

HERANÇA DA TOLERÂNCIA À TOXIDEZ DE ALUMÍNIO EM ARROZ BASEADA EM ANÁLISES DE MÉDIAS E VARIÂNCIAS¹

REINALDO DE PAULA FERREIRA², CARLOS SIGUEYUKI SEDIYAMA³, COSME DAMIÃO CRUZ⁴ e MARLENE SILVA FREIRE⁵

RESUMO - Com o objetivo de estudar a herança da tolerância à toxidez de Al em arroz, baseado em médias e variâncias, realizou-se o cruzamento de uma cultivar tolerante, Guaporé, com uma sensível, IAC 899. Os progenitores, as gerações F_1 e F_2 , e os retrocruzamentos para ambos os pais foram avaliados na concentração de 20 ppm de Al, medindo-se, após 10 dias de crescimento em solução nutritiva, o caráter comprimento da raiz seminal primária. Os resultados evidenciam que a tolerância causada pela toxidez de Al em arroz comportou-se como um caráter quantitativo. As médias dos F_{1s} , F_{2s} , RC_{1s} e RC_{2s} foram semelhantes à do progenitor tolerante, indicando a dominância da alta tolerância à toxidez causada pelo Al. Os efeitos genéticos mais importantes na determinação do caráter comprimento da raiz seminal primária foram a média e o efeito gênico aditivo. As interações epistáticas aditiva x aditiva, aditiva x dominante e dominante x dominante influíram 16,83% na determinação total das médias das gerações utilizadas; entretanto, ao transformar os dados para a escala logarítmica a influência da epistasia foi reduzida para 13,28%. Com a referida transformação, o modelo aditivo-dominante foi suficiente para explicar as variações no caráter estudado.

Termos para indexação: *Oryza sativa*, cruzamentos, solução nutritiva, raiz, efeito gênico.

GENETIC HEREDITY STUDY OF ALUMINUM TOXICITY TOLERANCE IN RICE BASED ON THE MEANS AND VARIANCES ANALYSIS

ABSTRACT - An Al toxicity tolerant rice cultivar, Guaporé, was crossed with a sensitive, IAC 899, to study the genetic heredity of Al tolerance in rice. The root length character was evaluated for parents and for the generations as well as the F_1 and F_2 , and backcrosses for both parents, after 10 days growing in 20 ppm Al nutritive solution. The results showed that tolerance to Al toxicity in rice performed as a quantitative character. The means of F_{1s} , F_{2s} , RC_{1s} and RC_{2s} were similar to the tolerant parent, showing the dominance of the high tolerance to toxicity caused by Al. The most important genetic effects to determine root length were the means and the additive effect. The epistatic interactions additive x additive, additive x dominant and dominant x dominant explain 16.83% of the observed means for the generations utilized. However, with the logarithmic transformation the epistasis effect was reduced to 13.28%, allowing the use of the additive-dominant genetic model to explain the variation observed on the character studied.

Index terms: *Oryza sativa*, root, backcrosses, nutritive solution, genetic effect.

¹ Aceito para publicação em 12 de novembro de 1996.

² Eng.Agr., Dr., Embrapa-Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAP), Caixa Postal 179, CEP 74001-970 Goiânia, GO.

³ Eng.Agr., Ph.D., Prof. Titular, Dep. de Fitotecnia, Univ. Fed. de Viçosa (UFV), CEP 36570-000 Viçosa, MG.

⁴ Eng.Agr., Dr., Prof. Titular, Dep. de Biologia Geral, UFV.

⁵ Eng^a.Agr^a., Ph.D., Embrapa-CNPAP.

INTRODUÇÃO

A toxidez de Al ocorre em solos ácidos, sendo um dos fatores limitantes à cultura de arroz de sequeiro (Tanaka & Yoshida, 1970). O Al pode afetar a absorção de água e de nutrientes pelas raízes da planta de arroz por meio da redução do comprimento total e/ou da redução da absorção de água e nutrientes por unidade de comprimento da raiz. Em condições de seca, as plantas sensíveis ao Al mostram efeitos marcantes de estresse em relação às tolerantes, devido ao sistema radicular superficial e pouco desenvolvido (International Rice Research Institute, 1980).

A opção que tem sido considerada mais promissora para contornar este problema é a exploração do potencial genético das cultivares, sabendo-se que espécies e cultivares diferem amplamente quanto à tolerância ao excesso de Al (Foy, 1974).

O objetivo principal deste trabalho foi o de realizar um estudo genético da herança da tolerância à toxidez de Al, pela análise de gerações.

MATERIAL E MÉTODOS

Neste experimento foram avaliados os pais, as gerações F₁ e F₂ do cruzamento envolvendo os progenitores tolerante ‘Guaporé’ e sensível ‘IAC 899’ à toxidez de alumínio, bem como os retrocruzamentos para ambos. Os pais e os F_{1s} foram representados por 20 plantas, enquanto os F_{2s} e os retrocruzamentos por 120 e 50 plantas, respectivamente. O delineamento experimental adotado foi o inteiramente casualizado, com três repetições.

Inicialmente, as sementes, após serem tratadas com Vitavax e Thiram para controle de fungos, foram colocadas para germinar em rolos de papel umedecidos com água destilada, permanecendo no germinador durante 70 horas, a 25°C e 100% de umidade relativa até a radícula alcançar aproximadamente 3 cm.

Posteriormente, plântulas uniformes, após medir-se o comprimento inicial da raiz, foram transferidas para caixas de plástico com as seguintes dimensões: 37 cm de comprimento, 30 cm de largura e 14 cm de altura. Cada caixa continha 15 L de solução nutritiva (Tabela 1), cuja composição química foi uma modificação da proposta por Furlani & Hanna (1984). Utilizou-se a concentração de 20 ppm de Al por ser este nível considerado crítico para estudos genéticos em arroz e por permitir a melhor discriminação genotípica entre os materiais avaliados, conforme evidenciado por Ferreira (1995).

Para a sustentação das plântulas no recipiente com solução nutritiva foram empregadas chapas de acrílico perfuradas. Em cada perfuração, acomodou-se uma plântula, cuja radícula alcançou a solução nutritiva, através da perfuração.

No período de crescimento, de dez dias, corrigiu-se diariamente o pH da solução nutritiva para 4,0, com adição de HCl 0,5 M, ou NaOH 0,5 M. Nesse período, a temperatura diurna na câmara de crescimento foi de 27±1°C e a noturna de 24±1°C, a umidade relativa diurna foi próxima de 80% e a noturna de 100%. O fotoperíodo foi de 12 horas, com uma densidade de fluxo de fótons de 800 µE/m²/segundo, fornecidos por lâmpadas fluorescentes e incandescentes.

Após os dez dias, avaliou-se o caráter comprimento da raiz seminal primária, por ser este o principal indicador da tolerância à toxidez de Al em plântulas de arroz (Ferreira, 1995).

Os estudos genéticos sobre a herança da tolerância à toxidez de Al, com base em médias e variâncias, foram feitos pelo método de Mather & Jinks (1984).

TABELA 1 . Composições das soluções-estoques e da solução nutritiva usadas para avaliação de plantas de arroz de diferentes gerações, quanto à tolerância ao Al.

Nº	Solução-estoque		Volume (mL) da solução-estoque/L da solução nutritiva	Solução nutritiva	
	Componente	Concentração (g/L)		Componente	Concentração (ppm)
1	Mg(NO ₃) ₂ .6H ₂ O	142,4	0,28	Ca	30,0
2	KH ₂ PO ₄	17,6	0,05	K	18,0
3	Ca(NO ₃) ₂ .4H ₂ O	270,0	0,66	Mg	3,8
	NH ₄ NO ₃	33,8		NO	32,0
4	FeSO ₄ .7H ₂ O	24,9	0,33	NH	4,0
	Na ₂ EDTA	29,6		P	0,2
5	KCl	18,6	0,46	B	0,11
	KNO ₃	24,6		Fe	1,65
	K ₂ SO ₄	44,0		Mn	0,21
6	MnCl ₂ .4H ₂ O	2,34	0,33	Mo	0,03
	H ₃ BO ₃	2,04		Zn	0,10
	CuSO ₄ .5H ₂ O	0,20		Cu	0,01
	ZnSO ₄ .7H ₂ O	1,41		Al	20,0
	Na ₂ MoO ₄ .2H ₂ O	0,26			
7	AlCl ₃ .6H ₂ O	89,48	2,00		

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os resultados obtidos para o caráter comprimento da raiz seminal primária, na concentração de 20 ppm de Al, sem e com transformação logarítmica, encontram-se na Tabela 2. A transformação logarítmica foi utilizada em função de estudos prévios (Ferreira, 1995), baseados em análise dialética, terem indicado que por meio desta transformação o modelo aditivo-dominante seria suficiente para explicar as variações nesse

caráter. Assim, espera-se que pela análise de gerações também seja possível detectar pequena influência de efeitos epistáticos sobre a característica estudada, após a transformação dos dados experimentais.

A análise dos resultados do cruzamento da cultivar Guaporé com a IAC 899, mostra que a tolerância à toxidez de Al em arroz comportou-se como um caráter quantitativo (Tabela 2). As médias dos F_{1s} , F_{2s} , RC_{1s} e RC_{2s} foram próximas do progenitor tolerante, indicando a dominância da alta tolerância à toxidez causada pelo Al. Observa-se alta variância relativa à cultivar Guaporé. Mas ao transformar os dados para escala logarítmica, as variâncias relativas aos progenitores ficaram próximas entre si; a maior variância foi observada na população F_2 , como era de se esperar.

TABELA 2 . Número total de plantas (NPL), médias, variâncias ($\hat{\sigma}^2$) e variâncias das médias [$\hat{v}(\hat{m})$] do caráter comprimento da raiz seminal primária, obtidos dos dados com e sem transformação logarítmica, de diferentes populações de arroz após desenvolvimento e avaliação em solução nutritiva contendo 20 ppm de Al.

População ¹	NPL	Sem transformação			Com transformação		
		Média	$\hat{\sigma}^2$	$\hat{v}(\hat{m})$	Média	$\hat{\sigma}^2$	$\hat{v}(\hat{m})$
P ₁	60	0,960	0,193	0,003	0,6484	0,0500	0,0008
P ₂	60	7,622	3,476	0,058	2,1296	0,0525	0,0009
F ₁	60	5,608	0,806	0,013	1,8790	0,0196	0,0003
F ₂	360	5,373	3,191	0,009	1,8033	0,1151	0,0003
RC ₁	150	4,051	1,504	0,100	1,5841	0,0819	0,0005
RC ₂	150	5,161	1,249	0,008	1,8018	0,0329	0,0002

¹P₁ (IAC 899), P₂ (Guaporé), RC₁ (F₁ x IAC 899), RC₂ (F₁ x Guaporé).

As estimativas das variâncias fenotípica, genotípica, aditiva, devido à dominância e de ambiente, das herdabilidades no sentido amplo e restrito, do grau médio de dominância e do número de genes do caráter comprimento da raiz seminal primária, sem e com transformação logarítmica, são apresentadas na Tabela 3. Sem transformação logarítmica, a variância devido à dominância do caráter comprimento da raiz, apresentou estimativa negativa. Entretanto, quando transformada, atingiu valor próximo de zero. Consta-se também que a estimativa de herdabilidade no sentido amplo foi menor que no sentido restrito. O grau médio de dominância não pôde ser computado, porque a estimativa da variância devido à dominância foi negativa, e a estimativa do número de genes que controlam o caráter comprimento da raiz pode não refletir o verdadeiro valor paramétrico, pois o método para a sua obtenção admite ausência de ligação gênica, supõe que todos os loci tenham efeitos iguais e que os progenitores sejam contrastantes (Cruz & Regazzi, 1994).

TABELA 3 . Estimativa da variância fenotípica, genotípica, aditiva, devido à dominância e de ambiente, das herdabilidades no sentido amplo e restrito, do grau médio de dominância e do número de genes do caráter comprimento da raiz seminal primária, sem (CR) e com transformação logarítmica (Log. CR), na concentração de 20 ppm de Al.

Parâmetro	CR	Log. CR
Var. fenotípica	3,1912	0,1150
Var. genotípica	1,8711	0,0796
Var. aditiva	3,6288	0,1163
Var. dev. domin.	-1,7577	-0,0367
Var. de ambiente	1,3201	0,0354
Herdabilidade ampla (%)	58,63	69,20
Herdabilidade restrita (%)	113,75	101,06
Grau médio de domin.	¹	¹
Número de genes	4	6

¹ Resultado não computado, porque a estimativa da variância devido à dominância foi negativa.

As estimativas do ganho esperado com a seleção do caráter comprimento da raiz seminal primária, sem e com transformação logarítmica, são apresentadas na Tabela 4. Observa-se que os maiores ganhos, em porcentagem, foram preditos quando não se fez a transformação logarítmica, já que, neste caso, obteve-se maior estimativa da herdabilidade no sentido restrito.

As estimativas e a significância da hipótese de nulidade de cada parâmetro do modelo completo para o caráter comprimento da raiz seminal primária, sem e com transformação logarítmica, encontram-se na Tabela 5. Nesses dois casos, a média foi o parâmetro que obteve a maior estimativa, e o efeito gênico devido à dominância, a maior variância. Quando feita a transformação logarítmica dos dados, as estimativas do efeito gênico devido à dominância, e da interação epistática dominante x dominante, foram os únicos a não diferirem significativamente de zero, a 5% de probabilidade, pelo teste t. Os demais parâmetros, sem e com transformação logarítmica, diferiram significativamente de zero.

TABELA 4. Predição de ganhos por seleção do caráter comprimento da raiz seminal primária, sem (CR) e com transformação logarítmica (Log. CR), na concentração de 20 ppm de Al.

Parâmetro	CR	Log. CR
Número de indivíduos selecionados	72	72
Média original da F ₂	5,37	1,80
Média dos indivíduos selecionados	7,83	2,17
Diferencial de seleção	2,46	0,37
Ganho por seleção	2,80	0,37
Ganho por seleção (%)	52,11	20,66
Média predita para o 1 ^a ciclo após seleção	8,17	2,18

TABELA 5. Teste de significância da nulidade de modelos completos dos parâmetros genéticos obtidos das médias de seis gerações (P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁, RC₂) de plantas de arroz do caráter comprimento da raiz seminal primária, sem (CR) e com transformação logarítmica (Log. CR), na concentração de 20 ppm de Al.

Parâmetro ¹	CR			Log. CR		
	Estimativa	Variância	t	Estimativa	Variância	t
m	7,3594	0,2305	15,33*	1,8306	0,0086	19,76*
a	-3,3308	0,0153	-26,94*	-0,7406	0,0004	-35,83*
d	-6,1954	1,3792	-5,27*	-0,1574	0,0520	-0,69ns
aa	-3,0686	0,2153	-6,61*	-0,4416	0,0081	-4,89*
ad	4,4435	0,1346	12,11*	1,0457	0,0047	15,18*
dd	4,4443	0,5504	5,99*	0,2058	0,0203	1,44ns

¹ m = média das linhagens homozigóticas derivadas de F₂; a = medida do efeito gênico aditivo; d = medida dos desvios da dominância, aa = medida das interações ativo x aditivo; ad = medida das interações aditivo x dominante; dd = medida das interações dominante x dominante.

* Significativo a 5% de probabilidade ; ns = não-significativo.

Apesar de a decomposição apresentada na Tabela 6 não ser ortogonal, a medida denotada por R² pode ser utilizada com a finalidade de dar idéia da importância de um particular efeito genético sobre a variabilidade disponível para o caráter estudado. Assim, conclui-se que os efeitos genéticos mais importantes na determinação do caráter comprimento da raiz seminal primária, na presença de 20 ppm de Al, foram a média (19,34%) e o efeito gênico aditivo (59,74%); o efeito devido à dominância foi o de menor importância (2,29%). Este fato evidencia a possibilidade de obtenção de materiais homozigóticos superiores, a partir de seleção nas populações derivadas de F₂, e que os ganhos nos ciclos de seleção serão satisfatórios, uma vez que o componente de natureza aditiva é de elevada magnitude. Ainda na Tabela 6, evidencia-se que as interações epistáticas aditiva x aditiva, aditiva x dominante e dominante x dominante influíram 18,63% na determinação das médias das gerações utilizadas. Entretanto, ao transformar os dados para escala logarítmica, a influência da epistasia reduziu-se para 13,28%, sugerindo que o modelo aditivo-dominante é suficiente para explicar as

variações neste caráter, conforme avaliações feitas por Ferreira (1995), adotando os critérios estabelecidos por Hayman (1954).

Mesmo que o uso do modelo genético completo para descrever as médias da geração seja de grande importância para o conhecimento mais abrangente das causas e magnitudes dos componentes genéticos que controlam o caráter, deve-se também avaliar o modelo reduzido aditivo-dominante que, além de mais simples, tem sido rotineiramente utilizado no melhoramento para prover as informações indispensáveis na avaliação da eficiência de métodos empregados e do êxito dos mesmos.

TABELA 6 . Decomposição não-ortogonal da soma de quadrados de parâmetros (m, a, d, aa, ad, dd), pelo método de eliminação de Gauss do caráter comprimento da raiz seminal primária, sem (CR) e com transformação logarítmica (Log. CR), na concentração de 20 ppm de Al.

Fonte de variação ¹	CR		Log. CR	
	SQ	R ² (%)	SQ	R ² (%)
m/a, d, aa, ad, dd	234,9232	19,34	390,6625	20,23
a/m, d, aa, ad, dd	725,8071	59,74	1.283,7382	66,47
d/m, a, aa, ad, dd	27,8304	2,29	0,4783	0,02
aa/m, a, d, ad, dd	43,7435	3,60	23,9325	1,24
ad/m, a, d, aa, dd	146,7801	12,08	230,4430	11,93
dd/m, a, d, aa, ad	35,8859	2,95	2,0914	0,11
Total	1.214,9702	100,00	1.931,3459	100,00

¹ m = média das linhagens homozigóticas derivadas de F₂; a = medida do efeito gênico aditivo; d = medida dos desvios da dominância, aa = medida das interações ativo x aditivo; ad = medida das interações aditivo x dominante; dd = medida das interações dominante x dominante.

As estimativas e a significância da hipótese de nulidade de cada parâmetro do modelo reduzido aditivo-dominante do caráter comprimento da raiz seminal primária, sem e com transformação logarítmica, são apresentadas na Tabela 7. Nesses dois casos, a média foi o parâmetro que obteve a maior estimativa; o efeito gênico devido à dominância, a maior variância; e todos os parâmetros estimados diferiram significativamente de zero, a 5% de probabilidade, pelo teste t.

A avaliação da adequação do modelo pode ser feita pela correlação entre as médias observadas e os valores estimados a partir da equação $\hat{y}_e = x\hat{\beta}$. Essas estatísticas são apresentadas na Tabela 8, onde se verifica que o modelo aditivo-dominante possibilita a obtenção de médias preditas que se correlacionam com as médias observadas em magnitude de 0,95, o que equivale a uma determinação de 90%, para os dados em que se fez a transformação logarítmica. Para os não-transformados, a determinação alcançou 85%.

Pela Tabela 9, conclui-se que o uso do modelo genético aditivo-dominante é satisfatório para explicar o comportamento da média das gerações para o caráter comprimento de raiz seminal primária, e que a variabilidade aditiva presente em F₂ é relativamente superior à atribuída aos desvios da dominância.

TABELA 7. Teste de significância da nulidade de modelos menos parametrizados dos parâmetros genéticos, obtidos das médias de seis gerações (P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁, RC₂) de plantas de arroz do caráter comprimento da raiz seminal primária, sem (CR) e com transformação logarítmica (Log. CR), na concentração de 20 ppm de Al.

Parâmetro ¹	CR			Log. CR		
	Estimativa	Variância	t	Estimativa	Variância	t
m	3,5587	0,0068	43,00*	1,4220	0,0003	85,97*
a	-2,4484	0,0066	-30,20*	-0,5381	0,0003	-33,31*
d	2,3042	0,0228	15,24*	0,4860	0,0007	17,80*

¹ m = média das linhagens homozigóticas derivadas de F₂; a = medida do efeito gênico aditivo; d = medida dos desvios da dominância.

* Significativo a 5% de probabilidade.

TABELA 8. Médias observadas e estimadas de plantas de seis gerações (P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁, RC₂) de arroz do caráter comprimento da raiz seminal primária, sem (CR) e com transformação logarítmica (Log. CR), na concentração de 20 ppm de Al.

População ¹	CR		Log. CR	
	Média observada	Média estimada	Média observada	Média estimada
P ₁	0,96	1,11	0,65	0,88
P ₂	7,62	6,01	2,13	1,96
F ₁	5,61	5,86	1,88	1,91
F ₂	5,37	4,71	1,80	1,66
RC ₁	4,05	3,49	1,58	1,39
RC ₂	5,16	5,93	1,80	1,93
r(y _{obs} , y _{est})	0,92		0,95	
R ²	0,85		0,90	

¹ P₁ (IAC 899), P₂ (Guaporé), RC₁ (F₁ x IAC 899), RC₂ (F₁ x Guaporé).

TABELA 9. Decomposição não-ortogonal da soma de quadrados de parâmetros (m, a, d) pelo método de eliminação de Gauss do caráter comprimento da raiz seminal primária, sem (CR) e com transformação logarítmica (Log. CR), na concentração de 20 ppm de Al.

Fonte de variação ¹	CR		Log. CR	
	SQ	R ² (%)	SQ	R ² (%)
m/a, d	1.849,0102	61,77	7.391,3594	83,82
a/m, d	912,0906	30,47	1.109,9261	12,59
d/m, a	232,3435	7,76	316,8313	3,59
Total	2.993,4443	100,00	8.818,1168	100,00

¹ m = média das linhagens homozigóticas derivadas de F₂; a = medida do efeito gênico aditivo; d = medida dos desvios da dominância.

CONCLUSÕES

1. A tolerância à toxidez de Al em arroz comporta-se como um caráter quantitativo.
2. Os efeitos genéticos mais importantes na determinação do caráter comprimento da raiz seminal primária são a média e o efeito gênico aditivo.
3. Ao transformar os dados relativos ao caráter comprimento da raiz seminal primária para a escala logarítmica, a importância relativa da epistasia na determinação dos valores genotípicos é reduzida.

REFERÊNCIAS

- CRUZ, C.D.; REGAZZI, A.J. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. Viçosa, MG: UFV, 1994. 390p.
- FERREIRA, R.P. **Análises biométricas da tolerância do arroz (*Oryza sativa* L.) à toxidez de alumínio**. Viçosa, MG: UFV, 1995. 123p. Tese de Doutorado.
- FOY, C.D. Effects of aluminum on plant growth. In: CARSON, E.W. (Ed.). **The plant root and its environment**. Charlottesville: Univ. Press of Virginia, 1974. p.601-642.
- FURLANI, P.R.; HANNA, L.G. Avaliação da tolerância de plantas de arroz e milho ao alumínio em solução nutritiva. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v.8, p.205-208, 1984.
- HAYMAN, B.I. The theory and analysis of crosses. **Genetics**, v.39, p.789-790, 1954.
- INTERNATIONAL RICE RESEARCH INSTITUTE. **Annual Report for 1979**. [S.l.]: 1980. p.85-104.

MATHER, F.R.S.; JINKS, F.R.S. **Introdução à genética biométrica**. Ribeirão Preto, Sociedade Brasileira de Genética, 1984. 242p.

TANAKA, A.; YOSHIDA, S. **Nutritional disorders of the rice plant in Asia**. Los Baños: International Rice Research Institute, 1970. 51p. (Technical Bulletin, 10).