	χ^2	Pr
	Sensível	Tolerante			
Semi-vertical (3)	21	33	54		
Intermediário (5)	52	70	122		
Semi-prostrado (7)	68	49	117		
Prostrado (9)	22	19	41		
Total	163	171	334	8,44*	<0,05 - >0,02

* significativo a 5% de probabilidade

Também para os caracteres tolerância ao alumínio tóxico e ciclo vegetativo, o valor de χ^2 foi significativo, indicando associação entre estes caracteres de acordo com o teste de contingência (**Tabela 12**). A determinação dos grupos de genótipos precoce

e tardio foi realizada pela distribuição de frequência dos genitores UFRGS 930598-6 e UFRGS 17 para o caráter ciclo vegetativo.

Tabela 12. Teste de contingência para os caracteres tolerância ao alumínio tóxico e ciclo vegetativo em linhagens recombinantes de aveia. EEA-UFRGS, 2005.

Ciclo vegetativo	Tolerância ao alumínio		Total	χ^2	Pr
	Sensível	Tolerante			
Precoce	74	84	158		
Tardio	89	86	175		
Total	163	170	333	8,655*	<0.01 - >0,001

*significativo a 5% de probabilidade

4.4. Avaliação de linhagens recombinantes de aveia sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico em condições de campo com alumínio no solo

Os resultados apresentados nesta etapa do trabalho são provenientes de dois experimentos realizados em condições de campo, sob alta e baixa concentração de alumínio trocável na solução do solo. Em cada experimento foram empregadas 11 linhagens recombinantes sensíveis e 11 linhagens recombinantes tolerantes e os genitores UFRGS 930598-6 e UFRGS 17, em quatro repetições de avaliação.

Pela análise da variância conjunta para os dois experimentos, todas as variáveis avaliadas neste estudo apresentaram diferenças significativas entre os experimentos. Estes resultados confirmam as diferenças existentes em termos de condições ambientais entre os experimentos, as quais influenciaram diretamente na resposta dos genótipos (**Tabela 13**).

Uma vez tendo sido detectado diferenças na resposta dos genótipos nos dois experimentos, uma análise individual foi realizada para o experimento (1) com alta concentração de alumínio e para o experimento (2) com baixa concentração de alumínio, com a soma de quadrados de genótipos decomposta sob as categorias sensível e tolerante ao alumínio tóxico.

Tabela 13. Análise da variância conjunta, com valores de probabilidade para o efeito de genótipos, experimentos e repetições. CNPT-UFRGS, 2005.

Variável	Genótipos	Experimento	Repetições	CV (%)
Reação Al	<.0001**	<.0001**	0,2206 ^{ns}	20,94
CSR	0,1005 ^{ns}	0,0006**	0,2693 ^{ns}	14,17
CPA	<.0001**	<.0001**	0,4490 ^{ns}	13,79
Relação CSR:CPA	<.0001**	<.0001**	0,6882 ^{ns}	15,39
MSR	0,2658 ^{ns}	<.0001**	0,0080**	35,93
MSPA	0,1032 ^{ns}	<.0001**	0,1480 ^{ns}	42,50
Relação MSR:MSPA	0,2702 ^{ns}	<.0001**	<.0001**	33,07
Estatura	<.0001**	<.0001**	0,0531 ^{ns}	10,45

^{ns}, * e ** Não significativo, significativo a 5% e 1 % de probabilidade, respectivamente.

Os genitores UFRGS 930598-6 e UFRGS 17 quando avaliados no experimento 1 (alta concentração de alumínio) se diferenciaram significativamente para as variáveis: reação ao alumínio tóxico, CPA, relação CSR:CPA e estatura de plantas. Por outro lado, para as variáveis CSR, MSR, MSPA e relação MSR:MSPA, os genitores tolerante e sensível não exibiram diferenças estatísticas significativas (**Tabela 14**).

O genitor sensível UFRGS 930598-6 exibiu reação ao alumínio média de 2,4, a qual está dentro do limite de classificação para os genótipos sensíveis (1-3), enquanto que o genitor tolerante UFRGS 17 apresentou reação ao alumínio média de 6,8, ficando no limite inferior para o grupo de classificação de genótipos tolerantes (≥ 7). Com relação ao comprimento da parte aérea (CPA), os genitores exibiram média de 21,2 e 27,8 cm, respectivamente. Para a estatura média de plantas, os genitores sensível e tolerante exibiram média de 68,9 e 81,3 cm, respectivamente (**Tabela 15**).

As linhagens recombinantes sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico, no experimento 1 apresentaram diferenças significativas entre si, para as variáveis: reação ao alumínio tóxico, CPA e estatura de plantas. Porém, não foram encontradas diferenças significativas entre as categorias de linhas sensíveis e tolerantes ao alumínio

tóxico para as variáveis: CSR, relação CSR:CPA, MSR, MSPA e relação MSR:MSPA **(Tabela 14)**.

As linhagens recombinantes sensíveis e tolerantes exibiram média de reação ao alumínio de 3,4 e 6,6, ambas as médias não se situaram dentro dos limites de classificação para genótipos sensíveis e tolerantes ao alumínio. Para o comprimento da parte aérea (CPA), as linhas sensíveis apresentaram média de 23,3 cm, enquanto que as linhas tolerantes exibiram média de 25,5 cm. Já para a variável estatura de plantas, grandes diferenças foram observadas entre as linhagens recombinantes sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico, cujas médias foram de 70,3 e 82,1 cm, respectivamente **(Tabela 15)**.

O genitor sensível UFRGS 930598-6 e tolerante UFRGS 17, quando analisados no experimento 2 (baixa concentração de alumínio) se diferenciaram significativamente para: reação ao alumínio tóxico, CPA, relação CSR:CPA, MSPA e estatura de plantas. Entretanto, não foram detectadas diferenças significativas entre os genitores para as variáveis: CSR, MSR e relação MSR:MSPA **(Tabela 16)**.

Os genitores sensível e tolerante ao alumínio tóxico apresentaram reação ao alumínio média de 5,8 e 6,9. A média do comprimento da parte aérea (CPA) para o genitor sensível foi de 24,6 cm e de 37,6 cm para o genitor tolerante. Para a massa seca da parte aérea (MSPA), o valor de média para os genitores sensível e tolerante foi de 12,8 e 18,3 g. Para estatura de plantas, os valores de média estimados foram de 76,3 e 86,9 cm entre os genitores sensível e tolerante ao alumínio tóxico **(Tabela 15)**.

Para as linhagens recombinantes sensíveis e tolerantes, diferenças significativas entre si foram determinadas para as variáveis: CPA, MSR, MSPA e estatura de plantas. Já para as variáveis: reação ao alumínio tóxico, CSR, relação CSR:CPA e relação MSR:MSPA, não foram encontradas diferenças significativas entre as categorias de linhagens recombinantes sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico **(Tabela 16)**.

Tabela 14. Análise da variância resumida para o experimento (1) com alta concentração de alumínio, com os genótipos separados em genitores e linhagens recombinantes, nas categorias sensível e tolerante ao alumínio tóxico. CNPT-UFRGS, 2005.

Variável	Genitores			Linhagens recombinantes		
	Repetição	Categoria ¹	CV(%)	Repetição	Categoria ¹	CV (%)
Reação Al ⁺³	0,8695 ^{ns}	<.0001**	21,60	0,4212 ^{ns}	<.0001**	24,23
CSR	0,4148 ^{ns}	0,8178 ^{ns}	13,58	0,0315*	0,2182 ^{ns}	15,62
CPA	0,5950 ^{ns}	0,0133*	18,28	0,0686 ^{ns}	0,0033**	13,93
Relação CSR:CPA	0,8784 ^{ns}	0,0454*	20,63	0,9430 ^{ns}	0,1372 ^{ns}	15,89
MSR	0,9309 ^{ns}	0,9733 ^{ns}	34,75	0,0204*	0,7524 ^{ns}	32,45
MSPA	0,3453 ^{ns}	0,4552 ^{ns}	42,85	0,0020**	0,5982 ^{ns}	39,84
Relação MSR:MSPA	0,5927 ^{ns}	0,4631 ^{ns}	30,70	0,0012**	0,3271 ^{ns}	30,52
Estatura	0,8695 ^{ns}	0,0001**	6,65	0,6709 ^{ns}	<.0001**	12,43

^{ns}, * e ** Não significativo, significativo a 5 e 1% de probabilidade, respectivamente.

¹ Comparação entre genótipos tolerantes e sensíveis ao alumínio tóxico.

CSR = comprimento do sistema radicular

CPA = comprimento da parte aérea

MSR = massa seca de raízes

MSPA = massa seca da parte aérea

Tabela 15. Valores médios dos genitores e linhagens recombinantes sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico, para os diferentes caracteres no Experimento 1 e Experimento 2. CNPT-UFRGS, 2005.

Variável	Experimento 1				Experimento 2			
	Genitores		Linh. Recomb.		Genitores		Linh. Recomb.	
	S	T	S	T	S	T	S	T
Reação Al ⁺³	2,4	6,8	3,4	6,6	5,8	6,9	6,6	6,9
CSR (cm)	9,3	9,4	9,9	10,3	9,8	9,1	9,3	9,6
CPA (cm)	21,2	27,8	23,3	25,5	24,6	37,6	29,2	31,9
Relação CSR:CPA	0,44	0,35	0,43	0,41	0,36	0,24	0,32	0,31
MSR (g)	1,8	1,8	1,8	1,7	2,6	3,0	2,2	2,7
MSPA (g)	7,7	9,1	7,8	8,2	12,8	18,3	12,9	16,2
Relação MSR:MSPA	0,24	0,22	0,24	0,22	0,21	0,17	0,19	0,17
Estatura (cm)	68,9	81,3	70,3	82,1	76,3	86,9	81,6	93,9

S = sensível; **T** = tolerante.

CSR = comprimento do sistema radicular

CPA = comprimento da parte aérea

MSR = massa seca de raízes

MSPA = massa seca da parte aérea

Tabela 16. Análise da variância resumida para o experimento (2) com baixa concentração de alumínio, com os genótipos separados em genitores e linhagens recombinantes, nas categorias sensível e tolerante ao alumínio tóxico. CNPT-UFRGS, 2005.

Variável	Genitores			Linhagens recombinantes		
	Repetição	Categoria ¹	CV(%)	Repetição	Categoria ¹	CV (%)
Reação Al ⁺³	0,8053 ^{ns}	0,0210*	31,11	0,3379 ^{ns}	0,1040 ^{ns}	13,49
CSR	0,4980 ^{ns}	0,6026 ^{ns}	12,52	0,8053 ^{ns}	0,2098 ^{ns}	12,73
CPA	0,6467 ^{ns}	0,0002**	15,11	0,1438 ^{ns}	0,0037**	14,09
Relação CSR:CPA	0,2149 ^{ns}	0,0004**	14,73	0,3378 ^{ns}	0,1047 ^{ns}	16,98
MSR	0,6620 ^{ns}	0,0738 ^{ns}	35,89	<.0001**	0,0030**	32,91
MSPA	0,1669 ^{ns}	0,0451*	34,56	0,0056 ^{ns}	0,0100**	39,25
Relação MSR:MSPA	0,3121 ^{ns}	0,3079 ^{ns}	37,41	0,0161*	0,1068 ^{ns}	36,77
Estatura	0,3946 ^{ns}	0,0001**	4,40	0,2230 ^{ns}	0,0001**	16,21

^{ns}, * e ** Não significativo, significativo a 5 e 1 % de probabilidade, respectivamente.

¹Comparação entre genótipos tolerantes e sensíveis ao alumínio tóxico.

CSR = comprimento do sistema radicular

CPA = comprimento da parte aérea

MSR = massa seca de raízes

MSPA = massa seca da parte aérea

As maiores diferenças em termos de média para as linhagens recombinantes sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico no experimento 2 foram observadas para a variável massa seca da parte aérea (MSPA), com média de 12,9 e 16,2g e para o caráter estatura de plantas, cujas médias foram de 81,6 e 93,9 cm, respectivamente **(Tabela 15)**.

No experimento (1) com alta concentração de alumínio no solo, a reação ao alumínio tóxico se correlacionou significativamente com as variáveis: CPA, relação CSR:CPA, estatura de plantas, hábito de crescimento vegetativo e pilosidade da borda das folhas. Por outro lado, a reação ao alumínio não está associada significativamente com as variáveis: CSR, MSR, MSPA e relação MSR:MSPA **(Tabela 17)**.

Tabela 17. Coeficientes de correlação entre a reação ao alumínio tóxico no solo e os demais caracteres avaliados no experimento (1) com alta concentração de alumínio no solo. CNPT-UFRGS, 2005.

Variável	r	Pr > [r]
Reação ao Al trocável		
Comprimento do sistema radicular (CSR)	0,20	0,0424 ^{ns}
Comprimento da parte aérea (CPA)	0,49	<.0001 ^{**}
Relação CSR:CPA	-0,27	0,0056 ^{**}
Massa seca de raízes (MSR)	0,07	0,4872 ^{ns}
Massa seca da parte aérea (MSPA)	0,22	0,0229 ^{ns}
Relação MSR:MSPA	-0,23	0,0189 ^{ns}
Estatura de planta	0,65	<.0001 ^{**}
Hábito de crescimento vegetativo	-0,48	<.0001 ^{**}
Pilosidade da borda das folhas	0,25	0,0095 ^{**}

^{ns} e ^{**} Não significativo e significativo a 1% de probabilidade, respectivamente.

Entre as variáveis analisadas, a estatura de plantas foi a que apresentou o maior coeficiente de correlação, $r = 0,65$. As variáveis CPA e hábito de crescimento exibiram uma correlação intermediária, $r = 0,49$ e $-0,48$, respectivamente. E as variáveis relação

CSR:CPA e pilosidade da borda das folhas, embora tenham alcançado o nível de significância estatística apresentaram uma baixa correlação com a variável reação ao alumínio do solo (**Tabela 17**).

A reação ao alumínio tóxico presente na solução do solo está positivamente correlacionada, com as variáveis: CPA, estatura de plantas e pilosidade da borda das folhas. Portanto, a medida que aumenta a tolerância dos genótipos ao alumínio do solo ocorre um aumento nos valores das variáveis citadas. De maneira contrária, a reação ao alumínio está negativamente correlacionada com as variáveis: relação CSR:CPA e hábito de crescimento vegetativo. O caráter hábito de crescimento vegetativo, o qual apresentou uma correlação negativa com a reação ao alumínio no solo, também está correlacionado com o recrescimento da raiz principal, demonstrado na terceira etapa deste trabalho.

No experimento (2) com baixa concentração de alumínio no solo, a reação ao alumínio tóxico se correlacionou significativamente com as variáveis CPA, relação CSR:CPA e estatura de plantas. Enquanto que as variáveis CSR, MSR, MSPA, relação MSR:MSPA, hábito de crescimento e pilosidade da borda não apresentaram associação significativa com a reação ao alumínio do solo (**Tabela 18**).

A estatura de plantas e o comprimento da parte aérea foram as variáveis que apresentaram a maior associação com a reação ao alumínio, com o coeficiente de correlação muito similar, $r = 0,40$ e $0,36$, respectivamente. A associação observada entre a reação ao alumínio com a estatura de plantas e o CPA foi inferior no experimento com baixa concentração de alumínio, quando comparada ao experimento com alta concentração de alumínio (**Tabela 17**). Já para a relação CSR:CPA, o mesmo valor de $r = -0,27$ foi observado para ambos os experimentos.

Tabela 18. Coeficientes de correlação entre a reação ao alumínio tóxico no solo e demais caracteres avaliados no experimento (2) com baixa concentração de alumínio no solo. CNPT-UFRGS, 2005.

Variável	r	Pr > [r]
Reação ao Al trocável		
Comprimento do sistema radicular (CSR)	0,13	0,1797 ^{ns}
Comprimento da parte aérea (CPA)	0,36	0,0002 ^{**}
Relação CSR:CPA	-0,27	0,0061 ^{**}
Massa seca de raízes (MSR)	0,13	0,1895 ^{ns}
Massa seca da parte aérea (MSPA)	0,09	0,3450 ^{ns}
Relação MSR:MSPA	0,07	0,4719 ^{ns}
Estatura de planta	0,40	<.0001 ^{**}
Hábito de crescimento vegetativo	-0,22	0,0280 ^{ns}
Pilosidade da borda das folhas	0,07	0,4675 ^{ns}

^{ns} e ^{**} Não significativo e significativo a 1% de probabilidade, respectivamente.

Os genótipos utilizados neste estudo foram divididos em três classes, sensíveis, intermediários e tolerantes, de acordo com a sua resposta frente ao alumínio tóxico presente no solo, no experimento 1 (alta concentração de alumínio). Os valores de recrescimento médio da raiz principal obtido para cada genótipo em laboratório e a reação ao alumínio tóxico no solo estão apresentados na **Tabela 19**.

Alguns genótipos discriminados como sensíveis no laboratório apresentaram reação intermediária a campo, o mesmo acontecendo com os genótipos tolerantes. Porém, nenhum genótipo classificado como sensível no laboratório apresentou resposta de tolerância a campo e nenhum genótipo classificado como tolerante no laboratório apresentou resposta de sensibilidade a campo (**Tabela 19**).

A correlação entre o recrescimento da raiz principal determinada em laboratório na segunda etapa deste trabalho, com a reação ao alumínio tóxico atribuído a campo para o experimento (1) com alta concentração de alumínio no solo, foi $r = 0,73$ ($Pr > [r] = <.0001$).

Tabela 19. Recrescimento da raiz principal e classificação dos genótipos em sensíveis, intermediários e tolerantes, de acordo com a reação ao alumínio do solo, para o experimento 1, CNPT-UFRGS, 2005.

Genótipos sensíveis				Genótipos tolerantes			
Genótipo	Recres. raiz	Reação Al ⁺³	Classe	Genótipo	Recres. raiz	Reação Al ⁺³	Classe
102	0,19	3	S	23	2,15	6	I
107	0,22	3	S	28	3,70	7	T
109	0,19	3	S	58	4,93	7	T
135	0,16	5	I	68	4,15	8	T
148	0,19	4	I	108	1,48	6	I
162	0,14	5	I	130	1,89	7	T
U930598-6	0,26	3	S	UFRGS 17	2,29	7	T
170	0,12	3	S	138	4,26	6	I
183	0,15	2	S	149	4,06	6	I
187	0,16	3	S	151	3,34	7	T
213	0,20	4	I	177	2,22	7	T
222	0,18	4	I	206	2,55	7	T
U930598-6	0,26	2	S	UFRGS 17	2,29	7	T

S=sensível **I**=intermediário e **T**=tolerante.

4.5. Avaliação de linhagens recombinantes de aveia sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico em condições de campo sem alumínio no solo

Os resultados apresentados nesta etapa do trabalho são oriundos de um experimento envolvendo uma população de 163 linhagens recombinantes $F_{5,8}$, sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico e os genitores UFRGS 930598-6 e UFRGS 17 testados em um ambiente livre de alumínio no solo na EEA da UFRGS.

Os genótipos (linhagens + recombinantes genitores) revelaram diferenças significativas para as variáveis ciclo vegetativo, estatura de plantas, rendimento de grãos e peso do hectolitro (**Tabela 20**).

Tabela 20. Análise da variância, com os valores de probabilidade determinados para o efeito de genótipos e repetições. EEA-UFRGS, 2005.

Variável	Genótipo	Repetição	CV (%)
Ciclo vegetativo	<.0001**	<.0001**	1,04
Estatura de plantas	<.0001**	<.0001**	5,11
Rendimento de grãos	<.0001**	<.0001**	10,54
Peso do hectolitro	<.0001**	0,9049 ^{ns}	4,89

^{ns} e ** Não significativo e significativo a 1% de probabilidade, respectivamente

Quando os genitores e as linhagens recombinantes foram analisados conjuntamente, porém levando em consideração o nível de tolerância ao alumínio, nas categorias sensível e tolerante, diferenças significativas foram observadas apenas para a estatura de plantas. Enquanto que para ciclo vegetativo, rendimento de grãos e peso do hectolitro, não foi detectado diferenças significativas entre as categorias (**Tabela 21**).

Quando as linhagens recombinantes foram analisadas separadamente dos genitores, diferenças significativas entre as categorias sensível e tolerante foram observadas para os caracteres ciclo vegetativo e estatura de plantas. Porém, as

linhagens recombinantes sensíveis e tolerantes não diferiram entre si para o rendimento de grãos e peso do hectolitro (**Tabela 21**).

Já os genitores foram diferentes quanto ao ciclo vegetativo, estatura de plantas e rendimento de grãos. Apenas para o peso do hectolitro não houve diferenças significativas entre os genitores sensível e tolerante ao alumínio (**Tabela 21**).

Tabela 21. Análise da variância dos genótipos sob as categorias tolerante e sensível ao alumínio, com os valores de probabilidade alcançados para o efeito de categorias e repetições. EEA-UFRGS, 2005.

Linhagens recombinantes + Genitores			
Variável	Categoria¹	Repetição	CV (%)
Ciclo Vegetativo	0,0648 ^{ns}	0,0426*	3,18
Estatura de plantas	<.0001**	0,0415*	10,38
Rendimento de grãos	0,5975 ^{ns}	<.0001**	14,71
Peso do Hectolitro	0,7913 ^{ns}	0,8524 ^{ns}	7,04
Linhagens recombinantes			
Variável	Categoria	Repetição	CV (%)
Ciclo Vegetativo	0,0384*	0,0444*	3,18
Estatura de plantas	<.0001**	0,0451*	10,44
Rendimento de grãos	0,7172 ^{ns}	<.0001**	14,76
Peso do Hectolitro	0,8155 ^{ns}	0,8261 ^{ns}	7,07
Genitores			
Variável	Categoria	Repetição	CV (%)
Ciclo Vegetativo	<.0001**	0,1788 ^{ns}	1,61
Estatura de plantas	0,0006**	0,3300 ^{ns}	4,45
Rendimento de grãos	0,0087**	0,0889 ^{ns}	12,17
Peso do Hectolitro	0,3361 ^{ns}	0,1442 ^{ns}	4,13

^{ns}, * e ** Não significativo, significativo a 5 e 1% de probabilidade, respectivamente

¹Categoria de genótipos sensível e tolerante ao alumínio tóxico.

Para as linhagens recombinantes, o ciclo vegetativo variou de 104 a 124 dias com a amplitude total de variação de 20 dias. Pela comparação do ciclo médio das

linhagens recombinantes com o ciclo médio dos genitores, aproximadamente 57% das linhagens recombinantes situaram-se entre a média de 107 dias observada para o genitor UFRGS 17 e a média de 112 dias observada para o genitor UFRGS 930598-6. Cerca de 8% das linhas apresentaram ciclo médio abaixo da média do genitor de menor valor e em torno de 35% das linhagens recombinantes apresentaram ciclo médio acima do genitor de maior valor (**Figura 2 e Apêndice 3**).

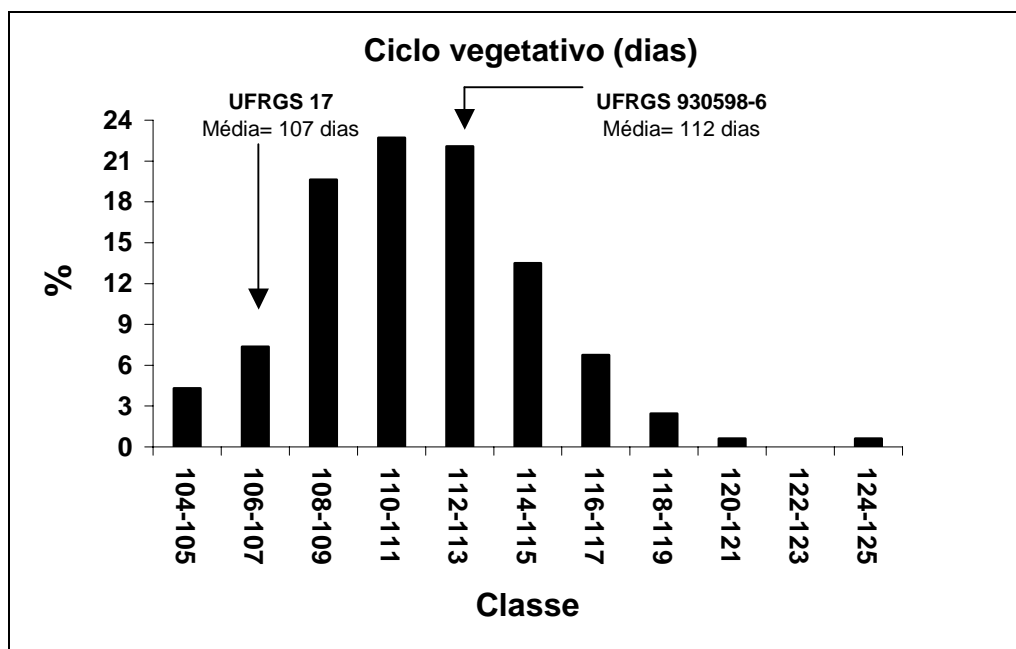


Figura 2. Distribuição do ciclo vegetativo médio das linhagens recombinantes e dos genitores UFRGS 930598-6 e UFRGS 17. EEA-UFRGS, 2005.

Para a estatura de plantas, a variação determinada entre as linhagens recombinantes foi de 74 a 126 cm, correspondendo a uma amplitude total de 52 cm. 40,5% das linhagens recombinantes situaram-se entre a média de 96 cm e 105 cm observada para os genitores UFRGS 930598-6 e UFRGS 17, respectivamente. Para as demais linhagens recombinantes, 29,5% apresentaram estatura média abaixo do genitor de menor valor e 30% das linhagens com média superior ao genitor de maior valor (**Figura 3 e Apêndice 3**).

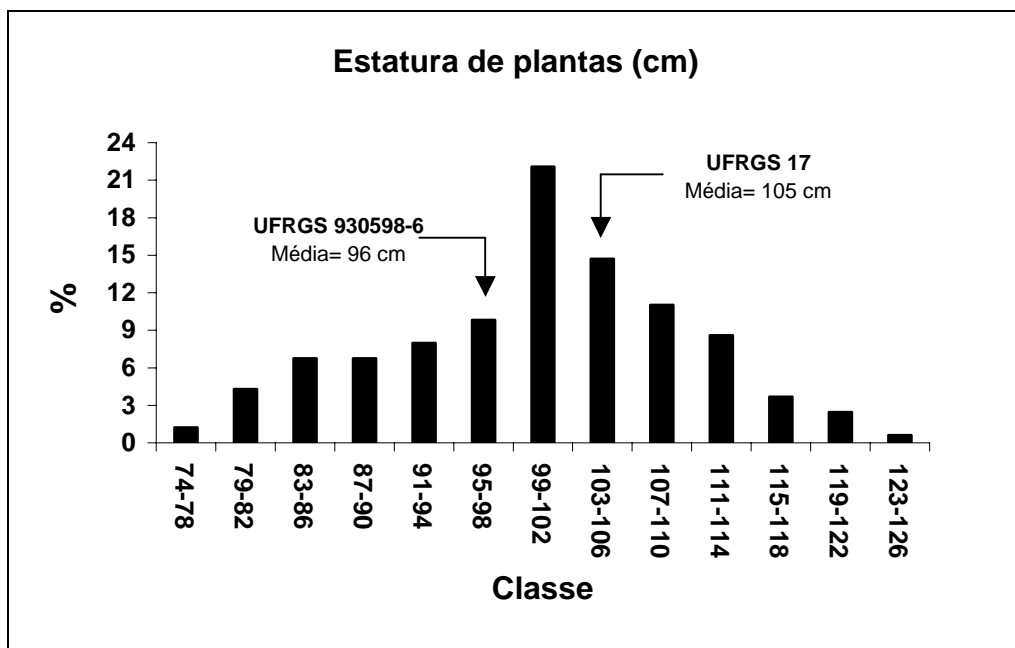


Figura 3. Distribuição da estatura média das linhagens recombinantes e dos genitores UFRGS 930598-6 e UFRGS 17. EEA-UFRGS, 2005.

O rendimento de grãos variou de 3268 a 5850 kg/ha entre as linhagens recombinantes, cuja amplitude total de variação observada foi de 2582 kg. Na comparação da média entre as linhagens recombinantes e os genitores, 61,1% das linhagens recombinantes situaram-se entre a média de 4293 kg/ha do genitor UFRGS 930598-6 e a média de 5114 kg/ha do genitor UFRGS 17. Assim, 30,25% das linhagens recombinantes apresentaram média de rendimento de grãos abaixo da média do genitor de menor valor e 8,6% das linhas alcançaram rendimento superior à média do genitor de maior valor (**Figura 4 e Apêndice 5**).

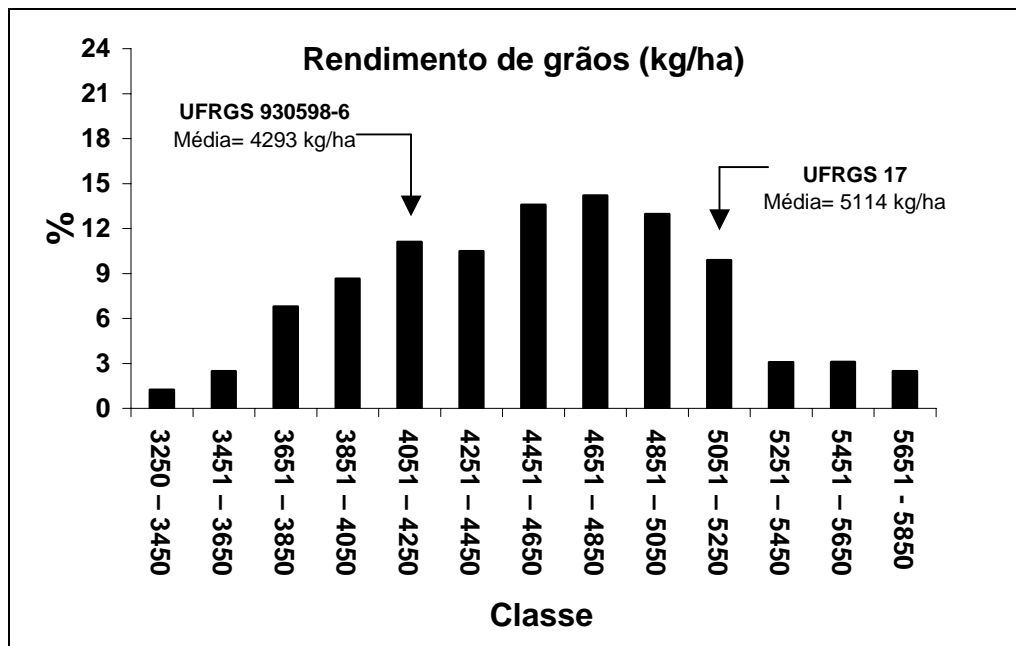


Figura 4. Distribuição do rendimento médio de grãos das linhagens recombinantes e para os genitores UFRGS 930598-6 e UFRGS 17. EEA-UFRGS, 2005.

A tolerância ao alumínio tóxico expressa neste trabalho pelo recrescimento da raiz principal, não está associada fenotipicamente com o ciclo vegetativo e o rendimento de grãos, de acordo com a análise de correlação realizada. Entretanto, associação significativa foi observada entre o recrescimento da raiz principal e estatura de plantas (**Tabela 22**).

Tabela 22. Coeficientes de correlação entre o recrescimento da raiz principal, ciclo vegetativo, estatura de plantas e rendimento de grãos. EEA-UFRGS, 2005.

Correlação	r	Pr > [r]
Recrescimento raiz principal		
Ciclo vegetativo	0,05	0,5542 ^{ns}
Estatura de plantas	0,32	<.0001 ^{**}
Rendimento de grãos	0,06	0,4794 ^{ns}

^{ns} e ^{**} Não significativo e significativo a 1% de probabilidade, respectivamente

Na comparação de médias para os caracteres analisados neste estudo, entre as linhagens recombinantes e os genitores, as maiores diferenças foram encontradas para

o caráter estatura de plantas, entre as categorias sensível e tolerante ao alumínio tóxico. Por outro lado, este caráter foi o que apresentou a maior similaridade entre as linhagens recombinantes e genitores, dentro de cada categoria de genótipos (**Tabela 23**).

Tabela 23. Valores médios das linhagens recombinantes e dos genitores obtidos dentro de cada grupo de genótipos de acordo com a tolerância ao alumínio tóxico. EEA-UFRGS, 2005.

Variável	Linhagens recombinantes		Genitores	
	Sensível	Tolerante	Sensível	Tolerante
Ciclo vegetativo	111a	112a	112 a	107 b
Estatura de plantas	96 b	104 a	96 b	105 a
Rendimento de grãos	4538 a	4561 a	4293 b	5114 a
Peso do hectolitro	54,8 a	54,9 a	56,15 a	57,25 a

Médias seguidas da mesma letra na horizontal, dentro de cada grupo de genótipos (linhagens recombinantes e genitores), não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

5. DISCUSSÃO

A obtenção de genótipos com níveis adequados de tolerância ao alumínio tóxico pelos programas de melhoramento genético, permite que muitas culturas possam ser exploradas em áreas até então consideradas inaptas ao cultivo, devido à presença de alumínio no solo. Assim, contribui para o estabelecimento e o sucesso das culturas, com um importante impacto na economia.

Existem diversas formas de identificar genótipos quanto à tolerância ao alumínio tóxico. A resposta de cultivares de uma mesma espécie à toxidez de alumínio tem sido avaliada no campo em solos ácidos, em casa de vegetação e em experimentos com solução nutritiva.

Entre os diferentes métodos de avaliação da tolerância ao alumínio, a utilização de solução nutritiva em condições de ambiente controlado tem sido atualmente a mais empregada. Esta técnica permite avaliar a capacidade de tolerância ao alumínio em um grande número de genótipos, de maneira rápida, simples e econômica. A eficiência da solução nutritiva tem sido confirmada para muitas culturas, com resultados semelhantes à determinação da tolerância diretamente no campo em presença de alumínio no solo.

A tolerância ao alumínio tóxico em aveia (*Avena sativa* L.) foi avaliada no presente trabalho, em experimentos realizados em laboratório e a campo. No laboratório, a tolerância ao alumínio foi determinada através da variável recrescimento da raiz principal de plantas mantidas em solução nutritiva. No campo, a avaliação da tolerância ao alumínio foi realizada através de variáveis observadas nas raízes e na

parte aérea de plantas, submetidas em condições de alta concentração de alumínio no solo.

A utilização da variável recrescimento da raiz principal em laboratório permite que as plantas após a exposição ao alumínio e ao retornarem à solução nutritiva livre de alumínio, possam ser medidas a partir de um mesmo ponto, que compreende a calosidade formada durante a exposição ao alumínio. Assim, a variável recrescimento da raiz principal, possivelmente torna-se mais eficiente do que outras variáveis como o crescimento total de raízes ou o volume total de raízes produzidas, pois diferentes genótipos variam quanto a taxa relativa de crescimento radicular, a qual pode não estar associada com a tolerância ao alumínio.

Os genótipos de trigo Anahuac (sensível) e Toropi (tolerante) quando testados em laboratório com a concentração de 20 ppm de alumínio na solução, não apresentaram recrescimento da raiz principal, portanto, ambos foram sensíveis ao alumínio tóxico. Em trigo, já foi demonstrado por Camargo & Felício (1984), que concentrações superiores a quatro ppm de alumínio na solução paralisam completamente o crescimento do sistema radicular, mesmo naqueles genótipos com a máxima tolerância ao alumínio (**Tabela 2**). Os genótipos de trigo foram utilizados no experimento, como padrões, para confirmar a concentração do alumínio presente na solução, pois concentrações de alumínio maiores que quatro ppm não permitiriam o recrescimento das raízes desses genótipos.

Já os genótipos de aveia UFRGS 930598-6 e UFRGS 17 revelaram grandes diferenças para o recrescimento da raiz principal, sendo que o genótipo UFRGS 17 exibiu um maior recrescimento, sendo assim, considerado tolerante, enquanto que no genótipo UFRGS 930598-6 foi observado um menor recrescimento, o qual é típico dos genótipos de aveia sensíveis ao alumínio tóxico (**Tabela 2**). Estes resultados estão de acordo com aqueles determinados por Oliveira (2002), onde o autor demonstra que

genótipos de aveia tolerantes ao alumínio tóxico são capazes de suportar altas concentrações desse elemento (≥ 20 ppm). Portanto, se as diferenças entre os genótipos parentais forem de origem genética, esta poderá ser observada entre as linhagens recombinantes desenvolvidas do cruzamento entre estes dois genitores.

Os dados obtidos anteriormente por Sánchez-Chacón (1998), Wagner (1999) e Oliveira (2002), demonstraram grande variação e pouca repetibilidade na resposta de genótipos de aveia avaliados quanto ao recrescimento da raiz principal, em solução nutritiva no laboratório.

Desta forma, foram realizadas alterações na técnica de avaliação da tolerância ao alumínio até então utilizadas pelo programa de melhoramento de aveia, para tentar reduzir a variação do recrescimento da raiz principal, pela identificação e controle das principais fontes de variação.

A metodologia proposta neste trabalho para a avaliação da tolerância ao alumínio, quando testada nos genótipos parentais UFRGS 930598-6 e UFRGS 17, revelou uma excelente repetibilidade do recrescimento da raiz principal para o genótipo sensível UFRGS 930598-6, ao longo das diferentes épocas de avaliação (**Tabela 4**). Por outro lado, o genótipo tolerante UFRGS 17 apresentou uma maior amplitude do recrescimento da raiz principal, a qual foi observada tanto entre as diferentes épocas, bem como dentro de cada época individualmente (**Tabela 5**).

A atual técnica de avaliação da tolerância ao alumínio em aveia, promoveu uma significativa redução na amplitude de variação do recrescimento da raiz principal observada para o genótipo sensível UFRGS 930598-6, em relação aos resultados obtidos com as técnicas anteriormente utilizadas pelo programa de melhoramento (**Tabela 6**).

A maior repetibilidade de identificação do genótipo sensível, alcançada neste trabalho, deve-se aos ajustes promovidos na metodologia de avaliação da tolerância ao

alumínio. Os ajustes realizados e considerados de maior importância sob o ponto de vista de eficiência da técnica, referem-se à padronização, germinação e tratamento das sementes, seleção de sementes germinadas com comprimento da radícula uniforme, disposição das sementes na tela plástica, composição homogênea das soluções, manutenção constante dos níveis de pH, temperatura e aeração da solução nutritiva, intensidade luminosa contínua, transferência das plântulas entre as soluções e determinação do recrescimento da raiz principal dentro dos períodos pré-estabelecidos.

Assim, pode-se afirmar que a técnica de avaliação da tolerância ao alumínio foi precisa em separar os genótipos sensíveis dos tolerantes em todos os estudos realizados. Isto permite que a mesma possa ser aplicada com segurança em estudos de avaliação de genótipos, cuja resposta ao alumínio tóxico seja desconhecida, bem como nas análises genéticas da tolerância ao alumínio em populações segregantes.

Uma vez em que a técnica foi ajustada e testada em estudos preliminares envolvendo genótipos com resposta conhecida, foram realizados os testes de avaliação da tolerância em uma população de linhagens recombinantes de aveia. Como um grande número de linhagens recombinantes foi envolvido neste estudo, diversas etapas de avaliação foram necessárias para avaliar todas as linhagens. Entretanto, em todas as etapas, os genótipos parentais UFRGS 930598-6 e UFRGS 17 foram avaliados conjuntamente com as linhagens recombinantes, os quais serviram de controle das condições experimentais. Sempre que, o recrescimento da raiz principal observada em ambos os genitores foi diferente do esperado, todas as plantas daquela unidade experimental foram descartadas.

As linhagens recombinantes provenientes do cruzamento entre UFRGS 930598-6 (sensível) e UFRGS 17 (tolerante) mostraram uma ampla variabilidade quanto ao recrescimento médio da raiz principal (**Tabela 7**). Desta forma, a variabilidade observada entre os genitores quanto ao recrescimento da raiz principal, pode ser

atribuída em maior proporção aos efeitos genéticos do que ambientais. Portanto, fortemente evidenciando a herança genética do caráter tolerância ao alumínio em aveia.

A maior uniformidade e repetibilidade do recrescimento da raiz principal encontrada no presente trabalho permitiram que o limite de separação entre os genótipos sensíveis e tolerantes ao alumínio fosse menor do que o determinado nos estudos anteriores. Desta forma, a distribuição de frequência do recrescimento da raiz principal mostrou claramente a formação de dois grupos distintos: sensível e tolerante ao alumínio.

O grupo sensível apresentou-se muito mais homogêneo, com um menor número de classes formadas do que o grupo tolerante. Também, a distribuição de frequência do recrescimento da raiz principal observada entre as linhagens sensíveis e tolerantes ao alumínio foi muito similar à distribuição de frequência obtida pelos genitores UFRGS 930598-6 e UFRGS 17, na avaliação em diferentes épocas (**Tabela 8 e Figura 1**). Logo, a variação do recrescimento da raiz principal observada dentro de cada um dos grupos de linhagens recombinantes sensível e tolerante ao alumínio, foi devido aos efeitos do ambiente.

Entre os cereais de inverno, a maioria dos estudos do controle genético da tolerância ao alumínio concentra-se na cultura do trigo. Poucos estudos foram desenvolvidos em aveia com o objetivo de determinar a herança genética do caráter tolerância ao alumínio tóxico. Dos estudos já realizados, apenas genótipos em gerações segregantes e provenientes de cruzamentos distintos foram avaliados e não havendo ainda informações de avaliação da tolerância ao alumínio de genótipos em gerações avançadas, com origem em um único cruzamento.

A hipótese genética de que a tolerância ao alumínio tóxico em aveia é governada por um gene de grande efeito com dois alelos, onde a distribuição de frequência do

recrescimento da raiz principal observado nas linhagens recombinantes se ajustaria a proporção de uma linhagem sensível: uma linha tolerante foi perfeitamente aceita. Assim, os genótipos tolerantes ao alumínio tóxico são portadores do gene de tolerância com os alelos Al_aAl_a , enquanto que, nos genótipos sensíveis este gene está presente com os alelos al_aal_a . Neste trabalho não foi realizado o teste da ação gênica, entretanto, resultados anteriores obtidos por Sánchez-Chacón (1998); Wagner (1999); Oliveira (2002) demonstraram que existe dominância para a tolerância ao alumínio.

Entre as principais conseqüências para o melhoramento genético em função da tolerância ao alumínio ser governada por um gene de grande efeito são: a fácil seleção e identificação dos genótipos tolerantes ao alumínio tóxico; a seleção pode ser realizada em gerações altamente segregantes e a possibilidade de transferência do gene de tolerância ao alumínio para os genótipos sensíveis.

Os resultados determinados pela análise genética no presente estudo estão plenamente de acordo com os resultados anteriores da avaliação de genótipos de aveia quanto à tolerância ao alumínio, obtida por Sánchez-Chacón (1998), onde o autor demonstra que o caráter tolerância ao alumínio tóxico em aveia é controlado por um gene; Wagner (1999), que sugere a existência de um a dois genes dominantes e por Oliveira (2002) que determinou que o caráter tolerância ao alumínio é controlado por um gene dominante, com alelos múltiplos e ação gênica de aditividade.

O mapeamento comparativo tem produzido evidências convincentes da existência de uma extensiva sintonia ou conservação do conteúdo genético entre genomas de espécies afins (Gale & Devos, 1998). Entre os cereais de inverno como trigo, cevada e centeio, Magalhães et al., 2004, comprovou a existência de regiões genômicas conservadas ou sintênicas que controlam a tolerância ao alumínio tóxico.

Em trigo, os trabalhos indicam que um gene é responsável pela tolerância ao alumínio tóxico, em cevada, um gene simples com múltiplos alelos confere a tolerância

ao alumínio e em centeio, o maior loco de tolerância ao alumínio, também está localizado no braço longo do cromossomo 4, como ocorre em trigo e cevada.

Embora em aveia o gene maior de tolerância ao alumínio tóxico não tenha sido ainda mapeado, acredita-se que esteja localizado no grupo de ligação correspondente ao braço longo do cromossomo 4 de um dos três genomas possível (AA,CC ou DD) e com forte homologia ao gene *Alt_{BH}* do trigo, *Alp* da cevada e *Alt₃* do centeio.

As causas da maior amplitude do recrescimento da raiz principal observada para o genitor UFRGS 17 e entre as linhagens tolerantes, não são ainda compreendidas. Porém, alguns fatores podem ser atribuídos a estas causas, entre estes: i) a presença de genes de menor efeito, que contribuem para modular a maior ou a menor expressividade do gene de tolerância ao alumínio tóxico em aveia; ii) a expressividade do gene de tolerância ao alumínio em aveia não é completa; iii) diferenças na constituição genética residual (*background*), que não estão relacionadas ao gene de tolerância ao alumínio; iv) o envolvimento de um ou mais mecanismos fisiológicos de exclusão ou detoxificação do alumínio tóxico presente entre o genitor e as linhagens tolerantes, bem como, possíveis interações entre estes mecanismos; v) variações ambientais intrínsecas da própria técnica ou metodologia de avaliação dos genótipos tolerantes que ainda não foram identificadas e conseqüentemente controladas.

Dos trabalhos anteriormente realizados pelo programa de melhoramento de aveia da UFRGS, nenhum deles comparou os dados obtidos no laboratório em solução nutritiva com os dados obtidos diretamente no campo, na presença de alumínio no solo. Neste sentido foi selecionada uma amostra aleatória de linhagens recombinantes sensível e tolerante ao alumínio, com base nos dados do recrescimento da raiz principal, para a avaliação no campo.

Quando os genótipos foram testados em um ambiente com alta concentração de alumínio no solo, a avaliação visual dos genótipos quanto à reação ao alumínio

presente no solo, estimada através dos danos provocados à parte aérea das plantas permitiu identificar e separar os genótipos de acordo com o seu nível de tolerância **(Tabela 14)**. Portanto, a avaliação dos efeitos tóxicos indiretos do alumínio produzidos na parte aérea das plantas pode ser perfeitamente utilizada na avaliação da tolerância ao alumínio tóxico a campo.

Por outro lado, na avaliação dos efeitos tóxicos provocados pelo alumínio ao sistema radicular, não foram observadas diferenças entre os genótipos sensíveis e tolerantes ao alumínio **(Tabela 14)**. Assim, os resultados demonstraram-se completamente divergentes aos resultados esperados e os determinados por outros autores, tanto para a cultura da aveia como para outras culturas de importância econômica, como arroz, cevada e trigo (Howeler, et al., 1976; Nodari, 1982; Furlani & Furlani, 1991).

Os principais aspectos que podem estar relacionados à falta de diferenciação entre as variáveis determinadas no sistema radicular dos genótipos sensíveis e tolerantes são: i) a desuniformidade de distribuição do alumínio trocável ao longo da área experimental; ii) a presença de outros elementos tóxicos no solo, principalmente manganês e ferro, que possivelmente atuaram mascarando o efeito do alumínio **(Apêndice 2)**; iii) as diversas variáveis avaliadas no sistema radicular foram determinadas a partir de plantas coletadas em posições específicas dentro de cada parcela, independentemente das plantas apresentarem sintomas de toxidez por alumínio. Provavelmente, este último aspecto seja o principal responsável.

Os componentes avaliados na parte aérea das plantas, tanto dos genótipos sensíveis como nos genótipos tolerantes, apresentaram valores médios diferenciados entre os experimento com alta concentração de alumínio e baixa concentração de alumínio **(Tabela 15)**. As variáveis comprimento da parte aérea e estatura de plantas

foram os componentes mais fortemente afetados pelo alumínio, mesmo nos genótipos tolerantes.

Conseqüentemente, a redução observada na parte aérea dos genótipos tolerantes ao alumínio, implica na necessidade de selecionar plantas tolerantes com porte mais elevado, quando serão exploradas em solos ácidos, a fim de obter uma biomassa adequada para a manutenção dos níveis de produtividade desejados. Entretanto, a seleção de genótipos de porte alto deve ser realizada com alguns cuidados, em função dos riscos de acamamento, especialmente quando os objetivos do programa de melhoramento são de lançar cultivares comerciais que possam ser explorados em ambientes diversos, com ou sem alumínio no solo.

O rendimento de grãos também pode ser utilizado na identificação e quantificação dos efeitos tóxicos do alumínio as plantas. Porém, esta variável não foi utilizada neste estudo, devido à falta de uniformidade existente entre os tratamentos, a qual comprometeria a qualidade dos resultados a serem extraídos e conduzindo a interpretações errôneas.

A aveia por apresentar tolerância ao alumínio tóxico superior às demais espécies como trigo e cevada apresenta maiores dificuldades na identificação do nível de tolerância dos diferentes genótipos no campo. Também, as diferenças em termos de parte aérea entre os genótipos dificultam na identificação dos efeitos da toxidez do alumínio no solo e conseqüentemente na separação dos genótipos sensíveis e tolerantes ao alumínio (**Tabela 19**).

A comparação dos resultados obtidos no laboratório com aqueles determinados no campo demonstraram que a técnica de avaliação da tolerância ao alumínio, via solução nutritiva no laboratório permitiu identificar corretamente os genótipos sensíveis e tolerantes mesmo no campo.

Assim, a avaliação da tolerância ao alumínio em laboratório por ser mais fácil, rápida e econômica pode ser utilizada na seleção de genótipos tolerantes ao alumínio pelo programa de melhoramento genético de aveia.

Os solos da Estação Experimental Agronômica da UFRGS não contêm elevados teores de alumínio, impossibilitando que genótipos tolerantes de aveia possam ser selecionados neste ambiente. Desta forma, a identificação de caracteres morfológicos de importância agronômica, associados à tolerância ao alumínio proporcionaria uma alternativa de selecionar de forma indireta genótipos tolerantes a campo.

No entanto, nenhum dos caracteres agronômicos avaliados no presente estudo apresentou alta associação com a tolerância ao alumínio tóxico (**Tabela 10**). Conseqüentemente, a ausência de associação entre a tolerância ao alumínio tóxico com os demais caracteres avaliados, sugerem que as chances de sucesso na seleção indireta baseada em marcadores morfológicos de genótipos superiores, com alto nível de tolerância ao alumínio tóxico sejam muito baixas.

Embora o teste de contingência para os caracteres hábito de crescimento vegetativo e ciclo vegetativo (**Tabela 11 e 12**) tenha indicado a existência de uma relação de dependência genética com a tolerância ao alumínio tóxico, duas possíveis causas podem estar envolvidas nestes resultados: a) a existência de pequenos desvios de avaliação dentro de cada classe que compõe o teste, conduzindo para a significância do modelo; b) a possibilidade dos genes que controlam a tolerância ao alumínio tóxico, hábito de crescimento vegetativo e ciclo vegetativo estarem localizados em um mesmo grupo de ligação, porém distantes entre si.

No entanto, as chances de que a herança genética entre a tolerância ao alumínio tóxico, hábito de crescimento vegetativo e ciclo vegetativo seja geneticamente dependente são muito pequenas. Pois, somente 4% da variação na tolerância ao alumínio foi explicada pela variação no hábito de crescimento e menos de 4% pela

variação no ciclo vegetativo, o que torna a utilização destes caracteres na seleção de genótipos tolerantes ao alumínio extremamente ineficiente. Portanto esta associação em termos práticos no programa de melhoramento pode ser ignorada.

Pela investigação do efeito do gene de tolerância ao alumínio sobre outros caracteres de importância agronômica, foi possível determinar que o gene de tolerância ao alumínio presente nos genótipos tolerantes, não causou nenhuma perda para as plantas, tanto para o rendimento de grãos quanto para a qualidade dos grãos expressa através do peso do hectolitro, quando cultivadas em solo sem alumínio e em um ano em que as condições ambientais à obtenção de altos rendimentos foram excelentes. Isto possibilita a obtenção de variedades com excelente potencial de rendimento e qualidade de grãos, associada com a tolerância ao alumínio tóxico. Assim, permite que uma mesma variedade lançada comercialmente com alto potencial de rendimento e tolerante ao alumínio tóxico possa ser utilizada em ambientes distintos, em solos sem alumínio, bem como em solos ácidos **(Tabela 21)**.

Por outro lado, genótipos portadores do gene de tolerância ao alumínio apresentaram uma média de estatura de planta superior aos genótipos sensíveis, cuja razão não é atribuída aqui, a existência de uma associação genética entre esses caracteres, mas ao fato de que o genitor UFRGS 17 (tolerante) apresenta uma estatura média superior ao genótipo UFRGS 930598-6 (sensível). Um outro fator que pode estar relacionado é que os genótipos tolerantes ao alumínio apresentam um sistema radicular mais desenvolvido e com maior habilidade na extração de água e nutrientes, mesmo em um ambiente livre de alumínio no solo **(Tabela 23)**.

O desenvolvimento de trabalhos direcionados a compreensão dos mecanismos envolvidos com a tolerância ao alumínio tóxico em aveia, é de grande relevância científica e econômica. Assim, as principais sugestões de continuidade dos estudos nesta linha de pesquisa são: a) avaliação da tolerância ao alumínio em outras

populações segregantes de aveia, oriunda de cruzamentos entre genitores contrastantes e não contrastantes quanto à tolerância ao alumínio tóxico; b) avaliação da tolerância ao alumínio de cruzamentos entre as linhagens recombinantes sensíveis, intermediárias e tolerantes ao alumínio empregadas no presente trabalho, permitindo avaliar a presença de genes de menor efeito para tolerância ao alumínio; c) mapeamento molecular do gene responsável pela tolerância ao alumínio, através do emprego das técnicas de marcadores moleculares como microssatélites e AFLP que permitem associar marcadores a genes específicos no genoma; d) mapeamento comparativo, o qual pode fornecer informações complementares sobre a conservação de genes e de mecanismos de tolerância ao alumínio entre espécies relacionadas como trigo e cevada; e) prospecção de genes induzidos pelo alumínio, através de técnicas de análise de expressão diferencial de genes, como *microarrays* e RT-PCR que auxiliam na identificação de genes, cuja expressão é alterada por estresses ambientais; f) clonagem e sequenciamento dos genes responsáveis pela tolerância ao alumínio, permitindo a identificação da proteína codificada por este gene; g) transferência dos genes de tolerância ao alumínio tóxico da aveia para outras espécies mais sensíveis ao alumínio, através de técnicas de transformação genética.

Este conjunto de estudos e técnicas, certamente poderá permitir que, no futuro, a presença de alumínio tóxico no solo, não seja um fator limitante à expressão do potencial genético em aveia e mesmo em outras espécies cultivadas, permitindo a sua expansão para novas fronteiras agrícolas.

6. CONCLUSÕES

Os ajustes promovidos na metodologia permitiram aumentar a eficiência na discriminação dos genótipos quanto à tolerância ao alumínio, especialmente para os genótipos sensíveis.

O caráter tolerância ao alumínio tóxico em aveia é governado por um gene de grande efeito.

A tolerância ao alumínio apresentou pequena associação com os caracteres agronômicos avaliados.

A identificação de genótipos sensíveis e tolerantes ao alumínio em laboratório foi confirmada pela avaliação realizada a campo em solo com alta concentração de alumínio.

O gene que confere a tolerância ao alumínio tóxico em aveia não está associado a efeitos negativos em caracteres de importância agronômica e econômica, quando avaliados em um ambiente livre de alumínio no solo.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANIOL, A.; GUSTAFSON, J.P. Chromosome location of genes controlling aluminum tolerance in wheat, rye and triticale. **Canadian Journal of Genetics and Cytology**, Ottawa, v.26, p. 701-705, 1984.

ARCHAMBAULT, D.J.; ZHANG, G.; TAYLOR, G.J. Accumulation of Al in root mucilage of an Al-resistant and an Al-sensitive cultivar of wheat. **Plant Physiology**, Rockville, v.112, p.1471-1478, 1996.

BAIER, A.C.; SOMERS, D.J.; GUSTAFSON, J.P. Aluminum tolerance in wheat hydroponic evaluations with field and soil performances. **Plant Breeding**, Berlin, v.114, p.291-296, 1995.

BALIGAR, V.C.; ANGHINONI, I.; Aluminum effects on plant and nutrient uptake parameters of soil and solution grown sorghum genotypes. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v.18, n.11, p 2325-2338, 1995.

BALIGAR, V.C.; ELGIN, J.H.; FOY, C.D. Variability in alfafa for growth and mineral uptake and efficiency ratios under aluminum stress. **Agronomy Journal**, Madison, v.81, p.223-229, 1989.

BERGAMASCHI, H.; GUADAGNIN, M.R. **Agroclima da Estação Experimental Agrônômica/UFRGS**. Porto Alegre: Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia da UFRGS, 1990. 60p.

BIANCHI-HALL, C.M.; CARTER, T.E. Jr.; BAILEY, M.A.; MIAN, M.A.R.; RUFTY, T.W.; ASHLEY, D.A.; BOERMA, H.R.; ARELLANO, C.; HUSSEY, R.S.; PARROT, W.A. Aluminum tolerance associated with quantitative trait loci derived from soybean PI 416937 in hydroponics. **Crop Science**, Madison, v.40, p.538-545, 2000.

BOLAN, N.S.; HEDLEY, M.J.; WHITE, R.E. Processes of soil acidification during nitrogen cycling with emphasis on legume based pastures. **Plant and Soil**, Dordrecht, v.134, p.53-63, 1991.

CAMARGO, C.E.O. A concentração de fósforo na tolerância de cultivares de trigo à toxicidade de alumínio em solução nutritiva. **Bragantia**, Campinas, v.44, n.1, p.49-64, 1985.

CAMARGO, C.E.O.; OLIVEIRA, O.F. Tolerância de cultivares de trigo a diferentes níveis de alumínio em solução nutritiva e no solo. **Bragantia**, Campinas, v.40, n. 3, p.21-31, 1981.

CAMARGO, C.E.O.; FELÍCIO, J.C. Tolerância de cultivares de trigo, triticale e centeio em diferentes níveis de alumínio em solução nutritiva. **Bragantia**, Campinas, v. 43, n. 1, p. 9–16, 1984.

CANÇADO, G.M.A.; LOGUERCIO, L.L.; MARTINS, P.R.; PARENTONI, S.N.; PAIVA, E.; BORÉM, A.; LOPES, M.A. Hematoxylin staining as a phenotypic index for aluminum tolerance selection in tropical maize (*Zea mays* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, Heidelberg, v. 99, p.747-757, 1999.

CARVALHO, F.I.F.; BARBOSA NETO, J.F.; FLOSS, E.L. Potencial genético da aveia, como produtora de grãos, no sul do Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.22, n.1, p.71-82, 1987.

CRUZ-ORTEGA, R.; CUSHMAN, J.C.; OWNBY, J.D. cDNA clones encoding 1,3-beta-glucanase and a fibrin-like cytoskeletal protein are induced by Al toxicity in wheat roots. **Plant Physiology**, Rockville, v.114, n.4, p.1453- 1460, 1997.

DALL'AGNOL, M.; BOUTON, J.H.; PARROTT, W.A. Screening methods to develop alfafa germoplasms tolerant of acid, aluminum toxic soils. **Crop Science**, Madison, v. 36, p. 64-70, 1996.

DELHAIZE, E.; RYAN, P.R. Aluminum toxicity and tolerance in plants. **Plant Physiology**, Rockville, v.107, p.315-321, 1995.

DEVINE, T.E.; FOY, C.D.; FLEMING, A.L. Development of alfafa strains with differential tolerance to aluminum toxicity. **Plant and Soil**, Dordrecht , v.44, n.1, p.73-79, 1976.

DORNELLES, A.L.C. **O uso da cultura de tecidos na geração de variabilidade para tolerância à toxicidade do alumínio e sensibilidade ao ácido giberélico em trigo (*Triticum aestivum* L.)**. 1994. 102f. Tese (Doutorado) Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1994.

EMBRAPA. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. Brasília: EMBRAPA-CNPS, 1999, 412p.

FEDERIZZI, L.C. Progressos no melhoramento genético de aveia no Brasil, história, principais resultados e perspectivas futuras. In: REUNIÃO DA COMISSÃO BRASILEIRA DE PESQUISA DE AVEIA, 2002, Passo Fundo. **Anais**. Passo Fundo, 2002. p.45-63.

FERREIRA, R.P. de; SEDIYAMA, C.S.; CRUZ, C.D. Herança da tolerância à toxidez de alumínio em arroz baseada em análise de médias e variâncias. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.32, n.5, p.509-515, 1997.

FOY C.D. Physiological effects of hydrogen, aluminum, and manganese toxicities in acid soil. **Soil acidity and liming**. 2 ed. Madison: [s.n.], 1984.

FOY, C.D. Differential aluminum and manganese tolerance of plant species and varieties in soils. **Ciência e Cultura**, Campinas, v. 28, n. 2, p. 150-155, 1976.

- FOY, C.D. Soil chemical factors limiting plant root growth. **Advances Soil Science**, New York, v.19, p. 97-131, 1992.
- FOY, C.D. **The plant root and its environments**. Charlottesville: E.W. Carson, 1974. p.601-642: Effects of aluminum on plant growth.
- FOY, C.D. Tolerance of barley cultivars to an acid aluminum-toxic subsoil related to mineral element concentrations in their shoots. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v.19, p.1361-1380, 1996a.
- FOY, C.D. Tolerance of durum wheat lines to an acid aluminum-toxic subsoil. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v.19, p.1381-1394, 1996b.
- FOY, C.D.; DUNCAN, R.R.; WASKON, R.M.; MILLER, D.R. Tolerance of sorghum genotypes to an acid, aluminum toxic tatum subsoil. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v.16, p.97-127, 1993.
- FOY, C.D.; FLEMING, A.L. The physiology of plant tolerance to excess available aluminum and manganese in acid soils. In: JUNG, G.A. **Crop tolerance to suboptimal land condition**. Madison: The soil Science Society American, 1978. p.301-338.
- FOY, C.D.; LEE, E.H.; WILDING, S.B. Differential aluminum tolerance of two barley cultivars related to organic acids in their roots. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v.10, p. 1089-1101, 1987.
- FOY, C.D.; MURRAY, J.J. Developing aluminum-tolerant strains of tall fescue for acid soils. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v.21, p.1301-1325, 1998.
- FRANCISCO, A. de. Qualidade industrial e nutricional da aveia. In: REUNIÃO DA COMISSÃO BRASILEIRA DE PESQUISA DE AVEIA, 2002, Passo Fundo. **Anais**. Passo Fundo, 2002. p.86-88.
- FUENTE-MARTINEZ, J.; RAMIREZ-RODRIGUEZ, V.; CABRERA-PONCE, J.L.; HERRERA-ESTRELLA, L. Aluminum tolerance in transgenic plants by alteration of citrate synthesis. **Science**, Washington, v.276, p.1566-1568, 1997.
- FURLANI, P.R.; FURLANI, A.M.C. Tolerância ao alumínio e eficiência a fósforo em milho e arroz: características independentes. **Bragantia**, Campinas, v.50, p.331-340, 1991.
- GALE, M. D.; DEVOS, K.M. Comparative genetics in the grasses. **Proceedings Natural Academy of Science**, Washington, v. 95, p.1971-1974, 1998.
- GARVIN, D.F.; CARVER, B.F. Role of the genotype in tolerance to acidity and aluminum toxicity. In: *HANDBOOK of Soil Acidity*. New York: Zrengel, 2003. p.387-406.
- GAUME, A.; MACHLER, F.; FROSSARD, E. Aluminum resistance in two cultivars of *Zea mays* L.: Root exudation of organic acids and influence of phosphorous nutrition. **Plant and Soil**, Dordrecht, v.234, p.73-81, 2001.

HAUG, A.; SHI, B.; VITORELLO, V. Aluminum interaction with phosphoinositide-associated signal transduction. **Archives of Toxicology**, Heidelberg, v.68, n.1, p.1-7, 1994.

HAYNES, R.J. Soil acidification induced by leguminous crops. **Grass Forage Science**, Oxford, v.38, p.1-11, 1983.

HORST, W.J.; PUSCHEL, A.K.; SCHMOHL, N.; MONIZ, A.C.; FURLANI, A.M.C.; SCHAFFERT, R.E. Induction of callose formation is a sensitive marker for genotypic aluminum sensitivity in maize. **Plant and Soil**, Dordrecht, v.192: 1, p23-30, 1997.

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

HUANG, J.W.; PELLET, D.M.; PAPERNIK, L.A. Aluminum interactions with voltage-dependent calcium transport in plasma membrane vesicles isolated from roots of aluminum-sensitive and resistance wheat cultivars. **Plant Physiology**, Rockville, v.110, n.2, p.561-569, 1996.

HUE, N.V.; CRADDOCK, G.R.; ADAMS, F. Effect of organic acids on aluminum toxicity in subsoil. **Soil Science Society American**, Madison, v. 50, p.28-34, 1986.

JENSEN, S.; BROADLEY, M.R.; ROBBRECHT, W.; SMETS, E. Aluminum hyperaccumulation in angiosperms: a review of its phylogenetic significance. **Botany Review**, Oxford, v.68, p.235-269, 2002.

JOHNSON JUNIOR, J.P.; CARVER, B.F.; BALIGAR, V.C. Expression of aluminum tolerance transferred from atlas 66 to hard winter wheat. **Crop Science**, Madison, v.37, p.103-108, 1997.

JONES, D.L.; KOCHIAN, L.V. Aluminum inhibition of the inositol 1,4,5-triphosphate signal transduction pathway in wheat roots: a role in aluminum toxicity? **The Plant Cell**, Rockville, v.7, n.11, p.1913-1922, 1995.

KERRIDGE, P.C.; DAWSON, M.D.; MOORE, D.P. Separation of degrees of aluminum tolerance in wheat. **Agronomy Journal**, Madison, v.63, p.586-590, 1971.

KHATIWADA, S.P.; SENADHIRA, D.; CARPENA, A.L.; ZEIGLER, S.R.; FERNANDEZ, P.G. Variability and genetics of tolerance for aluminum toxicity in rice (*Oryza sativa* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, Heidelberg, v.93, p.738-744, 1996.

KIDD, P.S.; LLUGANY, M.; POSCHENRIEDER, C.; GUNSE, B.; BARCELO, J. The role of root exudates in aluminum resistance and silicon-induced amelioration of aluminum toxicity in three varieties of maize (*Zea mays* L.). **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.52, p.1339-1352, 2001.

KIM, B.Y.; BAIER, A.C.; SOMERS, D.J.; GUSTAFSON, J.P. Aluminum tolerance in triticale, wheat and rye. **Euphytica**, Wageningen, v.120, p.329-327, 2001.

- KINRAIDE, T.B. Identify of the rhizotoxic aluminum species. **Plant and Soil**, Dordrecht, v.134, p. 167-178, 1991.
- KOCHIAN, L.V. Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants. **Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v.46, p.237-260, 1995.
- KOCHIAN, L.V.; HOEKENGA, O.A.; PINEROS, M.A. How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency. **Annual Review of Plant Physiology**, Palo Alto, v.55, p.459-493, 2004.
- KOCHIAN, L.V.; PENCE, N.S.; LETHAM, L.D.; PINEROS, M.A.; MAGALHÃES, J.V.; HOEKENGA, O.A.; GARVIN, D.F. Mechanisms of metal resistance in plants: aluminum and heavy metals. **Plant and Soil**, Dordrecht, v.247, p. 109-119, 2002.
- KOLLMEIER, M.; FELLE, H.H.; HORST, W.J. Genotypical differences in aluminum resistance of maize are expressed in the distal part of the transition zone. Is reduced basipetal auxin flow involved in inhibition of root elongation by aluminum? **Plant Physiology**, Rockville, v.122, p.945-956, 2000.
- KOYAMA, H.; TODA, T.; YOKOTA, S.; DAWAIR, Z.; HARA, T. Effects of aluminum and pH on root growth and cell viability in *Arabidopsis thaliana* strain Landsberg in hydroponic culture. **Plant and Cell Physiology**, Oxford, v.36, p.201-205, 1995.
- LAFEVER, H.H; CAMPBELL, L.G. Inheritance of aluminum tolerance in wheat. **Canadian Journal of Genetic and Cytology**, Ottawa, v.20, p.355-364, 1978.
- LAFEVER, H.H; CAMPBELL, L.G.; FOY, C.D. Differential response of wheat cultivars to aluminum. **Agronomy Journal**, Madison, v.69, n.4, p.563-568, 1977.
- LAGOS, M.B.; FERNANDES, M.I.; CAMARGO, C.E.O. Genetics and monosomic analysis of aluminum tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). **Revista Brasileira de Genética**, Brasília, v.14, p.1011-1020, 1991.
- LIU, K.; LUAN, S. Internal aluminum block of plant inward K⁺ channels. **The Plant Cell**, Rockville, v.13, p. 1453-1465, 2001.
- LOPES, M.A.; MAGNAVACA, R.; BAHIA FILHO, A.F.C.; GAMA, E.G. Avaliação de populações de milho e seus cruzamentos para tolerância à toxidez de alumínio em solução nutritiva. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.22, n.3, p.257-263, 1987.
- LUO, H.M; WATANABE, T.; SHINANO, T.; TADANO, T. Comparison of aluminum tolerance and phosphate absorption between rape (*Brassica napus* L.) and tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) in relation to organic acid exudation. **Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, v.45, p.897-907, 1999.
- LUO, M.C.; DVORAK, J. Molecular mapping of an aluminum tolerance locus on chromosome 4D of chinese spring wheat. **Euphytica**, Wageningen, v.91, p.31-35, 1996.

MA, J.F.; FURUKAWA, J. Recent progress in the research of external Al detoxification in higher plants: a minireview. **Journal of Inorganic Biochemistry**, New York, v.97, p.46-51, 2003.

MA, J.F.; RYAN, P.R.; DELHAIZE, E. Aluminum tolerance in plants and the complexing role of organic acids. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 6, p.273-278, 2001.

MAGALHÃES, J.V.; GARVIN, D.F.; WANG, Y.; SORRELLS, M.E.; KLEIN, P.E.; SCHAFFERT, R.E.; LI, L.; KOCHIAN, L.V. Comparative mapping of a major aluminum tolerance gene in Sorghum and other species in the Poaceae. **Genetics**, Bethesda, v.167, p.1905-1914, 2004.

MENOSSO, O.G. **Toxicidade do alumínio em soja: Tolerância de genótipos e mecanismos**. 1994. 113 f. Tese (Doutorado). Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1994.

MIFTAHUDIN, G.J.; GUSTAFSON, J.P. AFLP markers tightly linked to the aluminum-tolerance gene *Alt3* in rye (*Secale rye* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, Heidelberg, v.104, p.626-631, 2002.

MILACH, S.C.K. Avanços da biotecnologia na cultura da aveia. In: REUNIÃO DA COMISSÃO BRASILEIRA DE PESQUISA DE AVEIA, 2002, Passo Fundo. **Anais**. Passo Fundo, 2002. p.64-71.

MINELLA, E.; SORRELLS M.E. Aluminum tolerance in barley: genetic relationship among genotypes of diverse origin. **Crop science**, Madison, v.32, p.593-598, 1992.

MINELLA, E.; SORRELLS M.E. Inheritance and chromosome location of *Alp*, a gene controlling aluminum tolerance in Dayton barley. **Plant Breeding**, Berlin, v.116, p. 465-469, 1997.

MURPHY, J.P.; HOFFMAN, L.A. Origin, history and production of oat, In: MARSHALL, H.G.; SORRELLS, M.E (Co-ed.). **Oat Science and Technology**. Madison: Crop Science Society of American, 1992. p.1-28.

NGUYEN, V.T.; NGUYEN, B.D.; SARKARUNG, S.; MARTINEZ, C.; PATERSON, A.H.; NGUYEN, H.T. Mapping of genes conferring aluminum tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, Heidelberg, v.102, p.1002-1010, 2001.

NINAMANGO-CÁRDENAS, F.E. **Mapeamento de QTLs associados com a tolerância ao alumínio em milho (*Zea mays* L.)**. Jaboticabal: UNESP, 2000. Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual de São Paulo, Jaboticabal, 2000.

NODARI, R.O.; CARVALHO, F.I.F.; FEDERIZZI, L.C. Bases genéticas da herança do caráter tolerância ao cretamento em genótipos de trigo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.17, n.2, p.269-280, 1982.

OLIVEIRA, P.H. **Herança genética e mapeamento molecular da tolerância à toxicidade do alumínio em aveia**. 2002. 101 f. Tese (Doutorado) - Programa de Pós-

Graduação em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2002.

PANDEY, S.; CEBALHOS, H.; GRANADOS, G.; KNAPP, E. Genetics of tolerance to soil acidity in tropical maize. **Crop Science**, Madison, v.34, p.1511-1514, 1994.

PAVAN, M.A.; BINGHAM, F.T.; PRATT, P.F. Toxicity of aluminum to coffee in ultisoils and oxisols amended with CaCO_3 e $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$. **Soil Science of Society American Journal**, Madison, v.46, p.1201 – 1207, 1982.

POLLE, C.R.; KONZAK, C.F.; KITTRICK, J.A. Visual detection of aluminum tolerance levels in wheat by hematoxilin staining of seedling roots. **Crop Science**, Madison, v.18, p.823-827, 1978.

RIEDE, C.R.; ANDERSON, J.A. Linkage of RFLP markers to an aluminum tolerance gene in wheat. **Crop Science**, Madison, v.36, p.905-909, 1996.

RODRIGUEZ-MILLA, M.A.R.; BUTLER, E.; HUETE, A.R.; WILSON, C.F.; ANDERSON, O.; GUSTAFSON, J.P. Expressed sequence tag-based gene expression analysis under aluminum stress in rye. **Plant Physiology**, Rockville, v.130, p.1706-1716, 2002.

RYAN, P.R.; DELHAIZE, E.; JONES, D.L. Function and mechanism of organic anion exudation from plant roots. **Annual Review of Plant Physiology Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v.52, p. 527-560, 2001.

RYAN, P.R.; DELHAIZE, E.; RANDALL, P.J. Malate efflux from root apices and tolerance to aluminum are highly correlated in wheat. **Australian Journal of Plant Physiology**, Collingwood Victoria, v.22, p.531-536, 1995.

SAMAC, D.A.; TEFAYE, M. Plant improvement for tolerance to aluminum in acid soils – a review. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, Dordrecht, v. 75, p.189-207, 2003.

SÁNCHEZ-CHACÓN, C.D. **Herança da tolerância e sensibilidade à tolerância do alumínio em aveia (*Avena sativa* L.)**. 1998. 73f. Tese (Doutorado) - Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1998.

SÁNCHEZ-CHACÓN, C.D. FEDERIZZI, L.C.; MILACH, S.C.K.; TEIXEIRA, M.P. Variabilidade genética e herança da tolerância à toxicidade do alumínio em aveia. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.35, n.9, p. 1797-1808, 2000.

SHI, B.; CHOU, K.; HAUG, A. Aluminum impacts elements of the phosphoinositide signalling pathway in neuroblastoma cells. **Molecular and Celular Biochemistry**, Hingham, v.121, n.2, p.109-118, 1993.

SHUMAN, L.M.; WILSON, D.O.; DUNCAN, R.R. Screening wheat and sorghum cultivars for aluminum sensitivity at low aluminum levels. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v.16, p.2383-2395, 1993.

SIBOV, S.T.; GASPAR, M.; SILVA, M.J.; OTTO-BONI, L.M.M.; ARRUDA, A.P. Two genes control aluminum tolerance in maize: Genetic and molecular mapping analyses. **Genome**, Ottawa, v.42, p.475-485-2, 1999.

SIMMONS, C.R.; LITTS, J.C.; HUANG, N.; RODRIGUEZ, R.L. Structure of a rice beta-glucanase gene regulated by ethylene, cytokinin, wounding, salicylic-acid and fungal elicitors. **Plant Molecular Biology**, Dordrecht, v.18, p.33-45, 1992.

SIVAGURU M.; HORST, W.J. The distal part of the transition zone is the most aluminum-sensitive apical root zone of maize. **Plant Physiology**, Rockville, v.116, p.155-163, 1998.

SIVAGURU, M.; FUJIWARA, T.; SAMAJ, J.; BALUSKA, F.; YANG, Z.; OSAWA, H.; MAEDA, T.; MORI, T.; VOLKMANN, D.; MATSUMOTO, H. Aluminum-induced 1-3-*B-D*-Glucan inhibits cell-to-cell trafficking of molecules through plasmodesmata. A new mechanism of aluminum toxicity in plants. **Plant Physiology**, Rockville, v.2, p.991-1006, 2000.

SIVAGURU, M.; PALIWAL, K. Differential aluminum tolerance in some tropical rice cultivars: I. Growth performance. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v.16, p.1705-1716, 1993.

STEEL, R.G.D.; TORRIE, J.H. **Principles and procedures of statistics**. 2.ed. New York: McGraw-Hill, 1980. 633p.

STRICKBERGER, M.W. **Genetics**. 2. ed. New York: Macmillan, 1976. 914p.

TABUCHI, A.; MATSUMOTO, H. Changes in cell-wall properties of wheat (*Triticum aestivum*) roots during aluminum-induced growth inhibition. **Physiologia Plantarum**, Oxford, v. 112, p.353-358, 2001.

TANG, Y.; SORRELS, M.E.; KOCHIAN, L.V.; GARVIN, D.G. Identification of RFLP markers linked to the barley aluminum tolerance gene *Alp*. **Crop Science**, Madison, v.40, p.778-782, 2000.

TAYLOR, G.J. Overcoming barriers to understanding the cellular basis of aluminum resistance. **Plant and Soil**, Dordrecht, v.171, p.89-103, 1991.

TERAOKA, T.; KANEK, M.; MORI, S.; YOSHIMURA, E. Aluminum rapidly inhibits cellulose synthesis in roots of barley and wheat seedlings. **Plant Physiology**, Rockville, v.159, p.17-23, 2002.

TODA, T.; KOYAMA, H.; HORI, T.; HARA, T. Aluminum tolerance of *Arabidopsis thaliana* under hydroponic and soil culture conditions. **Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, v.45, p.419-425, 1999.

VILLAGARCIA, M.R.; CARTER, T.E.; RUFTY, T.W.; NIEWOEHNER, A.S.; JENNETTE, M.W.; ARRELLANO, C. Genotypic rankings for aluminum tolerance of soybean roots grown in hydroponics and sand culture. **Crop Science**, Madison, v.41, p.1499-1507, 2001.

WAGNER C.W. **Herança da tolerância à toxicidade do alumínio em aveia**. 1999. 62 f. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia - Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1999.

WATANABE, T.; OSAKI, M. Mechanisms of adaptation to high aluminum condition in native plant species growing in acid soils – A review. **Communication in Soil Science and Plant Analysis**, New York, v. 33, p. 1247-1260, 2002.

YAMAMOTO, Y.; KOBAYASHI, Y.; DEVI, S.R.; RIKIISHI, S.; MATSUMOTO, H. Aluminum toxicity is associated with mitochondrial dysfunction and the production of reactive oxygen species in plant cells. **Plant Physiology**, Rockville, v.128, p.63-72, 2002.

YAMAMOTO, Y.; KOBAYASHI, Y.; MATSUMOTO, H. Lipid peroxidation is early symptom triggers by aluminum, but not the primary cause of elongation inhibition in pea roots. **Plant Physiology**, Rockville, v.125, p.199-208, 2001.

YAN, F.; SCHUBERT, S. Soil pH changes after application of plant shoot materials of faba bean and wheat. **Plant and Soil**, Dordrecht, v.220, p.279-287, 2000.

ZANATTA, A.C.A.; MUNDSTOCK, C.M. Efeito de níveis de fósforo e alumínio sobre estruturas vegetativas do sistema aéreo de trigo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.26, n.9, p.1365-1379, 1991.

ZANGH, G.; HODDINOT, J.; TAYLOR, G.J. Characterization of 1,3-B-D-glucan (callose) synthesis in roots of *Triticum aestivum* in response to aluminum. **Plant Physiology**, Rockville, v.144, n.3, p.229-234, 1994.

ZHANG, W.H.; RYAN, P.R.; TYERMAN, S.D. Malate-permeable channels and cation channels activated by aluminum in the apical cells of wheat roots. **Plant Physiology**, Rockville, v.125, p.1459-1472, 2001.

8. APÊNDICES

Apêndice 1. Dados de referência dos genitores UFRGS 17 e UFRGS930598-6, para os diversos caracteres envolvidos neste trabalho.

Caráter	UFRGS 17	UFRGS 930598-6
Recrescimento da raiz principal (cm)	2,29	0,26
Estatura de planta (cm)	112,4	100,6
Comprimento da panícula (cm)	19,2	20,14
Número de nós da panícula	5,1	4,7
Peso da panícula (g)	3,93	2,77
Dias semeadura ao florescimento (dias)	102	111
Hábito de crescimento	semi-prostrado (5)	prostrado (7)
Pilosidade	presente	ausente
Tipo de panícula	compacta	laxa

Apêndice 2. Laudo de análise de solo para os experimentos 1 e 2, realizados na área experimental do CNPT-Embrapa, Passo Fundo – RS.

Experimento	Argila	pH	Índice	P	K	M.O.	Al _{troc.}
	(%)	H ₂ O	SMP	mg/dm ³	mg/dm ³	(%)	cmolc/dm ³
1	>56	4,3	5,2	13	134	2,8	4,1
2	>56	4,7	5,6	9,6	157	2,7	1,7

Experimento	Ca _{troc.}	Mg _{troc.}	Al + H	CTC	% SAT da CTC	
	cmolc/dm ³	cmolc/dm ³	cmolc/dm ³	cmolc/dm ³	BASES	Al
1	0,8	0,6	10,9	12,7	14	32,3
2	2,6	1,3	6,9	11,2	38	15,1

Experimento	RELAÇÕES			S	Zn	Cu	B	Mn
	Ca/Mg	Ca/K	Mg/K	mg/dm ³	mg/dm ³	mg/dm ³	mg/dm ³	mg/dm ³
1	1,3	2,3	1,7	6,1	0,8	2,3	0,5	19
2	2,0	6,0	3,2	6,9	0,4	1,7	0,5	20

Argila determinada pelo método do densímetro; pH em água 1:1; Pe K determinados pelo método Mehlich I; M.O. por digestão úmida, Ca, Mg, Al, Mn e Na trocáveis extraídos com KCl 1 mol L⁻¹; S-So₄ extraído com CaHPO₄ 500 mg L⁻¹ de P; Zn e Cu extraídos com HCl 0,1 mol L⁻¹; B extraído com água quente.

Apêndice 3. Distribuição de frequência para o ciclo vegetativo (dias), estatura de plantas (cm) e rendimento de grãos (kg/ha), das linhagens recombinantes sensíveis e tolerantes ao alumínio tóxico, avaliadas em um ambiente sem alumínio no solo. EEA-UFRGS, 2004.

Ciclo vegetativo (dias)			Estatura de plantas (cm)			Rendimento de grãos (kg/ha)		
Classe	Freq.	Freq. (%)	Classe	Freq.	Freq. (%)	Classe	Freq.	Freq. (%)
104 – 105	7	4,29	74 – 78	2	1,23	3250 – 3450	2	1,23
106 – 107	12	7,36	79 – 82	7	4,29	3451 – 3650	4	2,47
108 – 109	32	19,63	83 – 86	11	6,75	3651 – 3850	11	6,79
110 – 111	37	22,70	87 – 90	11	6,75	3851 – 4050	14	8,65
112 – 113	36	22,08	91 – 94	13	7,98	4051 – 4250	18	11,11
114 – 115	22	13,50	95 – 98	16	9,82	4251 – 4450	17	10,49
116 – 117	11	6,75	99 – 102	36	22,08	4451 – 4650	22	13,58
118 – 119	4	2,45	103 – 106	24	14,72	4651 – 4850	23	14,20
120 – 121	1	0,62	107 – 110	18	11,04	4851 – 5050	21	12,96
122 – 123	0	0	111 – 114	14	8,59	5051 – 5250	16	9,88
124 – 125	1	0,62	115 – 118	6	3,68	5251 – 5450	5	3,08
-	-	-	119 – 122	4	2,45	5451 – 5650	5	3,09
-	-	-	123 – 126	1	0,62	5651 – 5850	4	2,47

Freq. = Frequência

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)