UNIVERSIDADE ESTADUAL DE PONTA GROSSA
SETOR DE ENGENHARIAS, CIÊNCIAS AGRÁRIAS E DE TECNOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

ANDERSON CARLOS FINGER

TOLERÂNCIA AO ALUMÍNIO EM TRIGO: PROSPECÇÃO DE VARIABILIDADE GENÉTICA, AÇÃO GÊNICA E ARQUITETURA DA HERANÇA

PONTA GROSSA
2026

ANDERSON CARLOS FINGER

TOLERÂNCIA AO ALUMÍNIO EM TRIGO: PROSPECÇÃO DE VARIABILIDADE GENÉTICA, AÇÃO GÊNICA E ARQUITETURA DA HERANÇA

Tese apresentada para obtenção do título de Doutor em Agronomia na Universidade Estadual de Ponta Grossa, Área de Fitotecnia e Fitossanidade.

Orientador: Prof. Dr. Rodrigo Rodrigues Matiello

PONTA GROSSA

2026

Finger, Anderson Carlos
F497 Tolerância ao alumínio em trigo: prospecção de variabilidade genética, ação gênica e arquitetura da herança / Anderson Carlos Finger. Ponta Grossa, 2026.
88 f.

Tese (Doutorado em Agronomia - Área de Concentração: Fitotecnia e Fitossanidade), Universidade Estadual de Ponta Grossa.

Orientador: Prof. Dr. Rodrigo Rodrigues Matiello.

1. Triticum aestivum l.. 2. Estresse abiótico. 3. Capacidade de combinação. 4. Aditividade. 5. Solução mínima. I. Matiello, Rodrigo Rodrigues. II. Universidade Estadual de Ponta Grossa. Fitotecnia e Fitossanidade. III.T.

CDD: 633.15

Ficha catalográfica elaborada por Maria Luzia Fernandes Bertholino dos Santos- CRB9/986

ANDERSON CARLOS FINGER

“TOLERÂNCIA AO ALUMÍNIO EM TRIGO: PROSPECÇÃO DE VARIABILIDADE GENÉTICA, AÇÃO GÊNICA E ARQUITETURA DA HERANÇA”.

Tese apresentada para obtenção do título de Doutor em Agronomia na Universidade Estadual de Ponta Grossa, Área de Fitotecnia e Fitossanidade.

Ponta Grossa, 27 de julho de 2026.

Documento assinado digitalmente
gov.br
RODRIGO RODRIGUES MATIELLO
Data: 28/07/2026 10:17:23-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Prof. Dr. Rodrigo Rodrigues Matiello
Doutor em Agronomia
Universidade Estadual de Ponta Grossa

Documento assinado digitalmente
gov.br
SILVANA OHSE
Data: 28/07/2026 22:51:11-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Profa. Dra. Silvana Ohse
Doutor em Agronomia
Universidade Estadual de Ponta Grossa

Documento assinado digitalmente
gov.br
EDUARDO FAVERO CAIRES
Data: 28/07/2026 12:23:47-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Prof. Dr. Eduardo Fávero Caires
Doutor em Agronomia
Universidade Estadual de Ponta Grossa

Documento assinado digitalmente
gov.br
MARIA TERESA GOMES LOPES
Data: 28/07/2026 10:28:08-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Profa. Dra. Maria Teresa Gomes Lopes
Doutor em Agronomia
Universidade Federal do Amazonas

Documento assinado digitalmente
gov.br
JOSE RAULINDO GARDINGO
Data: 28/07/2026 20:36:28-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Prof. Dr. José Raulindo Gardingo
Doutor em Agronomia
Universidade Estadual de Ponta Grossa

Aos meus pais, minhas raízes e minha inspiração.
Por me ensinaram a olhar para o alto
sem jamais esquecer de onde vim,
dedico esta conquista com eterna gratidão.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, pelo dom da vida, pelas oportunidades concedidas e pela força espiritual que me guiou e sustentou a cada novo dia ao longo desta caminhada.

À Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG) e, em especial, ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia, pela estrutura e oportunidade de formação acadêmica. Estendo minha gratidão a todos os docentes e funcionários que, direta ou indiretamente, contribuíram para a viabilização e realização deste trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos, recurso fundamental para o desenvolvimento e a consolidação desta pesquisa.

Ao Prof. Dr. Rodrigo Rodrigues Matiello, pela idealização deste projeto, pela confiança depositada em meu trabalho e pela brilhante orientação. Agradeço por todo o apoio, ensinamentos e pelo exemplo de dedicação à pesquisa científica.

Aos meus pais, Artêmio e Leonida, e à minha irmã, Andréia, por serem minhas maiores referências de amor, honestidade e perseverança. Obrigado pelo apoio incondicional, pelo incentivo nos momentos mais desafiadores e por acreditarem no meu sonho desde o primeiro momento. Esta vitória é nossa.

Aos meus avôs, Arnaldo e Werno (*in memoriam*), e às minhas avós, Maria Erna e Meda, pelos exemplos de vida, humildade e sabedoria. Trago no coração a gratidão por todo o carinho, amor e ensinamentos transmitidos ao longo dos anos.

À minha namorada, Rosane Haupt, pelo amor, paciência e companheirismo incondicionais. Obrigado por ser meu porto seguro, pelo incentivo nos dias exaustivos e por caminhar ao meu lado durante todo esse ciclo.

Aos meus amigos Liandra Kulika, Érica Oliveira, Vanderson Duart, Cristiano Ferreira e Angela Garbuio Ferreira, pela parceria verdadeira, pelas conversas e pelo apoio constante, tornando esses últimos anos de jornada acadêmica muito mais leves e especiais.

A todos os colegas do Laboratório de Genética Molecular e Melhoramento Genético de Plantas, em especial a Fátima Carvalho, Guilherme Mioduski, Débora Ribas, Maria Fernanda Kalusz, Júlia Maria de Andrade, Matheus Oliveira, Gabriel Mosconi, Tiago Niedjevski, Julia Carolina Aardoom, Briena Moreno, Otávio Said, Luiz Carlos Costa, Ana Hass, Pedro Rogerio, Ana Soinsky e Dreise Nowakowski, pelo excelente ambiente de trabalho, pelas risadas, pela amizade e pela ajuda indispensável na rotina intensa de laboratório e campo.

É justo que muito custe o que muito vale.
(Santa Tereza de Ávila)

RESUMO

O trigo (*Triticum aestivum* L.) desempenha um papel estratégico na segurança alimentar global e destaca-se na sustentabilidade agrícola como uma das principais culturas de inverno no Sul do Brasil. No entanto, o seu potencial produtivo é severamente limitado pela ocorrência de solos ácidos, nos quais o alumínio fitotóxico (Al^{3+}) danifica o sistema radicular por meio da inibição da divisão celular e do alongamento das raízes, comprometendo a absorção de água e nutrientes. Diante desse cenário, o objetivo geral desta tese foi caracterizar o potencial genético do germoplasma de trigo do Programa de Melhoramento Genético da UEPG quanto à tolerância ao Al em solução mínima (Ca + Al), determinando a capacidade de combinação dos parentais, identificando a ação gênica predominante e a arquitetura da herança desse caráter em populações segregantes. Os ensaios fenotípicos basearam-se na mensuração da diferença de crescimento radicular (DIF) sob estresse por Al e foram conduzidos em sistema de solução mínima (Ca + Al). Na etapa inicial de padronização metodológica, estabeleceu-se a concentração crítica de 4 mg L^{-1} de Al como eficaz para discriminar com alta precisão os genótipos tolerantes dos sensíveis. A prospecção do germoplasma de trigo revelou ampla variabilidade genética, destacando as linhagens L34 e L72 como excelentes fontes de tolerância, expressando elevados índices de tolerância relativa ao Al (ITR_{Al}). Para determinar o controle genético da tolerância, estruturou-se uma análise dialélica completa envolvendo oito parentais contrastantes. As análises estatístico-genéticas revelaram efeitos altamente significativos para a capacidade geral (CGC) e específica de combinação (CEC), além de efeitos recíprocos relevantes. A elevada magnitude observada na razão CGC/CEC (9,0) demonstrou a clara predominância da ação gênica aditiva sobre os efeitos não aditivos. Adicionalmente, a detecção de efeitos recíprocos significativos confirmou a influência de fatores maternos ou extracromossômicos em cruzamentos específicos. Os genótipos BH 1146, L34, L72 e L77 exibiram as estimativas mais expressivas e positivas para os efeitos da CGC, indicando sua alta capacidade de transmitir alelos de tolerância ao Al às progênies. Os estudos de herança da tolerância em cinco famílias segregantes demonstraram a predominância da ação gênica aditiva no controle do caráter, embora a herança varie de oligogênica a poligênica dependendo do *background* genético. Essa dinâmica de transição traz implicações profundas para as estratégias de melhoramento, evidenciando que a eficiência da seleção depende diretamente do piramidamento gênico. A combinação de alelos favoráveis, associando genes maiores com modificadores de pequeno efeito fenotípico, surge como a abordagem ideal para maximizar a tolerância ao Al. Os resultados evidenciam que a tolerância ao Al é governada por uma arquitetura genética complexa, sob forte ação gênica aditiva. Essas evidências qualificam as linhagens L34, L72 e L77, do programa da UEPG, como genótipos altamente promissores para incorporação imediata em blocos de hibridação e programas de seleção recorrente, viabilizando o avanço da tolerância ao Al para a sustentabilidade da cultura em solos tropicais ácidos. De forma integrada, esta tese demonstra que a tolerância ao Al em trigo resulta da interação entre ampla variabilidade genética disponível no germoplasma, predominância de efeitos aditivos e uma arquitetura genética que varia conforme a constituição genética dos genótipos avaliados, fornecendo bases para estratégias mais eficientes de seleção e desenvolvimento de cultivares adaptadas a solos ácidos.

Palavras-chave: *Triticum aestivum* L.; estresse abiótico; capacidade de combinação; aditividade; solução mínima.

ABSTRACT

Wheat (*Triticum aestivum* L.) plays a strategic role in global food security and stands out in agricultural sustainability as one of the main winter crops in Southern Brazil. However, its yield potential is severely limited by the occurrence of acid soils, where phytotoxic aluminum (Al^{3+}) damages the root system through the inhibition of cell division and root elongation, compromising water and nutrient uptake. Given this scenario, the general objective of this thesis was to characterize the genetic potential of the wheat germplasm from the Plant Breeding Program of the State University of Ponta Grossa (UEPG) with regard to tolerance to Al in minimum solution (Ca + Al), determining the combining ability of the parental lines and elucidating the genetic architecture and inheritance of this trait in segregating populations. Phenotypic trials were based on the measurement of root growth difference (RGD) under stress and were conducted in a minimum solution system (Ca + Al). In the initial stage of methodological standardization, the critical concentration of 4 mg L^{-1} of Al was established as effective to accurately discriminate tolerant from sensitive genotypes. Prospecting of wheat germplasm revealed wide genetic variability, highlighting lines L34 and L72 as excellent sources of tolerance, expressing high Al relative tolerance indices (RTI_{Al}). To determine the genetic control of tolerance, a complete diallel analysis involving eighth contrasting parents was structured. Statistical-biometric analyses revealed highly significant effects for both general combining ability (GCA) and specific combining ability (SCA), as well as relevant reciprocal effects. The high magnitude observed in the GCA/SCA ratio (9.0) demonstrated the clear predominance of additive gene action over non-additive effects. Additionally, the detection of significant reciprocal effects confirmed the influence of maternal or extrachromosomal factors on specific crosses. Genotypes BH 1146, L34, L72, and L77 exhibited the most expressive and positive estimates for GCA effects, indicating their high capacity to transmit Al tolerance alleles to the progenies. Inheritance studies of tolerance across five segregating families demonstrated the predominance of additive gene action in controlling the trait, although the genetic architecture varies from oligogenic to polygenic depending on the genetic background. This transitional dynamic has profound implications for breeding strategies, showcasing that selection efficiency directly depends on gene pyramiding. Combining favorable alleles by associating major genes with modifiers of minor phenotypic effect emerges as the ideal approach to maximize Al tolerance. The results show that Al tolerance is governed by a complex genetic architecture under strong additive genetic action. This evidence qualifies lines L34, L72, and L77 from the UEPG program as highly promising genotypes for immediate incorporation into crossing blocks and recurrent selection programs, enabling progress in Al tolerance for the sustainability of the crop in tropical acidic soils. In an integrated manner, this thesis demonstrates that Al tolerance in wheat results from the interaction between the broad genetic variability available in the germplasm, the predominance of additive effects, and a genetic architecture that varies according to the genetic constitution of the evaluated genotypes, providing a basis for more efficient selection strategies and the development of cultivars adapted to acid soils.

Key words: *Triticum aestivum* L.; abiotic stress; combining ability; additivity; minimum solution.

LISTA DE FIGURAS

Figura 6.1 - Efeito de concentrações de alumínio (Al) (0, 2, 4, 6 e 8 mg L^{-1}) em solução mínima sobre a Diferença de Crescimento Radicular (DIF) nas linhagens L24, L34, L59, L62, L72 e L77, e nas cultivares Anahuac (controle sensível ao Al) e BH 1146 (controle tolerante ao Al). As porcentagens indicam a redução de DIF na concentração de 4 mg L^{-1} de Al. 32

Figura 6.2 - Índice de tolerância relativa ao alumínio (ITR_{Al}) dos genótipos de trigo. Cultivares Anahuac (controle sensível ao Al) e BH 1146 (controle tolerante ao Al). 38

Figura 7.1 - Matriz de mapa de calor das diferenças recíprocas para a diferença média no crescimento radicular (DIF), em centímetros (cm), entre oito parentais de trigo e os seus 56 híbridos F_1 (incluindo os recíprocos) avaliados quanto à tolerância ao alumínio. O gradiente de cores varia do verde (variação insignificante entre as direções recíprocas) ao laranja (divergência substancial), destacando as alterações fenotípicas e as influências maternas no âmbito de combinações parentais específicas. 48

Figura 7.2 - Comprimento representativo da raiz seminal de plântulas de trigo após a exposição por 48 horas a solução mínima (Ca + Al). (a) Cultivar BH 1146 (controle tolerante), (b) F_1 (BH 1146 × Anahuac), (c) Cultivar Anahuac (controle sensível), (d) Linhagem L72 (parental tolerante), (e) F_1 (L72 × L62), (f) Linhagem L62 (parental sensível), (g) Linhagem L34 (parental tolerante), (h) F_1 (L34 × L62), (i) Linhagem L62 (parental sensível), (j) Linhagem L72 (parental tolerante), (k) F_1 (L72 × L59) e (l) Linhagem L59 (parental sensível). Valores na parte inferior de cada imagem representam a Diferença de Crescimento Radicular (DIF). 53

Figura 8.1 - Distribuição de frequência da Diferença de Crescimento Radicular (DIF) em cinco famílias de trigo: (a) L34 × Anahuac, (b) L72 × L59, (c) L72 × L62, (d) L77 × L24 e (e) BH 1146 × Anahuac. O eixo X representa as classes de DIF e o eixo Y indica o número de indivíduos por classe. O tamanho da amostra (*N*) de cada família é mostrado na parte superior de cada gráfico. As barras representam a variação fenotípica da tolerância ao alumínio dentro de cada população. As setas indicam os valores médios dos parentais (P_1 e P_2). T: parental tolerante; S: parental sensível. 66

LISTA DE TABELAS

Tabela 6.1 - Resumo da análise de variância para a Diferença de Crescimento Radicular (DIF) no experimento para determinar a concentração eficaz de alumínio em solução mínima e no experimento para selecionar fontes de tolerância ao alumínio. 31

Tabela 6.2 - Diferença de Crescimento Radicular (DIF) de genótipos de trigo submetidos ao estresse por Al em solução mínima. 36

Tabela 7.1 - Resumo da análise de variância preliminar, análise de variância para a capacidade geral (CGC) e específica de combinação (CEC), efeitos recíprocos e componentes quadráticos para a Diferença de Crescimento Radicular (DIF) em plântulas de trigo. 47

Tabela 7.2 - Estimativas dos efeitos da capacidade geral de combinação (CGC) e da capacidade específica de combinação (CEC), e efeitos recíprocos para a Diferença de Crescimento Radicular (DIF), em centímetros (cm), em plântulas de trigo..... 52

Tabela 8.1 - Resumo da análise de variância (ANOVA) para a Diferença de Crescimento Radicular (DIF) em função de famílias, gerações e da interação família × geração em trigo exposto ao estresse por alumínio. 64

Tabela 8.2 - Valores médios da Diferença de Crescimento Radicular (DIF) entre as gerações (P_1, P_2, F_1, F_2, RC_1 e RC_2) para cada família de trigo sob estresse por alumínio. 65

Tabela 8.3 - Estimativas da variância fenotípica (σ^2_P), variância genética (σ^2_G), variância ambiental (σ^2_E), herdabilidade no sentido amplo (H^2), heterose (H), heterose percentual (H%) e número estimado de genes efetivos (n) para a Diferença de Crescimento Radicular (DIF) em cada família sob estresse por alumínio. 67

Tabela 8.4 - Porcentagem da variação na Diferença de Crescimento Radicular (DIF) explicada pelos efeitos aditivos [a], efeitos de dominância [d] e interações epistáticas (aditivo × aditivo [aa], aditivo × dominante [ad] e dominante × dominante [dd]) para cada família de trigo sob estresse por alumínio..... 68

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO 11
2 HIPÓTESES CIENTÍFICAS 14
3 OBJETIVOS 15
3.1 OBJETIVO GERAL 15
3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS 15
4 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA 16
4.1 CULTURA DO TRIGO 16
4.2 TOXIDEZ CAUSADA PELO ALUMÍNIO 16
4.3 MECANISMOS DE TOLERÂNCIA AO ALUMÍNIO 18
4.4 GENÉTICA DA TOLERÂNCIA AO ALUMÍNIO EM TRIGO 20
4.5 AVALIAÇÃO DA TOLERÂNCIA AO ALUMÍNIO EM SOLUÇÃO MÍNIMA 23
5 SELEÇÃO DE FONTES DE TOLERÂNCIA AO ALUMÍNIO UTILIZANDO SOLUÇÃO MÍNIMA 25
6 CAPACIDADE DE COMBINAÇÃO E CONTROLE GENÉTICO DA TOLERÂNCIA AO ALUMÍNIO EM TRIGO: EFEITOS ADITIVOS E RECÍPROCOS 41
7 VARIAÇÕES NA ARQUITETURA DA HERANÇA E SUAS IMPLICAÇÕES PARA O PIRAMIDAMENTO DE GENES DE TOLERÂNCIA AO ALUMÍNIO 59
8 CONCLUSÕES 72
REFERÊNCIAS 73

1 INTRODUÇÃO

O trigo (*Triticum aestivum* L.) acompanha a história da humanidade há mais de dez milênios, consolidando-se como base fundamental da alimentação humana e animal. Atualmente, ocupa o posto de segundo cereal com maior volume de produção e consumo global, superado apenas pelo milho. Na safra 2024/25, a cultura demonstrou sua relevância econômica ao ocupar 222,20 milhões de hectares, com uma produção de 800,43 milhões de toneladas, tendo como principais protagonistas a União Europeia, China, Índia e Rússia (USDA, 2026). No cenário brasileiro, o trigo configura-se como a uma cultura de inverno relevante, com produção concentrada nas regiões Sul, Sudeste e Centro-Oeste. Em 2025, os estados do Rio Grande do Sul e Paraná detiveram a maior participação nacional, sendo responsáveis por 45,7 e 35,2% da produção, respectivamente. Contudo, apesar do avanço na produtividade média para 2,58 t ha^{-1}, a demanda interna de 12,64 milhões de toneladas obriga o país a manter uma expressiva dependência de importações, oriundas principalmente da Argentina (CONAB, 2026).

Além das oscilações climáticas, a produtividade do trigo é severamente limitada por fatores edáficos, com destaque para a acidez do solo e a presença de elementos fitotóxicos (Foy; Silva, 1991). Estima-se que 30 a 40% da crosta terrestre seja composta por solos ácidos, o que corresponde a mais de 50% das áreas potencialmente agricultáveis no mundo (Von Uexküll; Mutert, 1995). No Brasil, esse cenário é ainda mais crítico: cerca de 70% das áreas com potencial agrícola apresentam acidez (pH entre 3,8 e 5,5) e elevada saturação por alumínio (Al), o que pode reduzir o potencial produtivo em até 40% (Quaggio, 2000). A toxicidade por Al é, portanto, o principal limitante aos sistemas produtivos tropicais e subtropicais (Kochian; Hoekenga; Piñeros, 2004).

A disponibilidade de Al para as plantas é estritamente controlada pelo pH. Em condições de neutralidade, o metal forma espécies insolúveis e atóxicas; todavia, em solos com pH inferior a 5,5, ocorre a liberação do cátion hexahidratado $[Al(H_2O)_6]^{3+}$, simplificado como Al^{3+}. Este íon é facilmente absorvido e torna-se tóxico mesmo em concentrações micromolares (Malavolta, 2006; Chandra; Keshavkant, 2021). A toxicidade manifesta-se inicialmente no ápice radicular, onde o Al liga-se aos grupos carboxílicos da parede celular, inibindo a divisão e o alongamento celular e alterando severamente a arquitetura da raiz (Geng *et al*., 2017; Wu *et al*., 2022). O efeito imediato é a redução do crescimento da raiz principal e a supressão de raízes laterais (Wang *et al*., 2016), restringindo o volume de solo explorado e agravando a vulnerabilidade ao estresse hídrico e as deficiências minerais (Fontoura *et al*., 2019).

Embora a calagem seja a principal estratégia para elevar o pH e precipitar o Al, sua eficácia em Sistema Plantio Direto (SPD) consolidado é frequentemente limitada às camadas superficiais. Abaixo de 0,20 m, a baixa solubilidade do corretivo sem incorporação mantém níveis críticos de Al, restringindo o aprofundamento radicular (Caires; Guimarães, 2018; Lollato *et al*., 2019). O trigo é notavelmente sensível a essa condição; uma redução no pH de 6,5 para 4,5 pode reduzir a produtividade em até 30% (Lukin; Epplin, 2003). Assim, a associação entre a correção do solo e o desenvolvimento de genótipos tolerantes é fundamental para a estabilidade produtiva (Foloni *et al*., 2023).

Historicamente, as cultivares brasileiras de trigo são referências mundiais em tolerância, devido à seleção precoce realizada em solos ácidos desde o início do século XX (Parentoni *et al*., 2001). A base genética dessa tolerância foi tradicionalmente atribuída a um único gene de efeito maior, o *TaALMT1*, localizado no cromossomo 4D, que codifica um transportador de efluxo de malato (Sasaki *et al*., 2004). Contudo, alguns estudos revelam uma arquitetura muito mais complexa. Além do efluxo de malato, a exsudação de citrato mediada pela família de transportadores MATE (como o *TaMATE1B* no cromossomo 4B) desempenha um papel sinérgico crucial, elevando significativamente a proteção do meristema radicular (Ryan *et al*., 2009; Pereira *et al*., 2015). Evidências recentes indicam que, além da exclusão de Al via exsudação de ácidos orgânicos, a sobrevivência celular depende de mecanismos robustos de controle de qualidade proteica e homeostase redox, como a autofagia, que facilita a degradação de componentes citotóxicos induzidos pelo estresse (OU *et al*., 2024).

Alguns estudos demonstram que a tolerância assume natureza quantitativa em diversos backgrounds genéticos, com *quantitative trait loci* (QTLs) identificados em múltiplos cromossomos, incluindo 1A, 3B e 4B (Navakode *et al*., 2009; Raman *et al*., 2010). Além dos transportadores clássicos de ácidos orgânicos, novas evidências apontam para a importância de genes envolvidos na manutenção da integridade da parede celular, como a beta-expansina *TaEXPB2*, e na modulação do citoesqueleto via ubiquitina-proteína ligases (Zeng *et al*., 2023). Essa transição do modelo oligogênico para o poligênico reforça a necessidade de caracterizar o germoplasma elite atual, garantindo que a busca por produtividade e qualidade industrial não resulte na perda de alelos de tolerância ao Al.

Apesar do avanço consolidado no entendimento dos mecanismos fisiológicos de exclusão do Al em trigo, predominantemente governados pela exsudação de ácidos orgânicos mediada pelos genes *TaALMT1* e *TaMATE1B* (Sasaki *et al*., 2004; Ryan *et al*., 2009; Aguilera *et al*., 2016), lacunas científicas fundamentais ainda persistem no que tange ao germoplasma elite contemporâneo. O conhecimento atual fundamenta-se majoritariamente em estudos com

poucas cultivares de referência ou em abordagens focadas em genes de efeito maior isolados (Camargo, 1984; Riede; Anderson, 1996; Boff *et al*., 2019). Permanece em aberto se a seleção intensiva para produtividade em linhagens modernas preservou ou alterou a arquitetura genética da tolerância, e se a expressão fenotípica sob estresse apresenta interferência significativa de fatores maternos e/ou extracromossômicos em cruzamentos recíprocos (Ramalho; Santos; Zimmermann, 1993; Raman *et al*., 2010; Zeng *et al*., 2023). A literatura existente mostra-se insuficiente para responder a essas questões por carecer de trabalhos que integrem, em uma mesma estrutura experimental, a prospecção de germoplasma, a determinação da capacidade de combinação dos parentais e o estudo detalhado da herança em populações segregantes. A presente tese preenche esse vazio científico ao caracterizar o germoplasma do Programa de Melhoramento da UEPG sob um protocolo padronizado de solução mínima (Ca + Al), elucidando a prevalência de efeitos aditivos e não aditivos, a presença de efeitos recíprocos e as variações na complexidade do controle genético (de oligogênico a poligênico) em função do *background* genético. Com isso, o trabalho oferece uma contribuição inédita ao direcionar estratégias eficientes de seleção e piramidamento gênico para o desenvolvimento de cultivares de trigo com resiliência superior a solos ácidos.

2 HIPÓTESES CIENTÍFICAS

Com base na fundamentação teórica e no histórico do germoplasma de trigo brasileiro, o presente trabalho fundamenta-se nas seguintes hipóteses:

Existe uma concentração de Al em solução mínima (Ca + Al) capaz de discriminar eficientemente genótipos tolerantes e sensíveis.

O germoplasma de trigo da UEPG apresenta variabilidade genética para tolerância ao Al suficiente para identificar fontes promissoras para o melhoramento.

A tolerância ao Al apresenta predominância de efeitos gênicos aditivos, possibilitando a identificação de parentais superiores para os programas de melhoramento.

A direção dos cruzamentos artificiais pode alterar a manifestação fenotípica da diferença de crescimento radicular (DIF), em função de efeitos maternos ou extracromossômicos.

O controle da tolerância ao Al nas linhagens do Programa de Melhoramento Genético de Trigo da UEPG pode variar de oligogênica (poucos genes de efeito maior) a poligênica (múltiplos loci de pequeno efeito fenotípico e modificadores), dependendo do *background* genético e das famílias segregantes analisadas.

3 OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GERAL

Caracterizar o potencial genético do germoplasma de trigo do Programa de Melhoramento Genético da UEPG quanto à tolerância ao Al em solução mínima (Ca + Al), determinando a capacidade de combinação dos parentais e identificando a ação gênica predominante e a arquitetura da herança desse caráter em populações segregantes.

3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Estabelecer a concentração crítica de Al em solução mínima (Ca + Al) que permita a discriminação fenotípica eficiente entre genótipos sensíveis e tolerantes;

Caracterizar a variabilidade genética para tolerância ao Al no banco de germoplasma de trigo do Programa de Melhoramento Genético da UEPG, identificando linhagens que apresentem diferença de crescimento radicular (DIF) equivalentes ou superiores à testemunha BH 1146;

Determinar a capacidade geral (CGC) e específica de combinação (CEC) de linhagens selecionadas, visando identificar os melhores parentais para a transmissão de alelos de tolerância;

Estimar a magnitude e a importância dos efeitos gênicos aditivos e não aditivos no controle genético da tolerância ao Al por meio de análise dialélica;

Avaliar a ocorrência de efeitos maternos ou extracromossômicos na expressão fenotípica da diferença de crescimento radicular (DIF) sob estresse por Al, determinando se a direção do cruzamento artificial altera a resposta da geração F_1;

Identificar a arquitetura da herança da tolerância ao Al em famílias segregantes, discriminando se o controle é regulado por uma base genética simples (oligogênica) ou por um sistema quantitativo/complexo (poligênico) com base no *background* genético estudado.

4 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

4.1 CULTURA DO TRIGO

O trigo (*Triticum aestivum* L.) acompanha a história da humanidade há mais de dez milênios, consolidando-se como base fundamental da alimentação humana e animal. Atualmente, ocupa o posto de segundo cereal com maior volume de produção e consumo global, superado apenas pelo milho. Na safra 2024/25, a cultura demonstrou sua relevância econômica ao ocupar 222,20 milhões de hectares, com uma produção de 800,43 milhões de toneladas. Entre os principais produtores globais, destacam-se a União Europeia, China, Índia, Rússia, Estados Unidos e Canadá (USDA, 2026).

No cenário nacional, o trigo configura-se como a principal cultura de inverno, com produção concentrada nas regiões Sul, Sudeste e Centro-Oeste. Na safra 2025, os estados do Rio Grande do Sul e Paraná detiveram a maior participação nacional, sendo responsáveis por 45,7 e 35,2% da produção, respectivamente (CONAB, 2026). Nesse período, a área cultivada no Brasil totalizou aproximadamente 2,44 milhões de hectares, atingindo uma produção de 7,87 milhões de toneladas e produtividade média de 3,22 t ha^{-1}. Contudo, visto que a demanda interna alcançou 12,64 milhões de toneladas em 2024, o país mantém expressiva dependência de importações, que totalizaram 6,89 milhões de toneladas de grãos no último ano, oriundos principalmente da Argentina (CONAB, 2026).

Além das variáveis climáticas que oscilam a produtividade, no trigo a mesma é severamente limitada pela presença de elementos fitotóxicos no solo, com destaque para o alumínio (Al) (Foy; Silva, 1991). No Brasil, estima-se que 70% das áreas com potencial agrícola sofram com a acidez do solo (pH entre 3,8 e 5,5), apresentando elevada saturação por Al (Quaggio, 2000). Nesse contexto, a elucidação dos mecanismos de tolerância ao Al é estratégica para os programas de melhoramento genético. O desenvolvimento de genótipos tolerantes torna-se, portanto, fundamental para viabilizar o cultivo em regiões com alta saturação por este elemento, garantindo a estabilidade produtiva da cultura (Hartwig *et al*., 2007).

4.2 TOXIDEZ CAUSADA PELO ALUMÍNIO

Os solos ácidos ocupam aproximadamente 30 a 40% da crosta terrestre, o que corresponde a mais de 50% das áreas potencialmente agricultáveis no mundo, localizadas

majoritariamente em regiões tropicais e subtropicais (Von Uexküll; Mutert, 1995). Recentemente, a acidificação edáfica acelerou-se devido à intensificação das atividades antrópicas, à lixiviação de cátions básicos e à ocorrência de chuva ácida (Hajiboland *et al*., 2023). As principais limitações desses ambientes são os níveis tóxicos de Al e as concentrações subótimas de fósforo (Kochian; Hoekenga; Piñeros, 2004). No Brasil, estima-se que 70% das áreas com potencial agrícola apresentam acidez (pH entre 3,8 e 5,5), com elevada saturação por Al. A toxicidade por Al é o principal limitante aos sistemas produtivos, podendo reduzir o potencial produtivo em até 40% (Quaggio, 2000).

O Al é o terceiro metal mais abundante na crosta terrestre, comumente associado a minerais como os aluminossilicatos. Sua disponibilidade para as plantas é estritamente controlada pelo pH: em condições de neutralidade ou alcalinidade, formam-se espécies insolúveis e não tóxicas como $Al(OH)_3$, $Al(OH)_4^-$ e $Al(OH)_5^{2-}$. Contudo, em solos ácidos (pH < 5,5), os aluminossilicatos dissociam-se, liberando formas solúveis e fitotóxicas, com a prevalência do cátion hexahidratado $[Al(H_2O)_6]^{3+}$, simplificado como Al^{3+}. Este íon é facilmente absorvido e torna-se tóxico mesmo em concentrações micromolares (Malavolta, 2006; Sposito, 2008; Chandra; Keshavkant, 2021).

A toxicidade manifesta-se inicialmente na epiderme e no córtex radicular, onde o Al liga-se instantaneamente aos grupos carboxílicos das pectinas, celulose e hemicelulose na parede celular e na lamela média. Essa interação compromete a integridade celular ao inibir a divisão e o alongamento, alterando severamente a arquitetura radicular (Geng *et al*., 2017; Silva *et al*., 2020; Wu *et al*., 2022). O efeito morfológico mais imediato é a inibição do crescimento da raiz principal, seguido pelo espessamento dos tecidos e supressão das raízes laterais (Kochian, 1995; Matsumoto, 2000; Wang *et al*., 2016). Por ser um impacto direto e mensurável, o alongamento radicular é amplamente utilizado como marcador de tolerância (Awasthi *et al*., 2017). Estes danos restringem o volume de solo explorado, reduzindo a eficiência na absorção de água e nutrientes, o que agrava a vulnerabilidade ao estresse hídrico e a deficiências de cálcio (Ca), magnésio (Mg), fósforo e nitrogênio (Ciamporová, 2002; Fontoura *et al*., 2019).

Além dos danos estruturais, o Al prejudica a fotossíntese e desestabiliza a membrana plasmática, alterando sua polaridade e fluidez. O metal interrompe a atividade da H^+-ATPase e promove a peroxidação lipídica, levando ao acúmulo de espécies reativas de oxigênio, colapso mitocondrial e, em última instância, à morte celular programada (Panda; Matsumoto, 2007; Ofoe *et al*., 2023). Nesse contexto, a manutenção da homeostase redox surge como um mecanismo de defesa vital. Recentemente, Ou *et al*. (2024) demonstraram que a toxicidade por Al em trigo desencadeia o acúmulo de proteínas oxidadas (carboniladas), e que a capacidade

da planta em mitigar esse dano está intrinsecamente ligada à ativação da autofagia celular. Esse processo atua na degradação de macromoléculas tóxicas e no reforço da capacidade antioxidante, reduzindo a peroxidação lipídica e preservando a integridade das membranas radiculares. O Al também interfere na sinalização celular, na homeostase do cálcio e no transporte polar de auxina, além de causar danos ao citoesqueleto e ao DNA (Kochian, 1995; Ma, 2007).

Embora a calagem seja a principal estratégia para elevar o pH e precipitar o Al, sua eficácia em Sistema Plantio Direto consolidado é frequentemente limitada às camadas superficiais. Abaixo de 0,20 m, a baixa solubilidade do corretivo sem incorporação mantém níveis críticos de Al e escassez de Ca e Mg, restringindo o aprofundamento radicular e aumentando a sensibilidade à seca (Caires; Guimarães, 2018; Lollato *et al*., 2019).

A cultura do trigo é notavelmente sensível; uma queda de pH de 6,5 para 4,5 pode reduzir a produtividade em 30% (Lukin; Epplin, 2003). Mesmo genótipos tolerantes apresentam reduções de 12 a 52% sob alta saturação por Al (Kariuki *et al*., 2007). Portanto, a associação entre tolerância genética e a correção do pH do solo através da calagem, mantendo o pH na faixa de 6,34 a 7,49, permanece fundamental para a estabilidade da produtividade em regiões com predominância de solos ácidos (Foloni *et al*., 2023; Du *et al*., 2024). Historicamente, as cultivares brasileiras são referências em tolerância devido à seleção precoce realizada em solos ácidos desde o início do século XX (Parentoni *et al*., 2001). Contudo, a busca recente por produtividade, qualidade de grãos e resistência a doenças pode ter negligenciado a exploração da tolerância ao Al, reforçando a necessidade de estudos que integrem avanços genéticos e fisiológicos para garantir a estabilidade produtiva em solos tropicais.

4.3 MECANISMOS DE TOLERÂNCIA AO ALUMÍNIO

Há um consenso na literatura de que os mecanismos de tolerância devem ser analisados prioritariamente no nível celular, sendo classificados em duas categorias: exclusão (apoplásticos) e desintoxicação interna (simplásticos). Os mecanismos de exclusão visam impedir a entrada do metal no simplasto por meio da ligação do elemento à constituintes da parede celular, modificação do pH da rizosfera, efluxo de ácidos orgânicos e permeabilidade seletiva da membrana plasmática. Já os mecanismos de desintoxicação interna envolvem a complexação do Al^{3+} no citosol por ligantes orgânicos e sua subsequente compartimentalização no vacúolo em formas não tóxicas (Kochian; Hoekenga; Piñeros, 2004).

O efluxo de ácidos orgânicos aniônicos pelas raízes é o mecanismo de exclusão mais bem caracterizado. No trigo, a tolerância está intrinsecamente associada à exsudação de malato e citrato (Sasaki *et al*., 2004; Ryan *et al*., 2009). Estes compostos de baixa massa molecular atuam quelando o Al na rizosfera, formando complexos estáveis e atóxicos. A eficiência dessa quelação depende da estrutura do ânion: o citrato, por ser um ânion tricarboxílico, forma complexos mais estáveis que o malato, que é dicarboxílico (Hartwig *et al*., 2007).

Entretanto, alguns estudos demonstram que a exsudação de malato em trigo possui maior contribuição para tolerância ao Al em comparação com à liberação de citrato. Isso ocorre pelo fato das raízes de genótipos tolerantes exsudarem uma quantidade de malato até dez vezes superior à de citrato. Contudo, ainda que a exsudação de citrato seja quantitativamente inferior, ela desempenha um papel sinérgico, aumentando a proteção das raízes ao estresse por Al (Zheng; Ma; Matsumoto, 1998; Ryan *et al*., 2009).

A secreção de ânions de ácidos orgânicos ocorre predominantemente no ápice radicular e é ativada pela presença de Al na solução externa. Os ácidos orgânicos secretados formam uma “bainha protetora” que preserva o meristema apical à medida que a raiz explora o solo ácido (Ryan; Ditomaso; Kochian, 1993). Essa resposta é dividida em dois padrões, sendo Padrão I: Liberação imediata após o contato com o Al, sugerindo a ativação de transportadores pré-existentes na membrana (canais iônicos). Padrão II: Resposta tardia (algumas horas após a exposição), indicando a necessidade de indução gênica e síntese de proteínas transportadoras ou enzimas metabólicas (Ma; Ryan; Delhaize, 2001).

No citoplasma (pH próximo à neutralidade), os ácidos orgânicos permanecem dissociados como ânions e são transportados para o exterior via canais aniônicos específicos, seguindo um gradiente eletroquímico (Ma, 2000). Em trigo o gene *ALMT1* (*Aluminum Malate Transporter 1*) codifica a proteína de membrana responsável pelo efluxo de malato, operando via padrão I (Sasaki *et al*., 2004). Complementarmente, a família de transportadores MATE (Multidrug and Toxic Compound Extrusion) regula o efluxo de citrato. Sob estresse, fatores de transcrição ativam genes *TaMATE*, resultando na secreção de citrato e subsequente desintoxicação da rizosfera (Duan *et al*., 2022).

Curiosamente, a capacidade de síntese desses ácidos orgânicos não parece ser o fator limitante. Estudos indicam que não há diferenças significativas na atividade enzimática da biossíntese de malato entre genótipos sensíveis e tolerantes; a distinção reside na capacidade do genótipo tolerante em controlar o efluxo desses ânions através da membrana (Li; Ma; Matsumoto, 2000).

Dentre os mecanismos de desintoxicação interna destaca-se a quelação citosólica via ânions carboxilato; um exemplo clássico é o trigo mourisco (*Fagopyrum esculentum* Moench), que acumula elevados teores de Al nas folhas, armazenando-o majoritariamente nos vacúolos (80%) na forma de complexo Al-oxalato (Ma; Hiradate; Matsumoto, 1998; Shen *et al*., 2002). Além da quelação citosólica por ânions orgânicos, novos mecanismos de desintoxicação interna têm sido elucidados recentemente. A autofagia, uma via de degradação celular conservada, foi identificada como um componente chave na tolerância ao Al em trigo, onde genótipos tolerantes exibem uma maior formação de autofagossomos e expressão elevada de genes relacionados à autofagia (*ATGs*). Esse mecanismo promove a entrega de proteínas oxidadas ao vacúolo para degradação, funcionando como um sistema de "limpeza celular" que impede o colapso metabólico sob estresse (OU *et al*., 2024).

4.4 GENÉTICA DA TOLERÂNCIA AO ALUMÍNIO EM TRIGO

A base genética da tolerância ao Al em trigo é objeto de intenso debate. Tradicionalmente, diversos estudos indicam que a característica é governada primordialmente por um único gene de efeito maior, o *TaALMT1*. Em contrapartida, outras investigações sugerem uma herança mais complexa, controlada por dois ou mais genes de efeito fenotípico de baixo a moderado, o que dificulta a sua identificação e mapeamento (Camargo, 1981; Aniol; Gustafson, 1984; Camargo, 1984; Papernik *et al*., 2001; Garcia-Oliveira *et al*., 2014).

O primeiro gene de tolerância da família *ALMT* em trigo foi isolado por Sasaki *et al*. (2004) e designado como *TaALMT1* (*Triticum aestivum* - *Aluminum Malate Transporter 1*). Localizado no braço longo do cromossomo 4D, este gene é ativado pela presença de Al e codifica uma proteína transportadora de membrana que facilita o efluxo de malato. Após sua caracterização no trigo, ortólogos foram identificados em *Hordeum vulgare* (*HvALMT1*) (Gruber *et al*., 2010), *Secale cereale* (*ScALMT1*) (Fontecha *et al*., 2007), *Zea mays* (*ZmALMT1*) (Piñeros *et al*., 2008) e *Arabidopsis thaliana* (*AtALMT1*) (Kobayashi *et al*., 2007), todos desempenhando funções análogas no transporte de malato.

Um segundo mecanismo relevante, pertence à família *MATE* (*Multidrug and toxic compound extrusion*), foi descrito por Ryan *et al*. (2009). Este envolve a ativação de transportadores de membrana codificados pelo gene *TaMATE1B*, localizado no cromossomo 4B, cuja expressão media o efluxo de citrato pelas raízes. A família *MATE* possui importância conservada em outras gramíneas, como em *Sorgum bicolor* (*SbMATE*) (Magalhaes *et al*., 2007)

e *Zea mays* (*ZmMATE1*) (Maron *et al*., 2010), sendo determinante para a adaptação aos solos ácidos.

As cultivares de trigo BH 1146 e Toropi são internacionalmente reconhecidas como fontes superiores de tolerância, embora possuam arquiteturas genéticas distintas. A BH 1146 carrega o alelo V de *TaALMT1*, enquanto a Toropi possui o alelo VI, além de um alelo adicional de *TaMATE1B* caracterizado por inserções de retrotransposons do tipo *Sukkula* na região promotora, o que potencializa sua expressão (Aguilera *et al*., 2019, Boff *et al*., 2019). A herança desses caracteres no germoplasma nacional ressalta a complexidade genética e a importância estratégica desses doadores para o melhoramento (Boff *et al*., 2019). Adicionalmente, embora o foco recaia sobre genes nucleares, a consideração da herança citoplasmática (mitocôndrias e cloroplastos) tem sido proposta como uma via para aprimorar as estratégias de seleção (Ramalho; Santos; Zimmermann, 1993).

Ao estudar a variabilidade alélica em 300 cultivares brasileiras de trigo, Pereira *et al*. (2015) constataram que 83,2% dos genótipos possuem o gene *TaALMT1,* enquanto que apenas 27% apresentam o *TaMATE1B*. Notavelmente, genótipos que combinam ambos os genes exibiram crescimento radicular superior sob estresse em comparação àqueles que tinham apenas o *TaALMT1*, evidenciando o efeito aditivo e a contribuição crucial do gene *TaMATE1B* para a maximização da tolerância ao Al.

Apesar de o gene *TaALMT1* explicar a maior parte da variação fenotípica, estudos genômicos contemporâneos revelam que a tolerância assume natureza quantitativa em determinados *backgrounds* genéticos. Ao avaliarem o índice de tolerância radicular na cultivar “Chinese Spring” sob estresse de Al, Navakode *et al*. (2009) identificaram QTLs significativos não apenas no braço longo do cromossomo 4D, locus do *TaALMT1*, mas também no braço longo do cromossomo 3B. Recentemente, Zeng *et al*. (2023) corroboraram essa complexidade ao analisarem uma população de 334 genótipos em condições de vaso com solo ácido; além do locus 4D, os autores identificaram um QTL de efeito maior no cromossomo 1A. Essa base genética multifatorial é sustentada por pesquisas de mapeamento amplo com germoplasma chinês, que reportam QTLs distribuídos em diversos cromossomos, incluindo 1A, 1B, 2A, 2B, 2D, 3A, 3B, 3D, 4A, 4B, 4D, 5A, 5B, 6A, 6B, 7A, 7B e 7D (Raman *et al*., 2010), reforçando que a resposta ao Al é modulada por uma rede poligênica ainda em exploração.

Para compreender como essa complexidade genômica se traduz em funcionalidade, estudos recentes têm detalhado o perfil transcricional desses mecanismos de tolerância. Ao avaliar a cultivar Carazinho (referência de tolerância), Ryan *et al*. (2009) demonstraram uma elevada indução do gene *TaALMT1* em raízes expostas ao elemento em solução nutritiva,

correlacionando a abundância de transcritos com o aumento no efluxo de malato. Complementarmente, Tovkach *et al*. (2013) observaram que a cultivar Carazinho apresenta expressão de *TaMATE1B* três vezes superior à cultivar Egret (sensível ao Al) em ápices radiculares (30 mm). Contudo, em uma análise espacial mais refinada (primeiros 10 mm do ápice), a expressão de *TaMATE1B* na Carazinho chegou a ser 50 vezes superior à da Egret, o que explica a proteção localizada no meristema radicular (Ryan *et al*., 2018).

A análise de genes homeólogos também revela a complexidade do genoma hexaploide do trigo. Garcia-Oliveira *et al*. (2014) investigaram os genes *TaMATE1B* nos genomas A, B e D, observando que o *TaMATE1B* – 4B apresenta os maiores níveis de transcrição, seguido pelo *TaMATE1B* – 4D, enquanto o homeólogo *TaMATE1B* – 4A parece estar silenciado. Sob estresse, os níveis de transcrição dos homeólogos 4B e 4D foram significativamente superiores no genótipo tolerante (Barbela 7/72/92) em comparação à cultivar sensível Anahuac.

O dinamismo da resposta temporal também é um fator determinante. Aggarwal, Ezaki e Tripathi (2015) observaram que o efluxo de malato no genótipo tolerante Raj 3077 aumentou progressivamente entre 6 e 48 horas de exposição, associado a uma expressão de *TaALMT1* 4,2 vezes superior à do genótipo sensível Raj 4120 após 24 horas. Por outro lado, a tolerância nem sempre depende da indução pelo metal. Savic *et al*. (2018), ao estudarem cultivares sérvias de trigo, relataram que as cultivares Ljiljana e Arabeska (moderadamente tolerantes) apresentaram maior expressão de *TaALMT1* de forma constitutiva, ou seja, mesmo na ausência de Al, mantendo níveis basais de transcritos superiores aos da cultivar sensível Pobeda.

Recentemente, a abrangência da família *MATE* no trigo foi expandida com a identificação de 211 genes. Duan *et al*. (2022) caracterizaram o perfil de expressão na cultivar Zhongmai 175, relatando que genes como *TaMATE85*, *TaMATE100* e *TaMATE114* não apenas apresentam alta expressão radicular, mas também são expressos em folhas e espigas. Sob estresse por Al, esses genes foram fortemente regulados positivamente (*up-regulated*), atingindo o pico de expressão entre 6 e 12 horas de exposição, o que sugere um papel multifuncional desses transportadores em diferentes tecidos e estádios de desenvolvimento.

Somado à caracterização de famílias multigênicas, a prospecção de novos QTLs tem revelado genes candidatos fora das rotas canônicas de transporte de ácidos orgânicos. Em mapeamento recente no cromossoma 1A, em uma região contendo 95 genes, Zeng *et al*. (2023) observaram que 28 genes exibiram expressão diferencial em resposta ao Al. Com base nos níveis de expressão, esses genes foram classificados em quatro grupos, destacando-se o grupo I, composto por cinco genes com padrões de expressão semelhantes entre genótipos de mesma classe (tolerantes ou sensíveis), porém distintos entre si. Nesse grupo, sobressaíram os genes

TraesCS1A02G207600 (proteína transmembranar), *TraesCS1A02G209500* (cadeia pesada da miosina-H) e *TraesCS1A02G215100* (ubiquitina-proteína ligase E3 do tipo ATL4), todos com regulação positiva (*up-regulation*) significativa apenas nos genótipos tolerantes. Adicionalmente, a regulação negativa observada nos genótipos tolerantes para os genes *TraesCS1A02G212400* e *TraesCS1A02G213600* (Grupo II), que codificam a beta-expansina TaEXPB2 e uma proteína da família das hidrolases semelhantes às haloácido-desalogenases, respectivamente, sugere que a manutenção da integridade da parede celular e a modulação do citoesqueleto radicular são componentes cruciais da tolerância diferencial no germoplasma de trigo, complementando a proteção conferida pelos genes *TaALMT1* e *TaMATE*.

O perfil transcricional da resposta ao Al também revela o envolvimento de rotas de reciclagem celular. Ou *et al*. (2024) observaram que a exposição ao metal induz a expressão diferencial de diversos genes da família *ATG* (*Autophagy-related Genes*) (como *TaATG4*, *TaATG6*, *TaATG8a*, *TaATG8c* e *TaATG8h*), com picos de transcrição ocorrendo após 24 horas do início do estresse. A indução precoce e mais robusta desses genes em genótipos tolerantes sugere que a eficiência da via autofágica é um determinante genético da resiliência radicular, complementando a ação dos transportadores *TaALMT1* e *TaMATE1B* na proteção do ápice radicular.

4.5 AVALIAÇÃO DA TOLERÂNCIA AO ALUMÍNIO EM SOLUÇÃO MÍNIMA

O emprego de cultivares tolerantes ao Al é uma das estratégias mais eficazes para viabilizar o incremento produtivo em solos ácidos com elevados teores de fitotoxicidade. Para a seleção desses genótipos, diferentes métodos de avaliação podem ser adotados, abrangendo desde experimentos em campo e casa de vegetação até o cultivo em solução nutritiva completa (Echart; Cavalli-Molina, 2001).

Embora os ensaios de campo e casa de vegetação simulem condições reais, apresentam eficiência reduzida devido à dificuldade de controle e mensuração de variáveis ambientais interferentes. Em contrapartida, sistemas baseados em soluções nutritivas têm sido amplamente preconizados por serem métodos rápidos, eficientes e reprodutíveis (Paterniani; Furlani, 2002; Crestani *et al*., 2011). O uso dessas soluções viabiliza a avaliação não destrutiva em estádios iniciais de desenvolvimento, gerando resultados que apresentam alta correlação com o desempenho em campo. Adicionalmente, estas metodologias permitem o monitoramento rigoroso do pH e das concentrações de Al, facilitando a observação imediata de injúrias no sistema radicular (Crestani *et al*., 2011; Del Guercio; Camargo, 2011).

Nesse contexto, técnicas fundamentadas no uso de solução mínima vêm sendo implementadas para otimizar a detecção da tolerância ao metal, permitindo a triagem simultânea de um grande número de genótipos e mitigando a interferência de íons presentes em soluções completas. Este sistema caracteriza-se pela composição simplificada, utilizando prioritariamente Ca e Al. Consequentemente, protocolos baseados em soluções mínimas apresentam menor custo operacional, maior facilidade de execução e menor predisposição a erros experimentais (Crestani *et al*., 2011; Silveira *et al*., 2013; Coelho *et al*., 2015).

A eficácia das soluções mínimas já foi relatada com sucesso em culturas como milho, aveia branca e trigo, embora as concentrações de Ca e Al variem conforme a cultura e do tempo de exposição ao elemento tóxico (Mazzocato *et al*., 2002; Crestani *et al*., 2011; Coelho *et al*., 2015; Coelho *et al*., 2016; Ferraz; Coelho; Matiello, 2020). A inclusão do Ca nesse meio é imprescindível, uma vez que o nutriente estabiliza o crescimento radicular e previne oscilações drásticas no pH, além de modular a dinâmica de absorção do Al. A ausência de Ca em meios hidropônicos pode acarretar danos metabólicos severos às raízes das plântulas, comprometendo a confiabilidade dos experimentos de tolerância (Crestani *et al*., 2011).

A toxicidade do Al é usualmente quantificada pela comparação do crescimento ou massa seca radicular de plântulas submetidas a condições de acidez e concentrações fitotóxicas do metal. Complementarmente, variáveis como o número de raízes, alongamento radicular, capacidade de retomada do crescimento (recrescimento), grau de ramificação e coloração após o estresse são indicadores fundamentais para a caracterização fenotípica da tolerância (Echart; Cavalli-Molina, 2001; Awasthi *et al*., 2017).

5 SELEÇÃO DE FONTES DE TOLERÂNCIA AO ALUMÍNIO UTILIZANDO SOLUÇÃO MÍNIMA

RESUMO

O trigo (*Triticum aestivum* L.) é altamente sensível ao alumínio (Al), um fator abiótico que limita a produtividade em solos ácidos. Desta forma, o uso de cultivares tolerantes ao Al associado à calagem poderia aumentar o potencial produtivo nesses ambientes de cultivo desfavoráveis. Os objetivos deste estudo foram determinar a concentração efetiva de Al em solução mínima e identificar fontes de tolerância ao Al. Inicialmente, um experimento foi conduzido em delineamento de blocos casualizados com três repetições, avaliando cinco concentrações de Al em solução mínima (Ca + Al) e oito genótipos de trigo. O experimento teve um delineamento em parcelas subdivididas, analisando o efeito das concentrações de Al nas parcelas e o efeito dos genótipos nas subparcelas. Para selecionar as fontes de tolerância, um segundo experimento foi realizado em delineamento de blocos casualizados com três repetições, avaliando 88 linhagens, seis cultivares comerciais e as testemunhas Anahuac e BH 1146 (sensível e tolerante, respectivamente). A tolerância ao Al foi avaliada por meio da diferença de crescimento radicular da raiz seminal mais longa. Os resultados mostraram que a concentração de 4 mg L^{-1} de Al foi eficaz para discriminar genótipos sensíveis e tolerantes. O germoplasma de trigo demonstrou ampla variabilidade genética para tolerância ao Al, com as linhagens L34 e L72 destacando-se como excelentes fontes de tolerância. Essas linhagens poderão ser utilizadas em futuros cruzamentos em programas de melhoramento para a obtenção de progênies com maior tolerância ao Al, melhorando a produtividade do trigo em condições de solos ácidos.

Palavras-chave: *Triticum aestivum* L., Toxicidade de alumínio, Diferença de crescimento radicular, Índice de tolerância relativa.

SELECTION OF SOURCES OF ALUMINUM TOLERANCE IN WHEAT GERMPLASM USING MINIMUM SOLUTION

ABSTRACT

Wheat (*Triticum aestivum* L.) is highly sensitive to aluminum (Al), an abiotic factor that limits productivity in acidic soils. In this way, the use of Al-tolerant cultivars associated with liming could increase the productive potential in these unfavorable growing environments. The objectives of this study were to determine the effective concentration of Al in a minimum solution and to identify sources of Al tolerance. Initially, an experiment was conducted in a randomized block design with three replicates, evaluating five concentrations of Al in minimum solution (calcium + Al) on eight wheat genotypes. The experiment had a split-plot design, analyzing the effect of Al concentrations in plots and the effect of genotypes in subplots. To select sources of tolerance, a second experiment was conducted in a randomized block design with three replicates, evaluating 88 inbred lines, six commercial cultivars, and the Anahuac and BH 1146 controls (sensitive and tolerant, respectively). Al tolerance was assessed through the root growth difference of the main root. Results showed that a concentration of 4 mg L^{-1} of Al was effective for discriminating between sensitive and tolerant genotypes. The wheat germplasm demonstrated wide genetic variability for tolerance to Al, with the L34 and L72 inbred lines standing out as excellent sources of tolerance. These lines could be used in future crosses in breeding programs to obtain progeny with greater tolerance to Al, improving wheat productivity under acid soil conditions.

Key words: *Triticum aestivum* L., Aluminum toxicity, Root growth difference, Relative tolerance index.

INTRODUÇÃO

O alumínio (Al) é o terceiro metal mais abundante na crosta terrestre, encontrando-se geralmente ligado a minerais do solo, como os aluminossilicatos, não estando facilmente disponível para as plantas. Em condições de solos ácidos (pH < 5,5), os aluminossilicatos dissociam-se, levando à liberação de íons Al, que se tornam solúveis no solo, com a prevalência da forma $Al(H_2O)_6^{3+}$. O Al^{3+} é facilmente absorvido pelas plantas e potencialmente tóxico em níveis micromolares (Chandra; Keshavkant, 2021). O principal local de ação do Al é o ápice radicular, interferindo na divisão e elongação celular. O efeito mais rápido e evidente da toxicidade do Al é a inibição do crescimento radicular, seguida pelo espessamento e redução de suas ramificações, reduzindo significativamente o volume de solo explorado pelas raízes e limitando a absorção de água e nutrientes (Kochian, 1995; Matsumoto, 2000). O Al também

reduz a fotossíntese e o crescimento das plantas, resulta no acúmulo de espécies reativas de oxigênio e causa danos aos componentes celulares e bioquímicos (Ofoe *et al*., 2023).

A toxicidade causada pelo Al é considerada o segundo fator de estresse abiótico mais importante na redução da produção agrícola mundial, pois os solos ácidos representam aproximadamente 50% das áreas potencialmente aráveis do mundo (Von Uexküll; Mutert, 1995). No Brasil, estima-se que 70% das áreas com potencial para atividade agrícola apresentem problemas de acidez do solo, com pH entre 3,8 e 5,5 (Quaggio, 2000). A intensificação das atividades humanas, a lixiviação de cátions básicos dos solos e a ocorrência de chuva ácida aceleraram consideravelmente a acidificação do solo nos últimos anos (Hajiboland *et al*., 2023).

O trigo (*Triticum aestivum* L.) é uma das culturas agrícolas mais sensíveis à toxicidade causada pelo Al e é considerado o segundo cereal mais produzido e consumido no mundo, com produção global de 799,71 milhões de toneladas (safra 2024/2025) (USDA, 2025). No Brasil, a cultura ocupou 3,058 milhões de ha na safra 2024, com uma produção de 7,889 milhões de toneladas e produtividade média de 2,57 t ha^{-1}. A demanda nacional por grãos de trigo é de aproximadamente 12,64 milhões de toneladas, tornando necessária a importação deste cereal, com 6,2 milhões de toneladas importadas em 2024 (CONAB, 2025).

A calagem é uma das principais alternativas para aumentar o pH do solo e, consequentemente, reduzir a solubilização do Al. Em áreas sob Sistema de Plantio Direto consolidado, a correção do pH é geralmente restrita às camadas subsuperficiais, uma vez que o calcário é aplicado na superfície do solo sem incorporação mecânica e possui baixa solubilidade (Caires; Guimarães, 2018; Fontoura *et al*., 2019). Abaixo de 0,20 m, observam-se baixos níveis de cálcio (Ca) e magnésio (Mg), o que limita o crescimento radicular. Além disso, altos níveis de Al disponível em camadas mais profundas do solo podem prejudicar ainda mais o crescimento das raízes, reduzindo a capacidade da cultura de acessar água e nutrientes. Isso aumenta sua sensibilidade à seca e diminui seu potencial produtivo (Caires; Guimarães, 2018; Lollato *et al*., 2019).

Cultivares de trigo tolerantes ao Al têm sido cultivadas em solos com altos níveis deste elemento tóxico porque conseguem suportar melhor os efeitos negativos da toxicidade (Aguilera *et al*., 2016; Boff *et al*., 2019). No entanto, genótipos tolerantes ao Al também são afetados por altos níveis de Al disponível no solo. Quando a saturação de Al excede 30% da capacidade de troca catiônica, cultivares sensíveis apresentam perda total de produtividade, enquanto cultivares tolerantes exibem uma redução de 12–52% na produtividade de grãos em comparação com condições de solo com saturação de Al abaixo de 30% (Kariuki *et al*., 2007).

Portanto, o uso de cultivares tolerantes ao Al combinado com a correção do pH do solo através da calagem são estratégias importantes em regiões com predominância de solos ácidos. Isso beneficia o sistema agrícola e melhora a qualidade química do solo (Foloni *et al*., 2023).

A seleção de genótipos tolerantes utilizando solução nutritiva completa contendo Al facilita a avaliação dos danos causados pelo elemento tóxico no sistema radicular das plântulas, permitindo uma avaliação não destrutiva durante os estádios iniciais de desenvolvimento, através do controle tanto do pH quanto das concentrações de Al na solução (Crestani *et al*., 2009). Nos últimos anos, a técnica da solução nutritiva mínima tem sido amplamente utilizada para reduzir o número de reagentes, facilitar a preparação da solução e reduzir a interação do Al com outros íons na solução, o que reduz significativamente a atividade química deste elemento tóxico.

A solução mínima é composta apenas por Al e Ca e tem sido utilizada para caracterizar a tolerância ao Al em milho (Mazzocato *et al*., 2002; Coelho *et al*., 2015), aveia (Crestani *et al*., 2011; Silveira *et al*., 2013) e trigo (Ferraz; Coelho; Matiello, 2020), com variações nas concentrações de Al e Ca dependendo da espécie vegetal e do período de exposição ao elemento tóxico. Neste trabalho, os objetivos foram determinar a concentração efetiva de Al em solução mínima e selecionar fontes de tolerância ao Al em germoplasma de trigo.

MATERIAL E MÉTODOS

CONCENTRAÇÃO DE ALUMÍNIO EM SOLUÇÃO MÍNIMA

Foram avaliadas seis linhagens de trigo do programa de melhoramento genético da Universidade Estadual de Ponta Grossa, bem como as cultivares BH 1146 e Anahuac (Instituto Agronômico de Campinas), utilizadas como controles experimentais de tolerância e sensibilidade ao Al, respectivamente.

O experimento foi realizado em delineamento de blocos casualizados com três repetições. Os tratamentos foram arranjados em esquema de parcelas subdivididas, analisando o efeito das concentrações de Al (0, 2, 4, 6 e 8 mg L^{-1}) nas parcelas e o efeito dos genótipos de trigo (L24, L34, L59, L62, L72, L77, BH 1146 e Anahuac) nas subparcelas, avaliando 12 plântulas por repetição.

As sementes foram germinadas em papel Germitest esterilizado e mantidas em câmara de germinação a temperatura média de 23°C e umidade relativa de 100% por um período de 60 horas, para permitir que a raiz seminal mais longa das plântulas atingisse um comprimento

mínimo de 2 a 3 cm. Após o período de germinação, as raízes seminais mais curtas foram removidas, selecionaram-se plântulas com comprimento uniforme de raiz e determinou-se o comprimento inicial da raiz seminal mais longa em cm (Primeira Leitura - PL).

Posteriormente, as plântulas foram transferidas para bandejas de poliestireno expandido, colocadas sobre a solução mínima e mantidas em uma bandeja plástica com capacidade de 8 L. As soluções mínimas foram preparadas com água deionizada, pH 7 e condutividade de 1,8 μS cm^{-1}. As soluções foram compostas por 40 mg L^{-1} de Ca ($CaCl_2$) e Al ($AlCl_3.6H_2O$) nas concentrações de 0, 2, 4, 6 e 8 mg L^{-1}.

As raízes das plântulas permaneceram em contato com a solução mínima por 48 horas. As soluções foram mantidas sob aeração e luz constantes, e o pH foi ajustado diariamente, mantendo-o na faixa de 4 a 4,5. Após as raízes das plântulas terem sido expostas à solução tratamento, o comprimento da raiz seminal mais longa em cm foi avaliado novamente (Segunda Leitura - SL). A diferença entre a SL e PL foi denominada como diferença de crescimento radicular (DIF) (Mazzocato *et al*., 2002).

A normalidade dos resíduos e a homocedasticidade dos dados para a variável DIF foram testadas. Em seguida, os dados de DIF foram submetidos à análise de variância. Na presença de efeito significativo ($p < 0,05$) para a interação concentrações de Al × genótipos de trigo, as concentrações de Al foram analisadas dentro de cada genótipo através de uma análise de regressão polinomial, utilizando o modelo de regressão quadrático no programa Genes (Cruz, 2016).

SELEÇÃO DE FONTES DE TOLERÂNCIA AO ALUMÍNIO

Foram avaliadas 88 linhagens de trigo do programa de melhoramento genético da Universidade Estadual de Ponta Grossa, derivadas de cruzamentos biparentais artificiais entre oito cultivares de trigo obsoletas (Alcover, BH 1146, BR 18 - Terena, BRS 208, BRS 210, BRS 220, Ônix e OR 1). Além disso, foram avaliadas seis cultivares comerciais (TBIO Audaz, TBIO Ponteiro, OR Quartzo, OR Safira, TBIO Sinuelo e TBIO Toruk) recomendadas para o cultivo no sul do Brasil e nos estados de São Paulo e Mato Grosso do Sul. As cultivares Anahuac (sensível ao Al) e BH 1146 (tolerante ao Al) (Instituto Agronômico de Campinas) foram utilizadas como controles experimentais.

O experimento foi conduzido em delineamento de blocos casualizados com três repetições, avaliando-se oito plântulas por repetição. A solução mínima foi preparada com 40

mg L^{-1} de Ca ($CaCl_2$) e 4 mg L^{-1} de Al ($AlCl_3.6H_2O$), e mantida em um tanque de fibra de vidro com capacidade de 280 L.

Os procedimentos adotados para a germinação das sementes, preparo das plântulas e avaliação do comprimento da raiz seminal mais longa de cada plântula, antes e após a exposição à solução mínima, foram realizados conforme descrito anteriormente.

Os dados relativos à variável DIF foram submetidos à análise de variância e as médias dos genótipos ao teste de agrupamento de Scott-Knott ($p < 0,05$). Com base nos resultados da análise de variância, os parâmetros genéticos foram estimados utilizando o programa Genes (Cruz 2016). Além disso, o índice de tolerância relativa ao Al (ITR_{Al}) foi calculado utilizando a fórmula adaptada de Camargo, Felicio e Ferreira Filho (1991):

$$ITR_{Al} = \left[\frac{(DIFx - DIFs)}{(DIFt - DIFs)} \text{ x } 4,0\right] + 1,0$$

Onde: DIFx = DIF obtido para cada genótipo; DIFs = DIF obtido para o controle experimental sensível; DIFt = DIF obtido para o controle experimental tolerante.

Os controles experimentais sensível e tolerante assumiram valores de ITR_{Al} iguais a 1,0 e 5,0, respectivamente.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

CONCENTRAÇÃO DE ALUMÍNIO EM SOLUÇÃO MÍNIMA

Os resultados da análise de variância para a variável DIF mostraram efeito altamente significativo pelo teste F ($p < 0,01$) para a interação concentrações × genótipos (Tabela 5.1). A análise das concentrações de Al dentro de cada genótipo mostrou que, na concentração de 2 mg L^{-1} de Al, houve uma redução drástica no crescimento radicular de todos os genótipos de trigo (Figura 5.1). L24, L59, L62 e a cultivar Anahuac, utilizada como controle sensível ao Al, apresentaram uma redução muito evidente no crescimento radicular após as raízes serem expostas a 2 mg L^{-1} de Al, enquanto mantiveram o crescimento radicular relativamente estável nas concentrações de 4, 6 e 8 mg L^{-1}. Por outro lado, L34, L72, L77 e a cultivar BH 1146, utilizada como controle tolerante ao Al, mostraram uma redução significativa no crescimento radicular na concentração de 4 mg L^{-1} de Al, mantendo o crescimento constante nas concentrações de 6 e 8 mg L^{-1}.

De acordo com Silveira *et al*. (2013), além de observar o DIF sob condições de estresse por Al, a redução percentual desta variável deve ser avaliada, pois esses dados podem refletir o

quanto o elemento tóxico afetou o metabolismo da planta. Assim, os resultados mostraram que, na concentração de 2 mg L^{-1} de Al, os genótipos apresentaram uma redução média de DIF de 71%, em comparação com o DIF observado na ausência de Al na solução mínima. Na concentração de 4 mg L^{-1}, houve uma redução média de 84% (Figura 5.1), enquanto nas concentrações de 6 e 8 mg L^{-1}, a redução média foi de 88 e 90%, respectivamente. Dessa forma, pode-se observar que, a partir da concentração de 4 mg L^{-1} de Al, os genótipos não apresentaram uma redução média significativa de DIF, evidenciando que esta concentração foi eficaz em discriminar genótipos tolerantes e sensíveis ao Al.

Tabela 5.1 - Resumo da análise de variância para a Diferença de Crescimento Radicular (DIF) no experimento para determinar a concentração eficaz de alumínio em solução mínima e no experimento para selecionar fontes de tolerância ao alumínio.

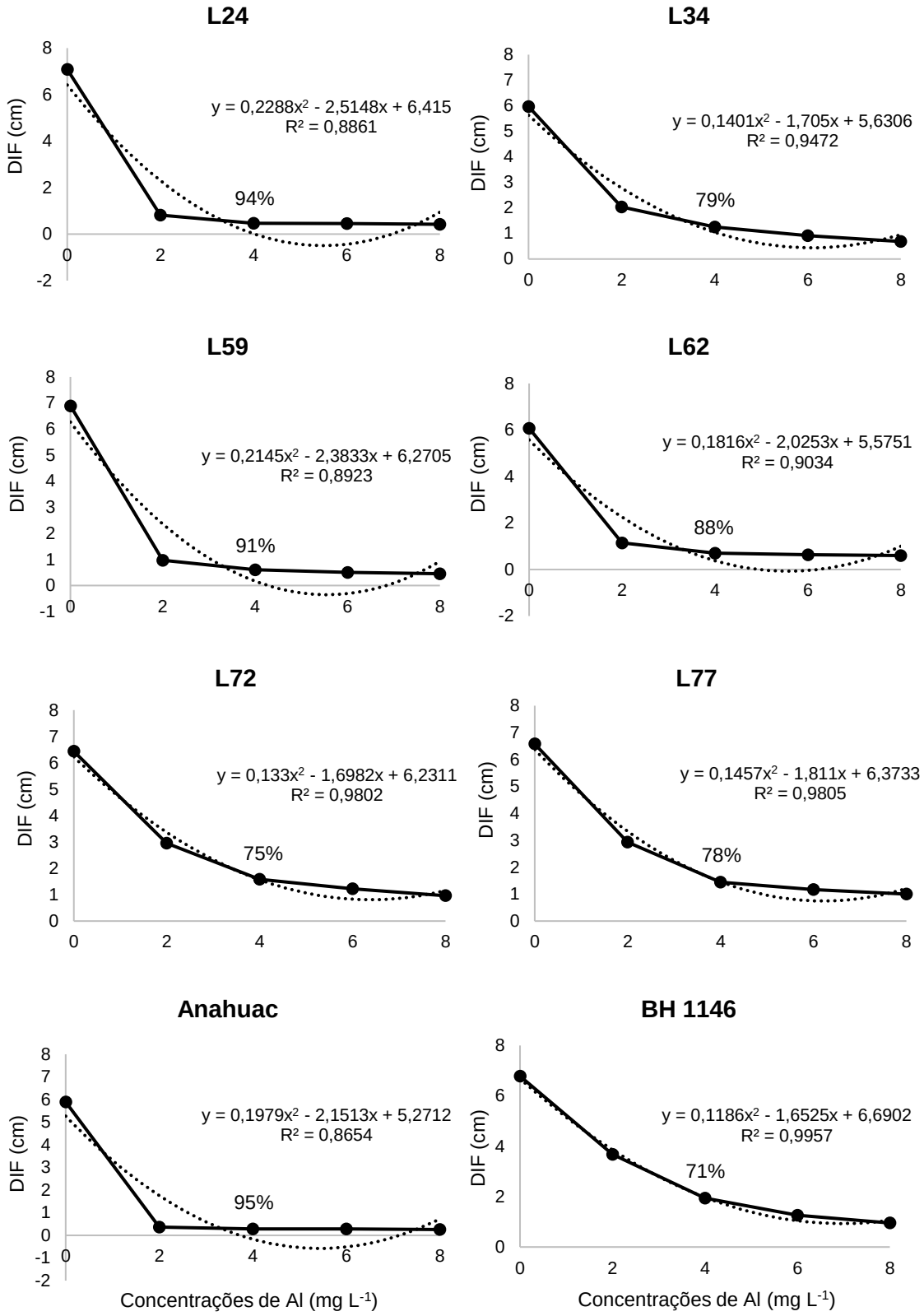
Fontes de Variação [1]	**Graus de Liberdade**	**Quadrado Médio**
Blocos	2	0,012
Concentrações	4	143,606**
Resíduo (a)	8	0,293
Genótipos	7	3,981**
Concentrações x Genótipos	28	0,704**
Resíduo (b)	70	0,049
Média Geral (cm)		2,17
CV parcela (%)		24,98
CV subparcela (%)		10,25
Fontes de Variação [2]	**Graus de Liberdade**	**Quadrado Médio**
Blocos	2	0,061
Genótipos	95	0,189**
Resíduo	190	0,008
Média Geral (cm)		0,95
CV (%)		9,30

Parâmetros Genéticos

$\hat{\sigma}_P^2$	$\hat{\sigma}_G^2$	$\hat{\sigma}_E^2$	$\hat{h}_a^2$	CVg	CVe	*b*
0,0629	0,0603	0,0026	95,94	25,97	9,28	2,81

[1]: Experimento para determinar a concentração eficaz de alumínio em solução mínima; [2]: Experimento para selecionar fontes de tolerância ao alumínio; ** significativo a 1% de probabilidade; CV: coeficiente de variação; $\hat{\sigma}_P^2$: variância fenotípica; $\hat{\sigma}_G^2$: variância genotípica; $\hat{\sigma}_E^2$: variância ambiental; $\hat{h}^2_a$: herdabilidade no sentido amplo; CVg: coeficiente de variação genético; CVe: coeficiente de variação ambiental; *b*: quociente *b*. Fonte: O autor.

Figura 5.1 - Efeito de concentrações de alumínio (Al) (0, 2, 4, 6 e 8 mg L^{-1}) em solução mínima sobre a Diferença de Crescimento Radicular (DIF) nas linhagens L24, L34, L59, L62, L72 e L77, e nas cultivares Anahuac (controle sensível ao Al) e BH 1146 (controle tolerante ao Al). As porcentagens indicam a redução de DIF na concentração de 4 mg L^{-1} de Al.



Fonte: O autor.

Os resultados deste estudo indicaram que, em genótipos sensíveis ao Al, baixas concentrações do elemento causam a paralisação do crescimento radicular devido à inibição da divisão e da elongação celular. No entanto, em genótipos tolerantes, o crescimento radicular é paralisado apenas após as raízes serem expostas a concentrações mais elevadas de Al (Kochian, 1995). Os ápices radiculares são a parte mais sensível do sistema radicular e respondem a concentrações micromolares de Al. Assim, a rápida inibição do crescimento radicular é um dos principais sintomas da toxicidade do Al (Huang *et al*., 2014) e é amplamente utilizada como marcador na avaliação da sensibilidade/tolerância ao Al (Awasthi *et al*., 2017). A inibição do crescimento radicular induzida pelo Al ocorre porque o Al atinge inicialmente a epiderme e o córtex das raízes e liga-se instantaneamente às paredes das células radiculares através de grupos fosfato e carboxila carregados negativamente, constituintes da pectina, celulose e hemicelulose, que são compostos das paredes celulares radiculares que servem como barreira protetora contra o estresse abiótico. A ligação do Al às paredes das células radiculares compromete a integridade e as funções da parede celular, incluindo a expansão celular e o crescimento total da raiz (Geng *et al*. 2017; Silva *et al*., 2020; Wu *et al*., 2022).

Um estudo recente mostrou que, em raízes de trigo, o estresse por Al desencadeia o acúmulo excessivo de aldeídos de cadeia curta derivados da peroxidação lipídica induzida pelo Al. Os aldeídos exacerbam a toxicidade do Al em plântulas de trigo, aumentando consideravelmente a retenção de Al nas paredes celulares radiculares. Isso ocorre devido a um aumento no conteúdo de polissacarídeos da parede celular e nos níveis de desmetilação da pectina, resultando em um aumento no número de sítios potenciais de ligação de Al e, consequentemente, em um alto acúmulo de Al nas raízes de trigo (Liang *et al*., 2022).

Os resultados mostraram que, na ausência de Al na solução mínima, a linhagem L24 apresentou DIF de 7,08 cm, enquanto a cultivar Anahuac apresentou DIF de 5,89 cm (Figura 5.1). Essa diferença no crescimento radicular entre os genótipos na ausência de Al pode ser atribuída à quantidade de tecido de reserva nas sementes, que inclui o endosperma e a camada de aleurona no trigo. O tecido de reserva está diretamente relacionado à massa da semente, uma característica intrinsecamente ligada ao genótipo e que afeta diretamente o crescimento inicial das plântulas (Peterson; Klepper; Rickman, 1989).

Adaptando a metodologia de solução mínima para avaliar a tolerância ao Al em genótipos de milho, Mazzocato *et al*. (2002) observaram que uma concentração de 6 mg L^{-1} de Al ($Al_2(SO_4)_3.18H_2O$) e 40 mg L^{-1} de Ca ($CaCl_2.2H_2O$), durante o período de exposição de 48 horas, foi eficiente para caracterizar a tolerância ao Al através da avaliação do DIF. Em contraste, Coelho *et al*. (2015) observaram que houve uma redução significativa na variável

DIF à medida que a concentração de Al aumentava em solução mínima contendo 40 mg L^{-1} de Ca ($CaCl_2.2H_2O$). Os autores notaram que a exposição das raízes a 4 mg L^{-1} de Al ($AlCl_3.6H_2O$) por 48 horas foi eficaz na seleção de híbridos de milho tolerantes ao Al.

Avaliando a resposta de genótipos de aveia submetidos ao estresse por Al utilizando solução mínima, Silveira *et al*. (2013) observaram que a exposição das raízes a uma concentração de 6 mg L^{-1} de Al ($Al_2(SO_4)_314\text{-}18H_2O$) e 5 mg L^{-1} de Ca ($CaCl_2.2H_2O$) por um período de 72 horas, seguida pela exposição das raízes a uma solução contendo 50 mg L^{-1} de Ca ($CaCl_2.2H_2O$) por um período de 96 horas, foi adequada para diferenciar genótipos de aveia sensíveis e tolerantes ao Al, através da avaliação da retomada do crescimento das raízes.

Estudos sobre a avaliação da tolerância ao Al em trigo, utilizando a metodologia de solução mínima, mostraram que uma concentração de 4 mg L^{-1} de Al ($AlCl_3.6H_2O$) e 40 mg L^{-1} de Ca ($CaCl_2.2H_2O$), com exposição por 48 horas, foi eficaz na triagem (*screening*) de linhagens endogâmicas de trigo para tolerância e/ou sensibilidade ao Al (Ferraz; Coelho; Matiello, 2020).

O uso da metodologia de solução mínima para avaliar a tolerância ao Al reduz a quantidade de reagentes em comparação com soluções nutritivas completas, além de oferecer agilidade na produção das soluções (Crestani *et al*., 2011). Os resultados deste estudo com as cultivares BH 1146 e Anahuac, controle tolerante e sensível ao Al, respectivamente, confirmaram a eficiência do uso da metodologia da solução mínima (4 mg L^{-1} de Al + 40 mg L^{-1} de Ca) para caracterizar a tolerância e/ou sensibilidade ao Al em plântulas de trigo.

SELEÇÃO DE FONTES DE TOLERÂNCIA AO ALUMÍNIO

Os resultados da análise de variância para o DIF mostraram um efeito altamente significativo ($p < 0,01$) para os genótipos de trigo (Tabela 5.1), demonstrando a existência de ampla variabilidade genética para a tolerância ao Al no germoplasma estudado.

A análise de agrupamento dos genótipos para a variável DIF revelou a formação de nove grupos estatísticos (Tabela 5.2). O maior DIF foi observado para a cultivar BH 1146 (1,90 cm), controle tolerante ao Al, enquanto o menor valor foi encontrado para a cultivar Anahuac (0,31 cm), controle sensível. As linhagens L34 e L72 destacam-se positivamente, com DIF de 1,59 e 1,53 cm, respectivamente, demonstrando serem excelentes fontes de tolerância ao Al. Essas linhagens podem ser recomendadas para a composição de blocos de cruzamento em programas de melhoramento de trigo para a produção de progênies mais tolerantes ao Al. Estudos complementares devem ser realizados com essas linhagens em condições de solos

ácidos com alta saturação por Al para validar sua tolerância a esse elemento tóxico. Os resultados também mostraram que 60 linhagens do germoplasma de trigo avaliado apresentam DIF superior às cultivares comerciais, indicando o alto potencial do germoplasma para a tolerância ao Al.

A cultivar Anahuac originou-se no México e é reconhecida mundialmente por sua alta sensibilidade ao Al, visto que passou por baixa pressão de seleção para tolerância, uma vez que muitos solos mexicanos não apresentam problemas de acidez e, consequentemente, Al tóxico (Sousa, 1998). Devido a essa alta sensibilidade ao Al, a Anahuac é amplamente utilizada em estudos como controle experimental sensível. Camargo *et al*. (2006) observaram alta sensibilidade ao Al na cultivar Anahuac, evidenciada pela ausência de crescimento radicular após a exposição a soluções nutritivas completas contendo 2, 4, 6, 8 e 10 mg L^{-1} de Al ($Al_2(SO_4)_318H_2O$) por 48 horas. Por outro lado, a cultivar BH 1146, proveniente do cruzamento entre as cultivares Alfredo Chaves e Polyssu, é reconhecida como fonte de tolerância ao Al (Garcia-Oliveira *et al*., 2015). Camargo *et al*. (2006) relataram alta tolerância ao Al na cultivar BH 1146, com o maior crescimento radicular entre dez cultivares comerciais, após exposição por 48 horas a uma solução nutritiva completa contendo 2, 4, 6, 8 e 10 mg L^{-1} de Al ($Al_2(SO_4)_318H_2O$). Posteriormente, Camargo *et al*. (2008) constataram que os genótipos que apresentaram o maior crescimento radicular em soluções nutritivas completas contendo 2, 4, 6, 8 e 10 mg L^{-1} de Al ($Al_2(SO_4)_318H_2O$) por um período de 48 horas foram os genótipos que apresentaram a maior produtividade sob condições de solo ácido e cultivo de sequeiro.

Ampla variabilidade genética para a tolerância ao Al também foi observada por Bertan *et al*. (2006), ao avaliarem 23 cultivares de trigo expostas a uma solução de tratamento contendo 1 μM de Al por 48 horas, e posteriormente a uma solução nutritiva completa por 72 horas, avaliando a retomada do crescimento radicular. Segundo os autores, 11 genótipos destacaram-se positivamente e poderiam ser utilizados em programas de cruzamento para a obtenção de progênies superiores para tolerância ao Al.

Tabela 5.2 - Diferença de Crescimento Radicular (DIF) de genótipos de trigo submetidos ao estresse por Al em solução mínima.

Genótipos	DIF (cm)	Genótipos	DIF (cm)	Genótipos	DIF (cm)	Genótipos	DIF (cm)	Genótipos	DIF (cm)
BH 1146	1,90 a	L42	1,08 e	L16	0,94 f	TBIO Ponteiro	0,86 f	L14	0,74 g
L34	1,59 b	L27	1,07 e	L63	0,94 f	L05	0,86 f	L10	0,74 g
L72	1,53 b	L87	1,06 e	L66	0,94 f	L86	0,85 f	L68	0,73 g
L77	1,46 c	L26	1,06 e	L04	0,93 f	L32	0,85 f	L70	0,71 g
L44	1,40 c	L18	1,04 e	L02	0,92 f	TBIO Audaz	0,84 f	TBIO Sinuelo	0,71 g
L74	1,39 c	L80	1,03 e	L48	0,92 f	TBIO Toruk	0,84 f	OR Safira	0,71 g
L83	1,39 c	L31	1,01 e	L51	0,92 f	L25	0,81 g	L40	0,70 g
L78	1,38 c	L45	1,00 e	L52	0,91 f	L20	0,80 g	L79	0,68 g
L37	1,36 c	L09	1,00 e	L15	0,91 f	L38	0,80 g	L13	0,67 g
L82	1,30 d	L29	0,99 e	L19	0,90 f	L61	0,79 g	L28	0,66 g
L73	1,28 d	L53	0,99 e	L49	0,90 f	L33	0,79 g	L23	0,65 g
L35	1,25 d	L75	0,99 e	L22	0,90 f	OR Quartzo	0,78 g	L21	0,61 h
L57	1,23 d	L88	0,98 e	L08	0,90 f	L50	0,78 g	L24	0,53 h
L76	1,21 d	L39	0,97 e	L11	0,90 f	L12	0,78 g	L62	0,52 h
L69	1,20 d	L67	0,96 f	L47	0,89 f	L84	0,78 g	L59	0,52 h
L36	1,19 d	L06	0,96 f	L55	0,88 f	L03	0,76 g	Anahuac	0,31 i
L56	1,15 d	L54	0,95 f	L07	0,88 f	L85	0,76 g		
L46	1,15 d	L01	0,95 f	L60	0,87 f	L65	0,76 g		
L81	1,11 d	L58	0,95 f	L41	0,86 f	L64	0,75 g		
L30	1,11 d	L71	0,94 f	L17	0,86 f	L43	0,75 g		

Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott ($p < 0,05$). Fonte: O autor.

Portaluppi *et al*. (2010) classificaram 14 genótipos de trigo quanto à tolerância ao Al após exposição por 96 horas a uma solução nutritiva contendo 2 mg L^{-1} de Al ($AlCl_3$). Com base na avaliação do crescimento das raízes principais e secundárias maiores, utilizando as cultivares IAC 5-Maringá e Anahuac 75 como controles tolerante e sensível ao Al, respectivamente, os autores classificaram os genótipos BRS Guamirim, BRS 194, IPR 85, BRS Buriti, BRS Angico, BRS Guabiju e IAC 5-Maringá como tolerantes ao Al. Os genótipos Jesuíta, PF 844005, IPR 87 e BRS 229 foram classificados como moderadamente tolerantes, BRS 209 como moderadamente sensível, e as cultivares Anahuac 75 e CD 104 como sensíveis ao Al.

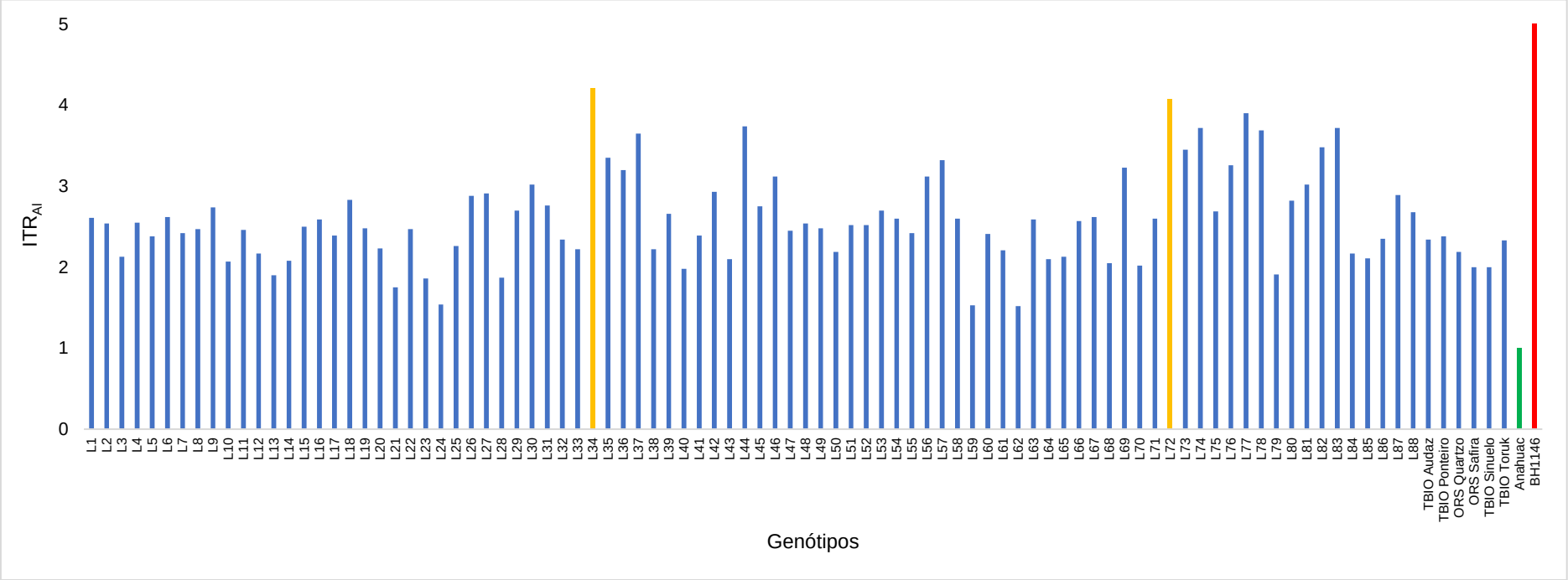
Avaliando a tolerância ao Al de 20 cultivares de trigo cultivadas em vasos contendo solo ácido e altos níveis de Al trocável, em um experimento de curta duração, Pereira (2018) observou que houve uma separação clara entre genótipos amplamente reconhecidos como sensíveis ou tolerantes ao Al, visto que o menor comprimento radicular relativo foi observado para os genótipos Tiacena 1, Embrapa 10 e Anahuac 75, previamente caracterizados em condições de campo como sensíveis ao Al, e os maiores comprimentos para os genótipos BH 1146 e C33, classificados como tolerantes (Aguilera *et al*., 2016).

A triagem (*screening*) da tolerância e/ou sensibilidade ao Al de diferentes genótipos baseada no ITR_{Al} mostrou que as linhagens apresentaram valores de ITR_{Al} variando de 1,43 a 4,21, enquanto o controle sensível (Anahuac) e tolerante (BH 1146) apresentaram valores de 1 e 5, respectivamente. As linhagens L34 e L72 destacaram-se positivamente, com ITR_{Al} de 4,21 e 4,07, respectivamente, sendo consideradas as mais tolerantes ao Al. De todas as linhagens avaliadas, 74 exibiram valores de ITR_{Al} entre 2,1 e 3,9, e apenas 12, com valores de ITR_{Al} abaixo de 2, foram consideradas as mais sensíveis ao Al (Figura 5.2).

Ao avaliar o crescimento radicular de genótipos de trigo submetidos ao estrese por Al em solução nutritiva completa contendo 10 mg L^{-1} de Al ($Al_2(SO_4)_318H_2O$) por 48 horas, Camargo *et al*. (2006) relataram que os genótipos BH 1146, IAC-364, IAC-377, IAC-24, IAC-373 e IAC-378 apresentaram ITR_{Al} variando de 4 a 5,4, demonstrando alta tolerância ao Al. Em contraste, Anahuac, IAC-289, IAC-350 e IAC-370 apresentaram ITR_{Al} entre 1 a 1,7, indicando alta sensibilidade ao elemento tóxico.

Ferraz, Coelho e Matiello (2020), avaliando 45 genótipos de trigo expostos a uma solução mínima contendo 4 mg L^{-1} de Al por 48 horas, observaram que as linhagens L01, L03 e L38 apresentaram ITR_{Al} superior a 4,0, evidenciando alta tolerância ao Al entre os genótipos estudados.

Figura 5.2 - Índice de tolerância relativa ao alumínio (ITR_{Al}) dos genótipos de trigo. Cultivares Anahuac (controle sensível ao Al) e BH 1146 (controle tolerante ao Al).



Fonte: O autor.

As estimativas dos parâmetros genéticos mostraram uma contribuição maior do componente genético em relação ao componente ambiental na formação da variância fenotípica ($\hat{\sigma}_P^2$) do DIF, indicando que o crescimento da raiz principal é uma característica fenotípica confiável para a identificação e prospecção de genótipos de trigo tolerantes ao Al, utilizando a metodologia da solução mínima (Ca + Al). A variância genotípica ($\hat{\sigma}_G^2$) foi de 0,0603 e a variância ambiental ($\hat{\sigma}_E^2$) apenas 0,0026 (Tabela 5.1). Este alto valor para a variância genotípica indicou a presença de variabilidade genética para a tolerância ao Al, possibilitando o sucesso com a seleção artificial. Por outro lado, o baixo valor estimado para a variância ambiental indicou boa uniformidade da condição experimental, ou seja, da solução mínima utilizada para expor as raízes das plântulas ao Al.

A herdabilidade no sentido amplo ($\hat{h}_a^2$) foi de 95,94% (Tabela 5.1), indicando que o componente genético contribuiu mais para a variância fenotípica do que o componente ambiental. Este resultado foi superior ao encontrado por Ferraz, Coelho e Matiello (2020) ao avaliar a tolerância ao Al em 45 genótipos de trigo expostos a uma solução mínima contendo 4 mg L^{-1} de Al por 48 horas, com uma estimativa de 83,6%. Os resultados deste estudo indicaram que a seleção artificial é muito facilitada e que o ganho genético pode ser alcançado selecionando para a tolerância ao Al, visto que a maior parte da variação fenotípica na tolerância e/ou sensibilidade foi explicada por efeitos genéticos.

O coeficiente de variação genético (CVg) foi de 25,97%, muito superior ao coeficiente de variação ambiental (CVe) (Tabela 5.1), indicando a existência de ampla variabilidade genética para a tolerância ao Al neste germoplasma. O quociente *b* expressa a relação entre o CVg e o CVe e é considerado um parâmetro genético de grande importância nos programas de melhoramento, pois estima a proporção da variação fenotípica que é atribuída às diferenças genéticas entre os indivíduos (Vencovsky; Barriga, 1992). Neste trabalho, o quociente *b* apresentou valor de 2,81, indicando uma condição muito favorável para a seleção artificial, ao selecionar genótipos com maior desempenho fenotípico para a variável DIF.

As estimativas dos parâmetros genéticos indicaram uma grande contribuição da variância genética, um pequeno efeito do componente ambiental e alta herdabilidade no sentido amplo para a variável DIF, sugerindo que a herança da tolerância ao Al é provavelmente baseada na ação de poucos genes com grande efeito fenotípico. Além disso, o alto quociente *b* demonstrou uma situação muito favorável para a seleção da tolerância ao Al em populações segregantes de trigo, com base na avaliação do crescimento radicular da raiz seminal mais longa em solução mínima.

CONCLUSÕES

A concentração de 4 mg L^{-1} de Al foi eficaz para discriminar genótipos sensíveis e tolerantes ao Al, utilizando a metodologia da solução mínima.

As linhagens do germoplasma de trigo avaliado apresentaram ampla variabilidade genética para a tolerância ao Al.

As linhagens L34 e L72 se destacaram como excelentes fontes de tolerância ao Al dentro do germoplasma, com base na metodologia da solução mínima, podendo ser utilizadas em cruzamentos futuros para a obtenção de progênies superiores quanto a tolerância ao Al.

6 CAPACIDADE DE COMBINAÇÃO E CONTROLE GENÉTICO DA TOLERÂNCIA AO ALUMÍNIO EM TRIGO: EFEITOS ADITIVOS E RECÍPROCOS

RESUMO

Este estudo avaliou a capacidade de combinação para a tolerância ao alumínio (Al) em trigo, utilizando um esquema dialélico completo entre oito genótipos contrastantes de germoplasmas distintos. A tolerância ao Al foi avaliada com base na diferença de crescimento radicular (DIF) da raiz seminal mais longa em solução mínima. Efeitos significativos foram observados para a capacidade geral de combinação (CGC), capacidade específica de combinação (CEC) e efeitos recíprocos, indicando o envolvimento de efeitos genéticos aditivos, não aditivos e maternos ou extracromossômicos na tolerância ao Al. A razão entre as somas de quadrados CGC/CEC foi de 9,0, demonstrando predominância da ação gênica aditiva. BH 1146, L34, L72 e L77 exibiram estimativas de CGC positivas e elevadas. Estes resultados indicam que a tolerância ao Al é governada por mecanismos genéticos distintos, com prevalência de efeitos aditivos. BH 1146, L72 e L77 são os parentais mais promissores para o desenvolvimento de populações segregantes com maior tolerância ao Al. Além disso, a seleção recorrente é recomendada dada a alta variância genética aditiva observada.

Palavras-chave: *Triticum aestivum* L., Estresse abiótico, Herança, Capacidade geral de combinação.

COMBINING ABILITY AND GENETIC CONTROL OF ALUMINUM TOLERANCE IN WHEAT: ADDITIVE AND RECIPROCAL EFFECTS

ABSTRACT

This study evaluated the combining ability for aluminum (Al) tolerance in wheat using a complete diallel design among eight contrasting genotypes from distinct germplasm. Al tolerance was assessed based on the root growth difference (RGD) of the longest seminal root in a minimum solution. Significant effects were observed for general combining ability (GCA), specific combining ability (SCA), and reciprocal effects, indicating the involvement of additive, non-additive, and maternal or extrachromosomal genetic effects in Al tolerance. The GCA/SCA

sum of squares ratio was 9.0, demonstrating a predominance of additive genetic action. BH 1146, L34, L72, and L77 exhibited high positive GCA estimates. These results indicate that Al tolerance is governed by distinct genetic mechanisms, with a prevalence of additive effects. BH 1146, L72, and L77 are the most promising parents for developing segregating populations with enhanced Al tolerance. Furthermore, recurrent selection is recommended given the high additive genetic variance observed.

Key words: *Triticum aestivum* L., Abiotic stress, Inheritance, General combining ability, Reciprocal effects.

INTRODUÇÃO

O trigo (*Triticum aestivum* L.) é o segundo cereal mais produzido e consumido no mundo. Na safra 2024/2025, a cultura ocupou 222,52 milhões de hectares, resultando em uma produção global de 800,43 milhões de toneladas (USDA, 2026). No Brasil, aproximadamente 2,44 milhões de hectares foram cultivados em 2025, com produção estimada em 7,87 milhões de toneladas. Apesar dos aumentos significativos na produção nacional, o país permanece altamente dependente de importações, que atingiram 6,2 milhões de toneladas em 2024 (CONAB, 2026).

O potencial produtivo do trigo pode ser reduzido em até 40% devido a toxicidade do alumínio (Al), o principal fator limitante para o crescimento das plantas em solos ácidos (Kochian *et al*., 2015). Embora a toxicidade do Al constitua um obstáculo à produção global de trigo, a sua intensidade varia significativamente entre as principais regiões produtoras. Nos solos tropicais e subtropicais do Brasil, esta questão é onipresente; aproximadamente 70% das áreas com potencial agrícola apresentam acidez acentuada (pH 3,8 a 5,5), frequentemente associada a uma baixa disponibilidade de fósforo (Quaggio, 2000). Em comparação, a acidez do solo afeta quase 50% das terras agrícolas na Austrália, causando perdas significativas de produtividade no cinturão do trigo (Gazey; Davies; Master, 2014). Na América do Norte, embora os solos neutros sejam comuns nas Grandes Planícies, a acidificação da camada superficial do solo tem progredido no noroeste dos Estados Unidos. Por exemplo, na região de Palouse, em Washington e Idaho, a fertilização intensiva com nitrogênio reduziu o pH da camada superficial do solo para valores inferiores a 5,0 e, em algumas áreas, para valores tão baixos quanto 4,0 (McFarland; Huggins; Koenig, 2015). Nestes níveis de pH inferiores a 5,5, o Al trivalente (Al^{3+}) torna-se solúvel e é facilmente absorvido pelas raízes, prejudicando

gravemente o desenvolvimento das plantas e tornando a toxicidade do Al uma grande ameaça para a produtividade local e global (Sposito, 2008; Malavolta, 2006). Em última análise, esta convergência de desafios de degradação do solo em ambientes tanto temperados como tropicais, reforça a necessidade de identificar fontes genéticas de tolerância que funcionem de forma estável em diversas condições ambientais.

O ápice radicular é o local primário de ação do Al, onde ele interfere na divisão e alongamento celular, inibindo o crescimento das raízes e reduzindo a eficiência na absorção de água e nutrientes (Matsumoto, 2000; Wang *et al*., 2016). Consequentemente, a redução do crescimento radicular é amplamente utilizada como marcador para avaliar a sensibilidade ou tolerância ao Al (Awasthi *et al*., 2017). Esse efeito negativo é agravado pela seca e pela baixa disponibilidade de nutrientes, particularmente cálcio, magnésio, fósforo e nitrogênio, nos solos de baixa fertilidade predominantes em zonas tropicais e subtropicais (Zhao; Chen; Shen, 2014; Fontoura *et al*., 2019). Além disso, o Al induz outros efeitos fitotóxicos, como redução da fotossíntese, acúmulo de espécies reativas de oxigênio e danos a componentes bioquímicos (Ofoe *et al*., 2023).

O trigo está entre as culturas mais sensíveis à toxicidade do Al; uma queda no pH do solo de 6,5 para 4,5 pode causar uma redução de 30% na produtividade (Lukin; Epplin, 2003). No entanto, ampla variabilidade genética tem sido relatada em diferentes germoplasmas (Aguilera *et al*., 2019; Ferraz; Coelho; Matiello, 2020). A tolerância ao Al no trigo é uma característica fisiológica complexa, regulada principalmente pela exsudação de ácidos orgânicos a partir do ápice radicular, que quelatam os íons Al^{3+} na rizosfera. O gene *TaALMT1* (*Aluminum-activated Malate Transporter 1*), localizado no braço longo do cromossomo 4D, é o principal determinante desta característica, codificando uma proteína de membrana que facilita o efluxo de malato ativado por Al (Sasaki *et al*., 2004). No entanto, um segundo mecanismo complementar envolve o gene *TaMATE1B* (*Multidrug and Toxic Compound Extrusion*), localizado no braço longo do cromossomo 4B, que interfere no efluxo constitutivo de citrato (Ryan *et al*., 2009). Enquanto o *TaALMT1* fornece a tolerância de base na maioria do germoplasma brasileiro, o *TaMATE1B* contribui para um fenótipo de maior tolerância. Isto é particularmente evidente na cultivar Toropi, onde uma inserção de um retrotransposon do tipo *Sukkula* no promotor do *TaMATE1B* leva a uma elevada expressão gênica constitutiva e a uma secreção aumentada de citrato (Aguilera *et al*., 2019, Boff *et al*., 2019). A ação sinérgica da exsudação de malato (via *TaALMT1*) e citrato (via *TaMATE1B*) representa uma estratégia superior para a desintoxicação do Al, ressaltando a complexidade genética e a importância estratégica de combinar estas diferentes vias fisiológicas em programas de melhoramento

genético. Embora a identificação destes genes nucleares tenha sido crucial, considerar a herança extracromossômica (através de genomas mitocondriais ou plastidiais) poderia melhorar ainda mais as estratégias de melhoramento genético (Ramalho; Santos; Zimmermann, 1993).

Compreender esses mecanismos genéticos é vital para o desenvolvimento de cultivares adaptadas a solos ácidos (Hartwig *et al*., 2007). Cultivares tolerantes ao Al mostram perdas de produtividade significativamente menores (12 a 52%) sob alta saturação de Al (> 30%) em comparação com cultivares sensíveis, que podem apresentar perda total de produtividade (Kariuki *et al*., 2007). Estudos recentes indicam que, embora o pH ideal para o trigo seja 6,92, a produtividade permanece estável entre 6,34 a 7,49 (Du *et al*., 2024). Portanto, combinar cultivares tolerantes ao Al com a correção da acidez do solo (calagem) otimiza o sistema agrícola (Foloni *et al*., 2023).

Para obter genótipos recombinantes superiores, é essencial maximizar a variabilidade genética por meio de cruzamentos entre parentais apropriados. Cruzamentos dialélicos são particularmente eficazes para esse propósito, pois permitem a estimativa da capacidade geral de combinação (CGC) e capacidade específica de combinação (CEC). Esse conhecimento facilita a seleção de linhagens superiores para hibridação, ao mesmo tempo que proporciona uma compreensão mais aprofundadas do controle genético de características agronômicas fundamentais (Bertan; Carvalho; Oliveira, 2007; Ceyhan *et al*., 2025; Dalgiç *et al*., 2025). Embora cultivares como Toropi e BH 1146 sejam fontes bem estabelecidas de tolerância ao Al, a sua capacidade de combinação em cruzamentos recíprocos com cultivares modernas continua em grande parte por explorar. Apesar da extensa investigação histórica sobre esta cultura, os estudos que avaliam o papel dos efeitos recíprocos no germoplasma brasileiro moderno continuam a ser escassos, o que dificulta a implementação de estratégias de melhoramento genético direcionadas. Por conseguinte, o presente estudo teve como objetivo estimar a capacidade de combinação de linhagens de trigo previamente selecionadas pela tolerância ao Al. A nossa hipótese é que, embora a ação aditiva dos genes nucleares seja o principal determinante da tolerância ao Al no germoplasma de trigo estudado, efeitos maternos ou extracromossômicos significativos também influenciam a resposta fenotípica, levando a diferenças dependendo da direção do cruzamento.

MATERIAL E MÉTODOS

MATERIAL VEGETAL E CRUZAMENTOS

Cruzamentos controlados foram realizados utilizando um esquema dialélico completo (Griffing, 1956) entre oito genótipos de trigo com níveis contrastantes de tolerância ao Al. Seis linhagens endogâmicas, previamente caracterizadas quanto à tolerância ao Al pela metodologia da solução mínima (Ca + Al), foram selecionadas com base na diferença de crescimento radicular (DIF) da raiz seminal mais longa. As linhagens L34, L72 e L77 foram categorizadas como tolerantes ao Al, enquanto L24, L59 e L62 foram sensíveis ao Al (Finger *et al*., 2026). Essas linhagens foram derivadas de cruzamentos biparentais entre cinco cultivares obsoletas de trigo (Alcover, BH 1146, BRS 210, BRS 220 e Ônix).

Estas linhagens endogâmicas foram derivadas de cruzamentos biparentais entre cinco cultivares tradicionais de trigo que representam um recorte histórico e genético do melhoramento do trigo no Brasil. A cultivar BH 1146, desenvolvida em 1955 no Instituto Agronômico de Belo Horizonte, teve origem no cruzamento PG 1 // Fronteira/Mentana e continua a ser uma referência mundial em termos de tolerância ao Al. As outras quatro cultivares foram desenvolvidas por programas de melhoramento genético mais recentes: Alcover (2000; genealogia Ocepar 16*2/Embrapa 27) e Ônix (2001; CEP 24/Rubi Sib), ambas da OR Sementes Ltda., e BRS 210 (2002; CPAC 89110 /3/ BR 23 // CEP 19/PF 85490) e BRS 220 (2003; Embrapa 16/TB 108), ambas desenvolvidas pela Embrapa Soja (CNPSo). Estas cultivares foram selecionadas pelas suas características agronômicas contrastantes e adaptação a ambientes subtropicais, proporcionando a variabilidade genética a partir da qual as linhagens endogâmicas foram estabelecidas. As cultivares BH 1146 (tolerante ao Al) e Anahuac (sensível ao Al) foram incluídas como controles experimentais.

A massa de mil sementes foi determinada para todos os genótipos parentais, a fim de caracterizar o seu potencial de reserva. Os valores foram: L24 (37,58 g), L62 (39,62 g), L72 (41,44 g), L77 (44,29 g), L59 (44,43 g), L34 (46,24 g), BH 1146 (49,30 g) e Anahuac (52,05 g). Estes valores fornecem uma base de referência para avaliar se a massa inicial das sementes influencia os resultados do DIF sob estresse por Al.

AVALIAÇÃO FENOTÍPICA PARA TOLERÂNCIA AO ALUMÍNIO

A avaliação fenotípica dos oito parentais e 56 híbridos F_1 (incluindo recíprocos) foi conduzida utilizando a metodologia da solução mínima. O experimento seguiu um delineamento de blocos completos casualizados com três repetições, avaliando oito plântulas por repetição.

As sementes foram germinadas em papel Germitest esterilizado, em câmara de germinação a 23°C e 100% de umidade relativa, durante 62 horas. Para cada genótipo, foram colocadas para germinar 100 sementes. A partir destas, foi aplicada uma seleção fenotípica rigorosa para estabelecer o experimento, selecionando apenas 24 plântulas que cumpriam simultaneamente um critério de comprimento uniforme de 2,0–3,0 cm para a raiz seminal mais longa, a fim de eliminar efeitos de confusão decorrentes da variação da taxa de crescimento inicial nas avaliações subsequentes de DIF. O comprimento inicial da raiz seminal mais longa de cada plântula foi medido manualmente (Primeira Leitura – PL) com uma régua. Posteriormente, as plântulas foram transferidas para bandejas de poliestireno expandido e colocadas em um tanque de fibra de vidro contendo 280 L de solução mínima. A solução foi preparada com água deionizada (pH 7,0; condutividade 1,8 $\mu S\ cm^{-1}$) e composta por 40 mg L^{-1} de Ca ($CaCl_2$) e 4 mg L^{-1} de Al ($AlCl_3 . 6H_2O$) (Finger *et al*., 2026).

O experimento foi realizado em laboratório, sob condições ambientais controladas. Durante o período de 48 horas de exposição das raízes à solução, foi mantida uma densidade de fluxo de fótons fotossintéticos de 9 a 16 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$. Este regime de luz de baixa intensidade foi utilizado para proporcionar estímulos ambientais consistentes, minimizando simultaneamente potenciais interferências fisiológicas induzidas pela luz no alongamento radicular.

O pH da solução foi monitorado e mantido entre 4,0 e 4,5. Após o período de tratamento, o comprimento da raiz seminal mais longa foi medido novamente (Segunda Leitura – SL). O DIF foi calculado como a diferença entre os valores de SL e PL (Finger *et al*., 2026).

ANÁLISE ESTATÍSTICA

Os dados foram testados quanto à normalidade dos resíduos e homogeneidade de variâncias. Os dados de DIF foram submetidos à análise de variância (ANOVA), e as médias dos genótipos foram agrupadas pelo teste de Scott-Knott ($p < 0,05$). Ao detectar efeitos significativos de genótipo, as médias foram submetidas à análise dialélica para estimar a capacidade geral de combinação (CGC), capacidade específica de combinação (CEC) e efeitos recíprocos. A análise seguiu o Método 1 de Griffing (1956) (parentais, híbridos e recíprocos) e Modelo I (Efeitos Fixos), utilizando o software GENES (Cruz, 2016).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

ANÁLISE GENÉTICA E AGRUPAMENTO FENOTÍPICO

A análise de variância preliminar para a diferença de crescimento radicular (DIF) revelou um efeito de genótipo altamente significativo ($p < 0,01$), indicando respostas distintas à tolerância ao Al entre os genótipos avaliados (Tabela 6.1). O coeficiente de variação (CV) foi de 9,53%, refletindo alta precisão experimental e homogeneidade do conjunto de dados.

Tabela 6.1 - Resumo da análise de variância preliminar, análise de variância para a capacidade geral (CGC) e específica de combinação (CEC), efeitos recíprocos e componentes quadráticos para a Diferença de Crescimento Radicular (DIF) em plântulas de trigo.

Fontes de Variação[1]	**Graus de Liberdade**	**Quadrado Médio**
Blocos	2	0,227
Genótipos	63	0,526**
Resíduo	126	0,018
Média (cm)		1,42
CV (%)		9,53
Fontes de Variação[2]	**Graus de Liberdade**	**Quadrado Médio**
Genótipos	63	0,526**
CGC	7	4,103**
CEC	28	0,114**
Efeitos recíprocos	28	0,043**
Resíduo	126	0,018
Componentes Quadráticos		**Modelo Fixo**
CGC		0,085
CEC		0,032
Efeitos recíprocos		0,004
Resíduo		0,018

[1]: Análise de variância preliminar; [2]: Análise de variância para capacidade geral (CGC) e específica de combinação (CEC) e efeitos recíprocos; ** significativo a 1% de probabilidade; CV: coeficiente de variação. Fonte: O autor.

A análise de agrupamento reuniu os genótipos (parentais e híbridos F_1) em oito grupos estatísticos distintos (Figura 6.1). A testemunha tolerante ao Al, BH 1146 (2,06 cm), foi alocada no primeiro grupo, enquanto a testemunha sensível, Anahuac (0,19 cm), formou o último grupo estatístico. Estes resultados confirmam que a metodologia da solução mínima caracteriza eficazmente a tolerância ao Al e que DIF é um marcador fenotípico confiável para plântulas de trigo (Finger *et al*., 2026). A alta correlação entre ensaios em solução nutritiva e o desempenho em solos ácidos justifica o uso global de BH 1146 e Anahuac como controles padrão (Portaluppi *et al*., 2010; Aguilera *et al*., 2019).

Figura 6.1 - Matriz de mapa de calor das diferenças recíprocas para a diferença média no crescimento radicular (DIF), em centímetros (cm), entre oito parentais de trigo e os seus 56 híbridos F_1 (incluindo os recíprocos) avaliados quanto à tolerância ao alumínio. O gradiente de cores varia do verde (variação insignificante entre as direções recíprocas) ao laranja (divergência substancial), destacando as alterações fenotípicas e as influências maternas no âmbito de combinações parentais específicas.

♂ \ ♀	L24 (S)	L34 (T)	L59 (S)	L62 (S)	L72 (T)	L77 (T)	Anahuac (S)	BH 1146 (T)
L24 (S)	0,67 g	1,40 d	0,84 f	0,83 f	1,37 d	1,54 c	0,69 g	1,52 c
L34 (T)	1,19 e	1,46 c	1,16 e	1,29 d	1,83 b	1,80 b	1,41 d	1,71 b
L59 (S)	0,98 f	1,45 c	0,97 f	1,32 d	1,65 c	1,43 d	0,87 f	1,60 c
L62 (S)	0,92 f	1,69 b	1,30 d	0,92 f	1,90 a	1,72 b	0,86 f	1,62 c
L72 (T)	1,48 c	2,01 a	1,23 e	1,67 b	1,83 b	1,92 a	1,32 d	2,04 a
L77 (T)	1,49 c	1,81 b	1,48 c	1,45 c	1,74 b	1,91 a	1,46 c	1,97 a
Anahuac (S)	0,68 g	1,32 d	0,77 g	0,70 g	1,47 c	1,35 d	0,19 h	1,68 b
BH 1146 (T)	1,52 c	1,74 b	1,61 c	1,58 c	2,09 a	2,05 a	1,61 c	2,06 a

T: tolerante; S: sensível. Médias seguidas pela mesma letra pertencem ao mesmo grupo estatístico pelo teste de Scott-Knott ($p < 0,05$). Fonte: O autor.

Embora a rigorosa seleção fenotípica aplicada neste estudo (retendo apenas plântulas com raiz seminal mais longa entre 2,0 e 3,0 cm) tenha minimizado efetivamente a variância fenotípica no comprimento inicial da raiz (PL), a variância genética para o vigor inicial das plântulas pode ainda persistir no conjunto de plântulas germinadas entre os diferentes genótipos. Na literatura padrão sobre melhoramento genético do trigo, o alongamento radicular absoluto (DIF) é amplamente validado como um indicador direto da tolerância fisiológica ao estresse agudo por Al^{3+}. No entanto, o potencial efeito de confusão do vigor inicial diferencial não pode ser totalmente descartado. Investigações futuras poderão aperfeiçoar esse padrão, quantificando a dinâmica do vigor inicial, como a proporção de plântulas que atendem aos critérios estabelecidos, e incorporando a PL ou alternativas como covariáveis nos modelos lineares, para distinguir totalmente o crescimento inicial da inibição genuína induzida pelo Al.

Os genótipos mais tolerantes (DIF de 1,90 a 2,09 cm) incluíram os parentais BH 1146 e L77, além de sete híbridos F_1 provenientes do seu cruzamento. Notavelmente, o cruzamento L72 × L62 (tolerante × sensível) exibiu uma resposta tolerante (1,90 cm) semelhante ao seu parental tolerante L72 (1,83 cm), sugerindo o envolvimento de efeitos gênicos não aditivos, como dominância e epistasia. Por outro lado, o cruzamento recíproco L62 × L72 apresentou DIF inferior (1,67 cm), indicando a influência da herança materna ou extracromossômica. Diferenças recíprocas semelhantes foram observadas em diversos outros híbridos (ex: L34 × L62, L59 × L72, L62 × L77) (Figura 6.1), sugerindo que, embora os genes nucleares sejam primários, fatores maternos ou citoplasmáticos em mitocôndrias ou plastídios, também desempenham um papel na tolerância ao Al (Ramalho; Santos; Zimmermann, 1993).

CAPACIDADE DE COMBINAÇÃO E AÇÃO GÊNICA

A decomposição dos quadrados médios dos genótipos revelou efeitos altamente significativos ($p < 0,01$) para a capacidade geral de combinação (CGC), capacidade específica de combinação (CEC) e efeitos recíprocos (Tabela 6.1). A significância da CGC ressalta a importância da variância genética aditiva, mostrando que os parentais contribuíram de forma diferenciada para o DIF de sua progênie. Enquanto isso, a CEC significativa destaca os efeitos não aditivos, nos quais cruzamentos específicos superaram as expectativas parentais por meio de interações alélicas favoráveis. Além disso, os efeitos recíprocos significativos confirmam a participação de genes maternos ou extracromossômicos (Cruz; Vencovsky, 1989). A razão entre as somas de quadrados CGC/CEC foi de 9,0, indicando uma clara predominância da ação gênica aditiva no controle da tolerância ao Al.

O componente quadrático associado à CGC (0,085) foi substancialmente superior aos da CEC (0,032) e dos efeitos recíprocos (0,004) (Tabela 6.1). Essa predominância de efeitos aditivos indica que a tolerância ao Al nesses genótipos é governada principalmente pela ação gênica aditiva, embora os genes não aditivos e maternos/extracromossômicos não sejam desprezíveis. Este resultado é consistente com achados no germoplasma brasileiro, onde genes maiores, como o *TaALMT1*, frequentemente governam o caráter, exibindo alta herdabilidade e um forte componente aditivo (Boff *et al*., 2019). Consequentemente, a alta razão CGC/CEC observada sugere que a maior parte do ganho genético para tolerância ao Al neste germoplasma pode ser alcançada através de métodos de melhoramento que acumulem alelos favoráveis, como a seleção recorrente. Neste contexto, o esquema de cruzamentos dialélicos foi intencionalmente estruturado em grupos fisiológicos distintos com base nos níveis de tolerância dos progenitores (tolerante × tolerante, tolerante × sensível e sensível × sensível). A elevada relação CGC/CEC (9,0) demonstrou que as variações entre estes grupos híbridos são predominantemente determinadas pelo efeito aditivo dos membros do grupo, em que os cruzamentos envolvendo pelo menos um progenitor tolerante (tolerante × sensível e tolerante × tolerante) concentraram sistematicamente os valores mais elevados de DIF (Figura 6.1).

No entanto, a identificação de efeitos recíprocos significativos sugere que, embora os genes nucleares sejam os principais condutores, a expressão total da tolerância ao Al pode ser influenciada por fatores maternos ou extracromossômicos. Isso destaca que o controle genético desse caráter pode ser mais diversificado do que o caracterizado anteriormente em modelos de herança mais simples, que muitas vezes ignoram a contribuição citoplasmática. Estes efeitos recíprocos significativos podem ser atribuídos a efeitos maternos ou à herança extracromossômica. Os efeitos maternos ocorrem quando o fenótipo da progênie é influenciado pelo genótipo nuclear ou estado fisiológico da mãe, frequentemente através do armazenamento de nutrientes ou proteínas especializadas na semente (Roach; Wulff, 1987). Por outro lado, a herança extracromossômica envolve a transmissão do DNA das organelas (mitocondrial ou plastidial) exclusivamente pela linhagem materna.

Dado que o estresse por Al impacta significativamente a função mitocondrial e o metabolismo energético nas células do ápice radicular, é plausível que organelas de parentais tolerantes proporcionem uma capacidade homeostática superior (Yamamoto *et al*., 2002). Como nossa avaliação focou nos estádios iniciais do desenvolvimento das plântulas, ambos os mecanismos podem estar contribuindo para as diferenças observadas entre os cruzamentos recíprocos (Wolf; Wade, 2009). Embora a distinção entre esses dois fatores exija a avaliação de gerações segregantes avançadas (ex: F_2 ou retrocruzamentos) para confirmar a estabilidade

dessas contribuições, esses achados já indicam a necessidade de uma seleção cuidadosa do parental materno em cruzamentos controlados para maximizar a expressão da tolerância ao Al em populações segregantes.

SELEÇÃO DE PARENTAIS E IMPLICAÇÕES PARA O MELHORAMENTO

As estimativas de CGC para o DIF mostraram que BH 1146, L72, L77 e L34 apresentaram valores positivos, enquanto Anahuac, L24, L59 e L62 exibiram valores negativos (Tabela 6.2). Estimativas de CGC positivas elevadas identificam os parentais que mais contribuem para o aumento da expressão da tolerância ao Al. A cultivar BH 1146 e as linhagens L72 e L77 destacaram-se com os maiores valores positivos, indicando uma maior frequência de alelos favoráveis. Estes são os parentais mais adequados para programas de hibridação. Ao cruzar os dois parentais com as estimativas de CGC mais elevada (L72 × BH 1146), a população resultante apresentou o maior DIF (2,09 cm), superando estatisticamente o parental L72, mas apresentando valores semelhantes aos do BH 1146, o que sugere uma interação de dominância completa (Figura 6.1).

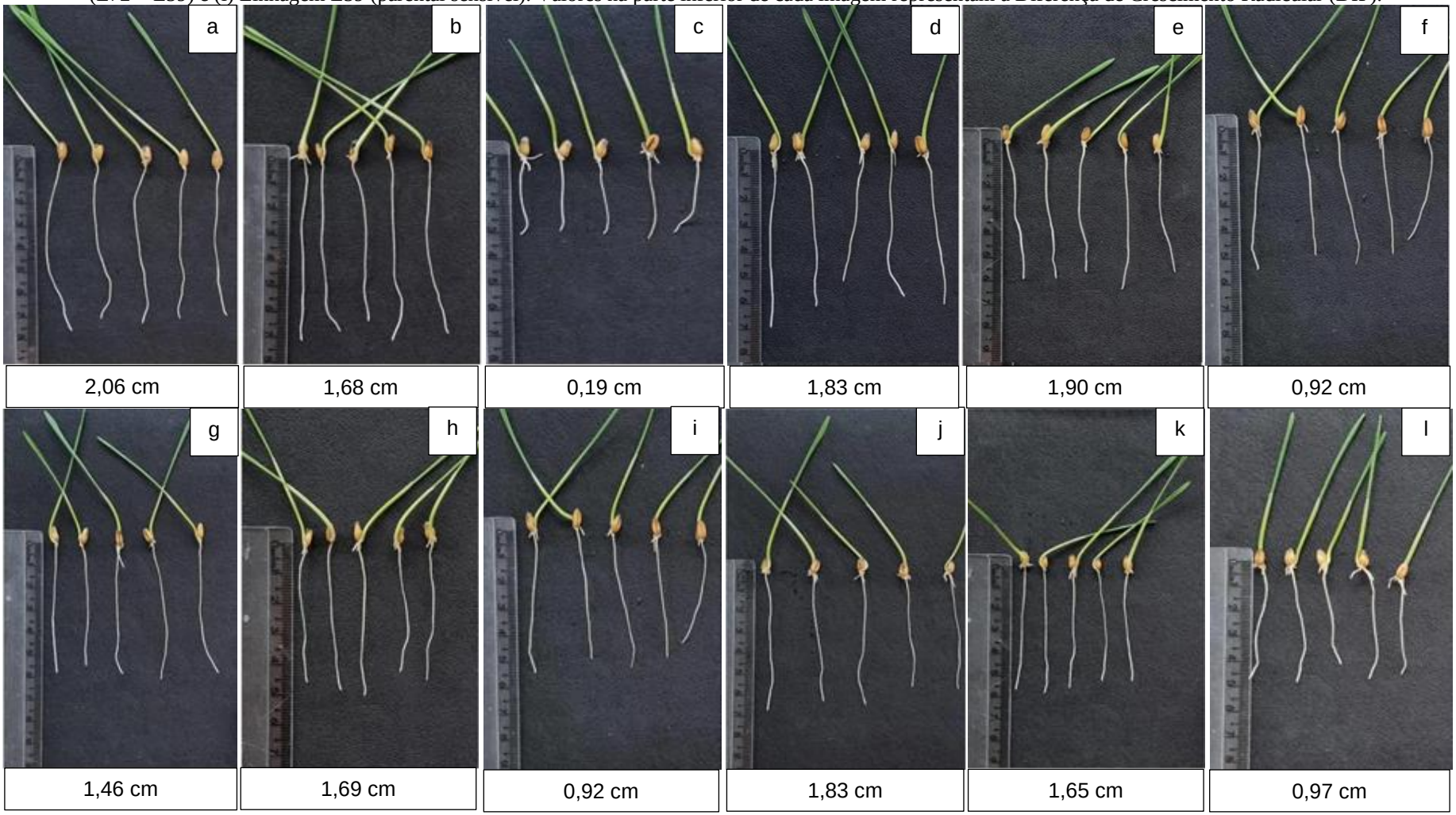
A elevada correlação (r = 0,985) entre os valores de DIF e os efeitos da CGC dos parentais confirma que o desempenho intrínseco dos mesmos é um excelente indicador do seu valor genético para a tolerância ao Al neste conjunto de genótipos. Isto sugere que a seleção fenotípica dos parentais pode ser suficiente, evitando potencialmente a necessidade de testes extensivos de progênies nas fases iniciais do programa de melhoramento genético. No entanto, combinações híbridas específicas apresentaram desvios significativos em relação aos valores médios esperados dos parentais, destacando o papel da ação gênica não aditiva e dos efeitos recíprocos. Por exemplo, os cruzamentos BH 1146 × Anahuac (Figura 6.2a, b, c), L72 × L62 (Figura 6.2d, e, f), L34 × L62 (Figura 6.2g, h, i), L72 × L59 (Figura 6.2j, k, l), Anahuac × L34 e L62 × L59 (Tabela 6.2) produziram estimativas de CEC positivas elevadas, indicando que o desempenho da progênie excedeu as médias dos parentais. Notavelmente, o cruzamento BH 1146 × Anahuac apresentou a estimativa da CEC positiva mais elevada (0,254 cm), demonstrando que estes dois controles padrão são altamente complementares no que diz respeito aos alelos de dominância para a tolerância ao Al.

Tabela 6.2 - Estimativas dos efeitos da capacidade geral de combinação (CGC) e da capacidade específica de combinação (CEC), e efeitos recíprocos para a Diferença de Crescimento Radicular (DIF), em centímetros (cm), em plântulas de trigo.

♂ \ ♀	L24 (S)	L34 (T)	L59 (S)	L62 (S)	L72 (T)	L77 (T)	Anahuac (S)	BH 1146 (T)
L24 (S)	-	0,103	-0,006	-0,047	-0,055	0,136	-0,039	0,054
L34 (T)	0,060	-	-0,046	0,076	0,089	-0,005	0,209	-0,017
L59 (S)	-0,072	0,147	-	0,213	0,212	-0,022	0,052	-0,005
L62 (S)	-0,106	0,200	0,203	-	0,208	0,137	0,082	0,018
L72 (T)	0,027	0,092	-0,075	0,117	-	-0,092	0,072	-0,028
L77 (T)	0,023	0,007	-0,038	0,028	-0,149	-	0,106	-0,040
Anahuac (S)	0,002	-0,047	-0,018	-0,126	0,075	-0,055	-	0,254
BH 1146 (T)	0,000	-0,174	0,026	-0,049	-0,001	-0,032	-0,038	-
CGC	-0,313	0,122	-0,197	-0,132	0,287	0,266	-0,388	0,355

T: tolerante; S: sensível. Fonte: O autor.

Figura 6.2 - Comprimento representativo da raiz seminal de plântulas de trigo após a exposição por 48 horas a solução mínima (Ca + Al). (a) Cultivar BH 1146 (controle tolerante), (b) F_1 (BH 1146 × Anahuac), (c) Cultivar Anahuac (controle sensível), (d) Linhagem L72 (parental tolerante), (e) F_1 (L72 × L62), (f) Linhagem L62 (parental sensível), (g) Linhagem L34 (parental tolerante), (h) F_1 (L34 × L62), (i) Linhagem L62 (parental sensível), (j) Linhagem L72 (parental tolerante), (k) F_1 (L72 × L59) e (l) Linhagem L59 (parental sensível). Valores na parte inferior de cada imagem representam a Diferença de Crescimento Radicular (DIF).



Para esclarecer melhor a contribuição materna, foi gerado um mapa de calor que ilustra as diferenças recíprocas (Figura 6.1). Esta análise visual confirma que, embora muitas combinações apresentem variação insignificante entre as direções recíprocas, pares específicos, tais como L24 × L34, L34 × L59, L34 × L62, L59 × L72, L62 × L72 e L62 × L77, exibem divergência substancial. Estes 'hotspots' no mapa de calor fornecem evidência visual dos efeitos recíprocos significativos detectados na análise dialélica (Tabela 6.1), reforçando a importância da seleção dos parentais maternos no melhoramento do trigo para a tolerância ao Al. Como estes híbridos são geneticamente idênticos a nível nuclear, a divergência observada no DIF identifica diretamente a influência da herança extracromossômica ou materna. Consequentemente, estes casos específicos demonstram que, embora os efeitos aditivos (CGC) predominem claramente, os efeitos da CEC e recíprocos continuam a ser essenciais para identificar influências maternas específicas ou combinações alélicas únicas que a CGC, por si só, não consegue prever.

A tradução destes resultados do DIF na fase de plântula em resultados agronômicos no campo ressalta a utilidade prática da triagem precoce para os programas de melhoramento do trigo. Em solos ácidos com elevada saturação de Al (>30%), os genótipos sensíveis, representados neste estudo pelo controle Anahuac e pelas combinações com valores de DIF mais baixos, apresentam frequentemente uma redução drástica do sistema radicular, o que pode conduzir à perda total da colheita. Por outro lado, os efeitos da CGC positivos elevados e o desempenho de DIF *per se* superior observados em parentais como o BH 1146, L72 e L77, juntamente com os seus híbridos F_1 de melhor desempenho (por exemplo, L72 × BH 1146), indicam sistemas radiculares altamente resilientes. Com base na literatura de campo estabelecida, a incorporação destes doadores específicos tolerantes ao Al em programas de melhoramento genético protege eficazmente a cultura contra o estresse severo da rizosfera, limitando as potenciais reduções de produtividade a um intervalo controlável de 12–52% sob alta saturação de Al (Kariuki *et al*., 2007), garantindo assim uma estabilidade produtiva significativamente maior em agroecossistemas propensos ao Al.

ANÁLISE COMPARATIVA E MECANISMOS GENÉTICOS

Estudos de capacidade de combinação em outras culturas autógamas, como ervilha, feijão e feijão-caupi, mostraram que a magnitude relativa da CGC e da CEC é decisiva para definir a estratégia de melhoramento, com efeitos aditivos a apoiar a seleção em gerações mais precoces e efeitos não aditivos a indicar maior valor na exploração de combinações específicas

ou no adiamento da seleção para gerações posteriores (Jou-Nteufa; Ceyhan, 2024; Ceyhan; Harmankaya; Kahraman, 2014; Ceyhan *et al*., 2014; Ceyhan *et al*., 2008). Assim, embora o presente estudo se concentre na tolerância ao Al no trigo, a nossa conclusão de que parentais como o BH 1146, o L72 e o L77 são doadores valiosos devido a sua CGC positiva segue a mesma lógica de melhoramento relatada por esses estudos anteriores: as linhagens parentais de elite não são definidas apenas pelo seu fenótipo individual, mas pela sua capacidade média de transmitir alelos favoráveis em combinações e gerar populações segregantes superiores.

Os nossos resultados estão em consonância com os dados relatados em outras culturas de cereais, destacando o papel predominante dos efeitos aditivos na tolerância ao Al. No arroz (*Oryza sativa* L.), também se demonstrou que a variância da CGC excede a variância da CEC para índices de tolerância baseados nas raízes, indicando a importância primordial da ação gênica aditiva (Wu *et al*., 1997). Uma tendência semelhante foi documentada no sorgo (*Sorghum bicolor* (L.) Moench), onde uma relação CGC/CEC marcadamente elevada (9:1) confirma ainda mais a predominância dos efeitos genéticos aditivos na herança da tolerância ao Al (Boye-Goni; Marcarian, 1985). No milho (*Zea mays* L.), embora a ação gênica aditiva continue a ser o principal contribuinte, as interações não aditivas, incluindo a dominância e a epistasia, também desempenham um papel significativo, particularmente na regulação da biomassa das raízes e da parte aérea sob estresse de Al (Asfawu *et al*., 2024; Ndeke; Tembo, 2019).

Paralelamente, estudos realizados com espécies de leguminosas corroboram ainda mais estas conclusões. Os efeitos da CGC foram, em geral, superiores aos efeitos da CEC no que diz respeito a características-chave relacionadas com a produtividade e o estresse na ervilha (Şimşek; Ceyhan, 2017; Ceyhan; Kahraman, 2013; Ceyhan *et al*., 2008), no feijão-comum (Ceyhan *et al*., 2025, Tamüksek; Ceyhan, 2024; Tekin; Ceyhan, 2023) e no feijão-caupi (Dalgıç *et al*., 2025; Jou-Nteufa; Ceyhan, 2024), indicando a predominância da ação gênica aditiva. Além disso, estes estudos enfatizaram que a integração de análises de linhagem × testador e dialélicas com avaliações de heterose e heterobeltiose fornece uma estrutura robusta para identificar parentais superiores e otimizar estratégias de seleção. Coletivamente, estas descobertas entre espécies reforçam a conclusão de que a variância genética aditiva constitui o principal componente que rege as características de tolerância ao estresse, incluindo a tolerância ao Al. Ao mesmo tempo, os efeitos não aditivos contribuem para a expressão das características, dependendo do background genético e das interações ambientais.

No trigo, a tolerância ao Al é uma característica herdada quantitativamente com uma arquitetura genética complexa; no entanto, um locus principal localizado no cromossomo 4DL,

associado ao gene *TaALMT1*, explica uma proporção substancial da variação fenotípica observada (Ryan *et al*., 2009; Sasaki *et al*., 2004; Ryan *et al*., 1995). Este gene codifica um transportador de malato que facilita a exclusão de ácidos orgânicos dos ápices radiculares, desintoxicando assim os íons Al^{3+} na rizosfera. Demonstrou-se que a expressão aumentada de *TaALMT1* aumenta a exsudação de malato e, consequentemente, melhora significativamente a tolerância ao Al (Pereira *et al*., 2010). Notavelmente, a expressão genética elevada está frequentemente associada a sequências de repetição em tandem na região promotora, que funcionam como elementos reguladores-chave (Sasaki *et al*., 2006). Entre as variantes alélicas identificadas, o alelo V, originalmente caracterizado no genótipo BH 1146, tem sido amplamente reconhecido como uma fonte importante de alta tolerância ao Al devido à sua forte atividade transcricional (Boff *et al*., 2019). Em conjunto, estas descobertas destacam o papel central do efluxo de malato mediado pelo *TaALMT1* como mecanismo fisiológico primário subjacente à tolerância ao Al no trigo.

A identificação de parentais superiores por meio da capacidade de combinação e a compreensão abrangente do controle genético da tolerância ao Al constituem a peça fundamental do sucesso de programas de melhoramento genético de trigo. Neste contexto, a aplicação de abordagens genéticas quantitativas, tais como as análises linhagem × testador e dialélicas, tem se mostrado altamente eficaz para elucidar as capacidades geral e específica de combinação, orientando, assim, a seleção de genótipos superiores (Ceyhan *et al*., 2025; Ceyhan *et al*., 2008). Estas estratégias permitem a seleção por estádios em populações de trigo tropical (Mezzomo *et al*., 2025) e aumentam significativamente o ganho genético em condições de estresse abiótico. Além disso, descobertas em estudos de melhoramento de leguminosas demonstraram que a integração de análises de capacidade de combinação com avaliações de heterose e heterobeltiose amplia a precisão da seleção de parentais e acelera o melhoramento genético (Ceyhan *et al*., 2025; Ceyhan *et al*., 2008). À medida que o campo da genética continua a avançar, quase 160 anos após o trabalho pioneiro de Mendel (Dalgıç *et al*., 2025; Ramalho *et al*., 2025), a integração da genética quantitativa clássica com sistemas modernos de melhoramento de alta eficiência (Bayhan *et al*., 2025; Tamüksek; Ceyhan, 2024; Tekin; Ceyhan, 2023) permanece como a via mais robusta e confiável para o desenvolvimento de cultivares resilientes e de alta produtividade em diversas condições agroecológicas.

Embora o delineamento dialélico completo constitua uma referência robusta e altamente recomendada para o mapeamento de capacidades de combinação e herança materna sob outros estresses abióticos, como seca ou salinidade, a aplicação da metodologia de solução mínima permanece distintamente moldada para a toxicidade por Al. A dependência específica

de uma solução mínima com baixa força iônica é bioquimicamente essencial para evitar a precipitação do Al e garantir a disponibilidade de íons Al^{3+} tóxicos.

Ao considerar tanto a capacidade de combinação quanto os efeitos recíprocos para maximizar o desempenho do trigo em solos saturados com Al, o cruzamento específico L72 × BH 1146 (com L72 como parental feminino) surge como a combinação ideal para o programa de melhoramento. Esse cruzamento direto atingiu o maior DIF absoluto (2,04 cm) entre todos os 56 híbridos F_1 do dialelo (Figura 6.1). Como ambos os parentais exibem efeitos de CGC altos e positivos, essa combinação assegura uma alta frequência de alelos aditivos favoráveis que podem ser fixados de forma confiável em gerações subsequentes de autofecundação. Além disso, a variação significativa observada no cruzamento recíproco (BH 1146 × L72; 1,94 cm) demonstra que a utilização da L72 como parental materno, captura com sucesso efeitos extracromossômicos ou maternos positivos. Consequentemente, populações segregantes derivadas do sentido L72 × BH 1146 representam a fonte mais promissora para a seleção de segregantes transgressivos estáveis e altamente tolerantes ao Al.

Com base na alta variância genética aditiva e na predominância dos efeitos de CGC observados nesses genótipos, um programa de seleção recorrente é altamente recomendado para acumular alelos favoráveis para a tolerância ao Al nesse germoplasma. Para maximizar o ganho genético por ciclo, propomos uma estrutura de melhoramento combinada que integra a Seleção Assistida por Marcadores (SAM) à triagem fenotípica. Nas etapas iniciais, a SAM deve ser empregada para rastrear e fixar eficientemente alelos maiores favoráveis, como os do gene *TaALMT1*, provenientes de parentais promissores como BH 1146, L72 e L77. Concorrentemente, a avaliação fenotípica por meio de ensaios de DIF deve ser aplicada nos ciclos de seleção subsequentes. Essa estratégia dupla garante a rápida retenção dos mecanismos primários de tolerância, ao mesmo tempo em que explora e acumula ativamente genes menores ou modificadores que contribuem para uma alta estabilidade da produtividade sob estresse por Al.

Em conclusão, o controle genético da tolerância ao Al no germoplasma de trigo estudado envolve uma rede complexa de ações gênicas aditivas e não aditivas, combinada com efeitos maternos ou extracromossômicos significativos. Os efeitos genéticos aditivos predominam claramente na expressão fenotípica da tolerância, como evidenciado pela alta razão CGC/CEC (9,0). Os genótipos BH 1146, L72 e L77 exibem os maiores efeitos de CGC, posicionando-os como os parentais mais adequados para o desenvolvimento de populações segregantes superiores. Por fim, a presença de efeitos recíprocos significativos ressalta que a seleção estratégica do parental materno em cruzamentos controlados é crítica para maximizar a

tolerância ao Al, oferecendo uma via refinada e direcionada para programas de melhoramento de trigo focados na adaptação a solos ácidos.

7 VARIAÇÕES NA ARQUITETURA DA HERANÇA E SUAS IMPLICAÇÕES PARA O PIRAMIDAMENTO DE GENES DE TOLERÂNCIA AO ALUMÍNIO

RESUMO

A toxicidade do alumínio (Al) é uma das principais limitantes para a produção de trigo em solos ácidos, tornando o desenvolvimento de cultivares tolerantes uma prioridade para os programas de melhoramento. Este estudo investigou a herança da tolerância ao Al, determinando o número de genes efetivos e a ação gênica predominante em cinco famílias de trigo. Foram avaliadas as famílias BH 1146 × Anahuac, L34 × Anahuac, L72 × L59, L72 × L62 e L77 × L24, derivadas de cruzamentos entre genótipos contrastantes para tolerância ao Al. A tolerância foi quantificada pela diferença no crescimento radicular (DIF) da raiz seminal mais longa após 48 h de exposição a uma solução mínima (4 mg L^{-1} de Al + 40 mg L^{-1} de Ca). Os dados foram analisados via análise de médias de gerações pelo método dos quadrados mínimos ponderados. Observaram-se interações significativas entre família × geração. A geração F_2 exibiu uma distribuição contínua e unimodal com segregação transgressiva em todos os cruzamentos. As estimativas de herdabilidade no sentido amplo (H^2) foram altas (> 61,66%), indicando um forte componente genético. O número de genes efetivos variou de 3,26 a 13,76, sugerindo que a herança varia de oligogênica a poligênica, dependendo do *background* genético da família segregante. Os efeitos genéticos aditivos foram os contribuintes mais significativos para a variação fenotípica em todas as famílias. A predominância da ação gênica aditiva e a alta herdabilidade sugerem que a seleção fenotípica para o crescimento radicular é altamente eficiente. A identificação de herança complexa em linhagens específicas (L72 × L59) oferece oportunidades estratégicas para o piramidamento gênico, facilitando o desenvolvimento de genótipos de trigo altamente tolerantes ao Al.

Palavras-chave: *Triticum aestivum* L., Tolerância a solos ácidos, Ação gênica aditiva, Análise de médias de gerações, Diferença de crescimento radicular, Segregação transgressiva.

VARIATIONS IN INHERITANCE ARCHITECTURE AND THEIR IMPLICATIONS FOR THE PYRAMIDING OF ALUMINUM-TOLERANCE GENES

ABSTRACT

Aluminum (Al) toxicity is a primary constraint for wheat production in acidic soils, making the development of tolerant cultivars a priority for breeding programs. This study investigated the inheritance of Al tolerance by determining the number of effective genes and the predominant gene action in five wheat families. The families BH 1146 × Anahuac, L34 × Anahuac, L72 × L59, L72 × L62, and L77 × L24, were evaluated; these families were derived from crosses between genotypes contrasting in Al tolerance. Tolerance was quantified by the root growth difference (RGD) of the longest seminal root after 48 h of exposure to a nutrient-minimum solution (4 mg L^{-1} Al + 40 mg L^{-1} Ca). Data were analyzed using generation mean analysis via the weighted least squares method. Significant family × generation interactions were observed. The F_2 generation exhibited a continuous and unimodal distribution with transgressive segregation across all crosses. Broad-sense heritability (H^2) estimates were high (> 61.66%), indicating a strong genetic component. The estimated number of effective genes ranged from 3.26 to 13.76, suggesting that inheritance varies from oligogenic to polygenic, depending on the genetic background of the segregating family. Additive genetic effects were the most significant contributors to phenotypic variation in all families. The predominance of additive gene action and high heritability suggest that phenotypic selection for root growth is highly efficient. The identification of complex inheritance in specific lines (L72 × L59) provides strategic opportunities for gene pyramiding, facilitating the development of highly Al-tolerant wheat genotypes.

Key words: *Triticum aestivum* L., Acid soil tolerance, Additive gene action, Generation mean analysis, Root growth difference, Transgressive segregation.

INTRODUÇÃO

A toxicidade do alumínio (Al) é um fator limitante para a produção agrícola global em solos ácidos (Kochian *et al*., 2015), podendo reduzir a produtividade das culturas em até 40% (Quaggio, 2000). Globalmente, solos ácidos (pH < 5,5) ocupam aproximadamente 78% das áreas agricultáveis, representando 57% das terras agrícolas potencias na América do Sul (Von Uexküll; Mutert, 1995). A disponibilidade de Al no solo é estritamente controlada pelo pH; à medida que o pH diminui e a acidez aumenta, ocorre a hidrólise do metal, e o íon trivalente (Al^{3+}) torna-se a forma fitotóxica predominante. Estes íons são prontamente absorvidos pelo sistema radicular e tornam-se tóxicos mesmo em concentrações micromolares (Malavolta, 2006).

O Al atinge primeiramente a epiderme e o córtex radicular, ligando-se instantaneamente aos grupos carboxílicos da pectina, celulose e hemicelulose na parede celular. Essa interação compromete a integridade e a função celular, ao inibir a divisão e o alongamento, o que altera severamente a arquitetura e a morfologia das raízes (Geng *et al*., 2017; Silva *et al*., 2020; Wu *et al*., 2022). Consequentemente, o sintoma característico da toxicidade por Al é a rápida inibição do crescimento radicular (Kochian; Piñeros; Hoekenga, 2005), tipicamente acompanhada pela supressão do desenvolvimento de raízes laterais, espessamento dos tecidos e atrofia radicular. Em razão desse impacto direto, o alongamento radicular é amplamente empregado como marcador fisiológico para avaliar a sensibilidade ou tolerância ao Al (Awasthi *et al*., 2017). Estes danos reduzem drasticamente a eficiência de absorção de água e nutrientes, aumentando a sensibilidade das plantas a deficiências nutricionais e estresse hídrico (Ciamporová, 2002; Farias *et al*., 2011). Consequentemente, o Al impacta a fotossíntese e interrompe componentes bioquímicos, incluindo a carga superficial da membrana plasmática, a atividade da H^+-ATPase e a peroxidação lipídica. Esses distúrbios levam à disfunção respiratória, acúmulo de espécies reativas de oxigênio no citosol, colapso do potencial da membrana mitocondrial e indução de apoptose nuclear, resultando, em última análise, em morte celular programada (Panda; Matsumoto, 2007; Ofoe *et al*., 2023). Adicionalmente, o Al interfere nas vias de transdução de sinal, na homeostase citoplasmática do cálcio (Ca), na absorção de magnésio e no transporte polar de auxina (Ma, 2007).

O trigo (*Triticum aestivum* L.) está entre as espécies mais sensíveis à toxicidade por Al (Kochian; Hoekenga; Piñeros, 2004), visto que uma redução no pH do solo de 6.5 para 4.5 pode levar a uma perda de produtividade de 30% (Lukin; Epplin, 2003). No Brasil, a cultura ocupou 2,44 milhões de hectares na safra 2025, produzindo 7,87 milhões de toneladas com produtividade média de 3,2 t ha^{-1}. No entanto, uma demanda interna de aproximadamente 12 milhões de toneladas ainda exige volumes significativos de importação (CONAB, 2026). A principal estratégia para aumentar a produtividade e reduzir a dependência externa é o desenvolvimento de cultivares tolerantes (Aguilera *et al*., 2016). Contudo, como genótipos tolerantes também podem apresentar danos sob altas concentrações de Al (Kariuki *et al*., 2007), a associação entre tolerância genética e a correção de pH via calagem, mantendo o pH na faixa de 6,34 a 7,49, permanece fundamental para a estabilidade produtiva em regiões com solos ácidos (Foloni *et al*., 2023; Du *et al*., 2024).

Estudos clássicos indicam que a tolerância ao Al no germoplasma de trigo brasileiro é frequentemente condicionada por um gene maior dominante (Camargo, 1984; Lagos *et al*., 1991; Camargo; Ferreira Filho; Felicio, 1999). Na cultivar BH 1146, um locus de efeito maior

foi mapeado no cromossomo 4DL (Riede; Anderson, 1996), enquanto na cultivar Carazinho, a tolerância também é atribuída a um locus no cromossomo 4BL (Ryan *et al*., 2009). Avanços recentes na genética molecular identificaram o gene *TaALMT1* (*Triticum aestivum Aluminum-Activated Malate Transporter 1*) como o determinante da tolerância, com variação em sua expressão regulada por elementos repetitivos em sua região promotora (Sasaki *et al*., 2004; Raman *et al*., 2005). Embora o *TaALMT1* explique a maior parte da variação fenotípica, estudos genômicos contemporâneos revelaram uma arquitetura genética mais complexa em certos *backgrounds* genéticos. Pesquisas com germoplasma chinês e populações de mapeamento amplo demonstraram herança quantitativa, com múltiplos QTLs identificados em diversos cromossomos (Raman *et al*., 2010). Além disso, a identificação de novos transportadores e mecanismos de sinalização sugere que diferentes loci interagem para modular a resposta ao estresse (Wei *et al*., 2021; Zeng *et al*., 2023). Essa diversidade nos mecanismos de resposta destaca que a compreensão do controle genético, especialmente em novas linhagens elite, requer atualização constante (Carver; Garvin, 2003). Portanto, este estudo teve como objetivo investigar a herança da tolerância ao Al determinando o número de genes e a ação gênica predominante por meio da análise de médias de gerações em cinco famílias derivadas de cruzamentos entre parentais contrastantes.

MATERIAL E MÉTODOS

MATERIAL VEGETAL E ESTRUTURA DAS FAMÍLIAS

Foram utilizadas seis linhagens de trigo (L24, L34, L59, L62, L72 e L77), derivadas de cruzamentos biparentais entre cinco cultivares obsoletas (Alcover, BH 1146, BRS 210, BRS 220 e Ônix). As cultivares BH 1146 e Anahuac serviram como controles experimentais tolerante e sensível ao Al, respectivamente. Com base na capacidade específica de combinação (CEC) de um dialelo completo envolvendo 56 cruzamentos prévios, foram selecionadas cinco famílias oriundas do cruzamento entre genótipos contrastantes para a tolerância ao Al, sendo: BH 1146 × Anahuac, L34 × Anahuac, L72 × L59, L72 × L62 e L77 × L24. Cada família consistiu nas seguintes gerações: parentais (P_1 e P_2), F_1, F_2 e retrocruzamentos (RC_1 e RC_2).

AVALIAÇÃO DA TOLERÂNCIA AO ALUMÍNIO

A tolerância ao Al foi avaliada utilizando o método da solução mínima (Ca + Al). O delineamento experimental foi o de blocos casualizados com três repetições, utilizando um esquema de parcelas subdivididas, onde as parcelas principais representaram o efeito de família e as subparcelas o efeito de geração. As unidades experimentais consistiram em bandejas de poliestireno expandido com 288 células. Nas subparcelas, as gerações geneticamente uniformes (P_1, P_2 e F_1) foram representadas por 12 plântulas por repetição (36 plântulas); a geração F_2 compreendeu 204 plântulas (612 plântulas); e os retrocruzamentos (RC_1 e RC_2) incluíram 24 plântulas cada (72 plântulas).

As sementes foram germinadas em papel Germitest esterilizado, e mantidas a 23°C e 100% de umidade relativa por 62 h para atingir um comprimento inicial da raiz seminal principal entre 2,0 e 3,0 cm. Após a germinação, as raízes seminais mais curtas foram removidas e o comprimento da raiz seminal mais longa foi registrado (Primeira Leitura - PL) utilizando uma régua. As plântulas foram transferidas para tanque de fibra de vidro (280 L) contendo uma solução mínima preparada com água deionizada (pH 7,0; condutividade de 1,8 µS cm^{-1}), 40 mg L^{-1} de Ca ($CaCl_2$) e 4 mg L^{-1} de Al ($AlCl_3 . 6H_2O$) (Finger *et al*., 2026). A solução foi mantida sob aeração constante com o pH ajustado entre 4,0 e 4,5. Após 48 h de exposição, a raiz seminal foi medida novamente (Segunda Leitura - SL). A tolerância foi quantificada pela diferença no crescimento radicular (DIF = SL - PL), conforme proposto por Finger *et al*. (2026).

ANÁLISES ESTATÍSTICAS E GENÉTICAS

Os dados foram testados para normalidade dos resíduos e homogeneidade de variâncias. Os dados de DIF foram submetidos à análise de variância (ANOVA). Havendo interação significativa entre famílias e gerações ($p < 0,05$), foi realizado o desdobramento de gerações dentro de cada família, com as médias comparadas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

A distribuição de frequência para a geração F_2 foi determinada com base no número de classes fenotípicas (k) calculado por $k = \sqrt{n}$, onde *n* é o número médio de indivíduos. A amplitude de cada classe (AFC) foi definida como $AFC = \frac{A}{K}$, sendo A a amplitude total observada em F_2. As variâncias fenotípica ($\hat{\sigma}_P^2$), genotípica ($\hat{\sigma}_G^2$) e ambiental ($\hat{\sigma}_E^2$) foram estimadas para calcular a herdabilidade no sentido amplo (H^2).

A heterose (*H*) e a heterose percentual (*H%*) foram estimadas em relação à média dos parentais (MP). O número mínimo de genes efetivos (*n*) foi calculado pela fórmula $n = \frac{R^2(1 + 0{,}5km^2)}{8\sigma_g^2}$, na qual R representa a amplitude fenotípica em F_2 e k_m representa o grau médio

de dominância baseado em médias, sendo estimado por $k_m = \frac{2\bar{F}_1 - (\bar{P}_1 + \bar{P}_2)}{\bar{P}_1 - \bar{P}_2}$. Os efeitos genéticos (aditivo, dominante e epistático) foram estimados usando o modelo completo de Mather e Jinks (1982), aplicando o método dos quadrados mínimos ponderados. Todas as análises foram realizadas no software GENES (Cruz, 2016).

RESULTADOS

ANÁLISE DE VARIÂNCIA E MÉDIAS DE GERAÇÕES

A análise de variância (ANOVA) para a diferença de crescimento radicular (DIF) revelou efeitos altamente significativos ($p < 0,01$) para os fatores famílias, gerações e a interação família × geração. Os coeficientes de variação (CV) foram de 6,64% para as parcelas e 6,28% para as subparcelas, indicando alta precisão experimental e homogeneidade dos dados (Tabela 7.1).

Tabela 7.1 - Resumo da análise de variância (ANOVA) para a Diferença de Crescimento Radicular (DIF) em função de famílias, gerações e da interação família × geração em trigo exposto ao estresse por alumínio.

Fontes de Variação (FV)	Graus de Liberdade (GL)	Quadrado Médio (QM)
Blocos	2	0,035
Famílias (F)	4	5,622*
Resíduo (a)	8	0,010
Gerações (G)	5	2,756*
Família × Geração (F × G)	20	0,728*
Resíduo (b)	50	0,009
CV parcela (%)		6,64
CV subparcela (%)		6,28

FV: Fontes de Variação; GL: Graus de Liberdade; QM: Quadrado Médio; CV: Coeficiente de Variação; * significativo a 1% de probabilidade. Fonte: O autor.

O desdobramento das gerações dentro de cada família confirmou o fenótipo de tolerância dos genótipos L34, L72, L77 e BH 1146, que exibiram valores de DIF significativamente superiores aos dos parentais sensíveis. Em todos os cruzamentos, o contraste fenotípico necessário para estudos de herança foi observado (Tabela 7.2).

Nas famílias L34 × Anahuac e BH 1146 × Anahuac, a média da geração F_1 superou a média dos parentais (MP), sugerindo efeitos de dominância para a tolerância. Inversamente, nas famílias L72 × L59, L72 × L62 e L77 × L24, a média de F_1 foi inferior à MP. De modo geral, as gerações F_2 exibiram tendência para um desempenho intermediário, com exceção de L77 ×

L24 e BH 1146 × Anahuac, que apresentaram médias ligeiramente inferiores e superiores à MP, respectivamente. Quanto aos retrocruzamentos, as médias de RC_1 (cruzamento com o parental tolerante) foram estatisticamente similares aos seus respectivos parentais doadores de tolerância, enquanto as médias de RC_2 assemelharam-se aos parentais sensíveis em todas as famílias (Tabela 7.2).

Tabela 7.2 - Valores médios da Diferença de Crescimento Radicular (DIF) entre as gerações (P_1, P_2, F_1, F_2, RC_1 e RC_2) para cada família de trigo sob estresse por alumínio.

Gerações	**Famílias**				
	L34 × Anahuac	L72 × L59	L72 × L62	L77 × L24	BH 1146 × Anahuac
P_1 (T)	1,74 a	1,53 a	1,56 a	3,76 a	3,02 a
P_2 (S)	0,48 e	0,78 d	0,95 d	1,61 c	0,73 e
F_1	1,46 b	0,87 cd	1,19 b	2,40 b	2,40 b
F_2	1,20 c	1,12 b	1,22 b	2,37 b	2,09 c
RC_1	1,60 ab	1,06 bc	1,10 bc	2,33 b	2,52 b
RC_2	0,78 d	0,87 cd	1,00 bc	1,22 d	1,14 d

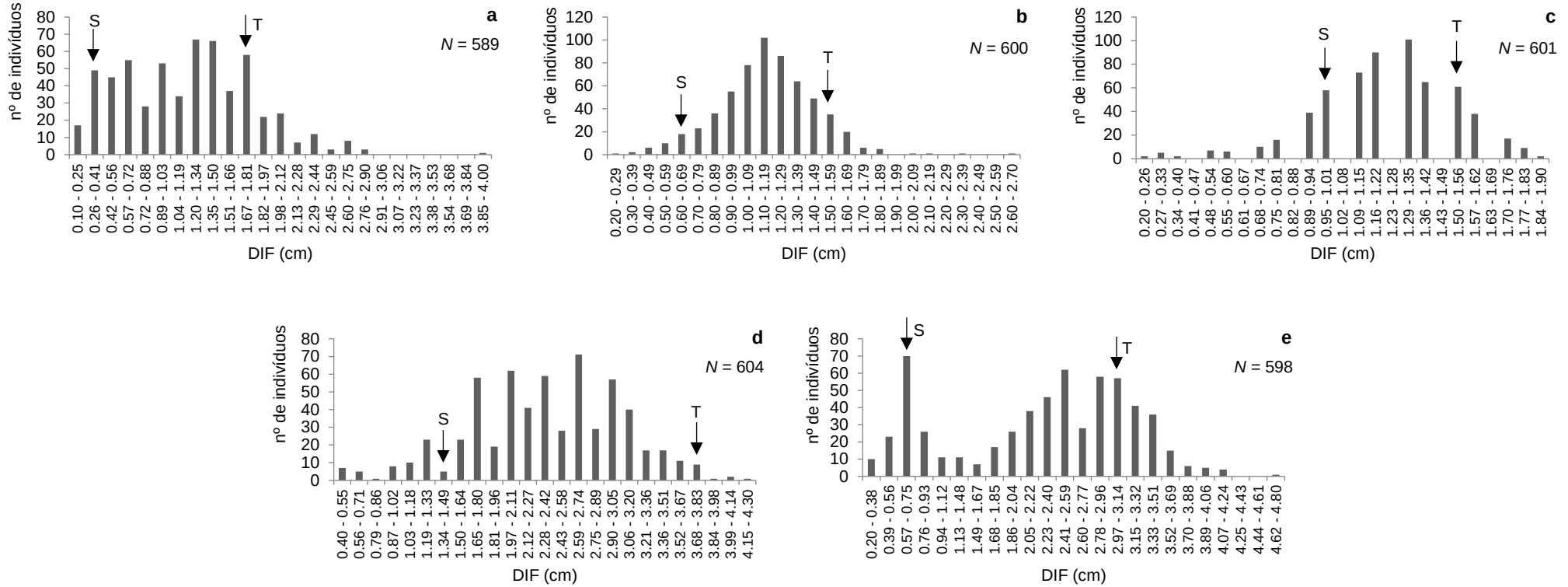
T: parental tolerante; S: parental sensível; Médias seguidas pela mesma letra na coluna (família) não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Fonte: O autor.

DISTRIBUIÇÃO DE FREQUÊNCIA E PARÂMETROS GENÉTICOS

A segregação na geração F_2 apresentou distribuição contínua e simétrica para quatro das cinco famílias estudadas, com valores de DIF variando de 0,10 a 4,80 cm (Figura 7.1). O padrão de distribuição unimodal sugere que a característica é governada por um modelo poligênico ou por genes de efeito maior com forte influência de modificadores. Adicionalmente, observaram-se indivíduos com desempenho excedendo os limites parentais em todas as famílias estudadas, indicando a ocorrência de segregação transgressiva.

As estimativas dos parâmetros genéticos indicaram que a variância genotípica ($\widehat{\sigma}_G^2$) superou a variância ambiental ($\widehat{\sigma}_E^2$) em todas as populações (Tabela 7.3). A variância genética oscilou entre 0,05 e 0,81, resultando em elevadas estimativas de herdabilidade no sentido amplo (H^2), que variaram de 61,66 (L72 × L62) a 90,01% (BH 1146 × Anahuac).

Figura 7.1 - Distribuição de frequência da Diferença de Crescimento Radicular (DIF) em cinco famílias de trigo: (a) L34 × Anahuac, (b) L72 × L59, (c) L72 × L62, (d) L77 × L24 e (e) BH 1146 × Anahuac. O eixo X representa as classes de DIF e o eixo Y indica o número de indivíduos por classe. O tamanho da amostra (*N*) de cada família é mostrado na parte superior de cada gráfico. As barras representam a variação fenotípica da tolerância ao alumínio dentro de cada população. As setas indicam os valores médios dos parentais (P_1 e P_2). T: parental tolerante; S: parental sensível.



Fonte: O autor.

Tabela 7.3 - Estimativas da variância fenotípica (σ^2_P), variância genética (σ^2_G), variância ambiental (σ^2_E), herdabilidade no sentido amplo (H^2), heterose (*H*), heterose percentual (*H%*) e número estimado de genes efetivos (*n*) para a Diferença de Crescimento Radicular (DIF) em cada família sob estresse por alumínio.

Estimativas	**Famílias**				
	L34 × Anahuac	L72 × L59	L72 × L62	L77 × L24	BH 1146 × Anahuac
$\hat{\sigma}^2_P$	0,370	0,086	0,080	0,481	0,902
$\hat{\sigma}^2_G$	0,301	0,057	0,049	0,376	0,812
$\hat{\sigma}^2_E$	0,069	0,029	0,031	0,105	0,090
H^2 (%)	81,35	65,81	61,66	78,19	90,01
H (cm)	0,33	-0,28	-0,07	-0,28	0,53
H %	29,38	-23,97	-5,71	-10,53	28,40
n	6,32	13,76	7,34	5,06	3,26

H: Heterose relativa ao valor médio dos parentais; *H %*: Heterose percentual relativa ao valor médio dos parentais; *n*: Número mínimo efetivo de genes estimado pela fórmula de Mather e Jinks (1982). Fonte: O autor.

A heterose percentual (*H%*) foi positiva para L34 × Anahuac (28,40%) e BH 1146 × Anahuac (29,38%), contrastando com as demais famílias, que apresentaram heterose negativa (chegando a -23,97%). O número estimado de genes efetivos (*n*) variou de 3,26 (BH 1146 × Anahuac) a 13,76 (L72 × L59), reforçando a natureza complexa da herança nos materiais estudados (Tabela 7.3).

COMPONENTES DE MÉDIAS (AÇÃO GÊNICA)

O desdobramento dos efeitos genéticos revelou que a maior contribuição para a variação de DIF foi proveniente dos efeitos aditivos [a]. Estes representaram de 25,94% (L72 × L62) a 91,92% (L34 × Anahuac) da variação total. Os efeitos de dominância [d] e as interações epistáticas [aa, ad, dd] apresentaram valores reduzidos na maioria das famílias, indicando que a ação gênica aditiva é o componente predominante no controle da tolerância ao Al neste germoplasma (Tabela 7.4).

Tabela 7.4 - Porcentagem da variação na Diferença de Crescimento Radicular (DIF) explicada pelos efeitos aditivos [a], efeitos de dominância [d] e interações epistáticas (aditivo × aditivo [aa], aditivo × dominante [ad] e dominante × dominante [dd]) para cada família de trigo sob estresse por alumínio.

Componentes de Médias	**Famílias**				
	L34 × Anahuac	L72 × L59	L72 × L62	L77 × L24	BH 1146 × Anahuac
[m] (%)	6,057**	50,035**	50,295**	28,510**	11,225**
[a] (%)	91,922**	31,213**	25,935**	45,803**	83,131**
[d] (%)	0,002	6,400**	7,668**	9,763**	1,447**
[aa] (%)	0,002	6,684**	6,726**	6,411**	1,481**
[ad] (%)	1,693**	2,474**	2,553**	0,009	0,455*
[dd] (%)	0,324	3,195**	6,823**	9,505**	2,261**

[m]: Valor médio dos parentais (media de referência); [a]: Efeitos genéticos aditivos; [d]: Desvios de dominância; [aa]: Epistasia aditiva × aditiva; [ad]: Epistasia aditiva × dominante; [dd]: Epistasia dominante × dominante. *, **: Significativo a $p < 0.05$ e $p < 0.01$, respectivamente, pelo teste *t*. Fonte: O autor.

DISCUSSÃO

INTERAÇÃO FAMÍLIA × GERAÇÃO E MÉDIAS DE GERAÇÕES

O efeito significativo da interação família × gerações indica que a expressão fenotípica da tolerância ao Al não é uniforme, variando conforme o *background* genético e o nível de segregação. O contraste fenotípico observado entre os parentais (Tabela 7.2) confirmou a adequação das populações para estudos de herança, atendendo ao pré-requisito de divergência genética necessário para estimativas precisas da contribuição alélica em gerações segregantes, conforme preconizado por Ramalho *et al*. (2021).

O desempenho intermediário das gerações F_1 na maioria das famílias, somado a performance das gerações de retrocruzamento (RC_1 assemelhando-se ao parental tolerante e RC_2 ao sensível), reforça o predomínio da ação gênica aditiva no controle da tolerância. Resultados similares foram reportados por Coelho *et al*. (2019) em milho tropical, sugerindo que a arquitetura genética da tolerância ao Al, embora varie em número de loci, mantém a aditividade como componente central em diferentes gramíneas.

MECANISMOS GENÉTICOS E A NATUREZA DA HERANÇA

A distribuição de frequência contínua e unimodal nas gerações F_2 das famílias L34 × Anahuac, L72 × L59, L72 × L62 e L77 × L24 (Figura 7.1) sugere herança quantitativa para a tolerância ao Al neste germoplasma. Embora estudos clássicos, como o de Sasaki *et al*. (2004), classifiquem a tolerância em trigo como monogênica e centrada no locus *TaALMT1*, a variação

contínua e a segregação transgressiva detectadas nestas famílias de trigo estudadas, indicam a presença de genes modificadores ou múltiplos QTLs de menor efeito.

Estudos genômicos recentes confirmam que, além do *TaALMT1*, loci nos cromossomos 1 (A e B), 2 (A, B e D), 3 (A, B e D), 4 (A, B e D), 5 (A e B), 6 (A e B) e 7 (A, B e D) modulam a intensidade da exsudação de malato, conferindo um caráter poligênico à característica em certos *backgrounds* genéticos (Raman *et al*., 2010; Zeng *et al*., 2023). A simetria nessas distribuições, aliada ao número estimado de genes que chegou a 13,76 na família L72 × L59 (Tabela 7.3), corrobora a predominância de efeitos aditivos, minimizando a importância de desvios de dominância ou epistasia na maioria dos cruzamentos (Bernardo, 2010).

HERDABILIDADE E EFICIÊNCIA DE SELEÇÃO

As elevadas estimativas de herdabilidade no sentido amplo ($H^2 > 61{,}66\%$) embasam a tese de que a seleção fenotípica via medição do DIF da raiz seminal mais longa, utilizando o método da solução mínima de nutrientes, é altamente eficiente. A baixa influência ambiental observada, inferior a variância genética em todas as famílias (Tabela 7.3), simplifica o descarte de genótipos sensíveis já em gerações precoces (F_2 e F_3).

AÇÃO GÊNICA ADITIVA E IMPLICAÇÕES PARA O MELHORAMENTO

O predomínio da ação gênica aditiva em todas as famílias estudadas constitui um achado crucial. Sob a perspectiva molecular, essa aditividade pode ser explicada pela variação no número de cópias do gene *TaALMT1* e pela complexidade estrutural de seu promotor. Conforme descrito por Sasaki *et al*. (2006), um maior número de repetições de elementos do tipo transposon nessa região promotora intensifica a expressão do gene e, consequentemente, amplia o efluxo de malato e a tolerância ao Al. Complementarmente, a tolerância em trigo é incrementada pelo gene *TaMATE1B*, responsável pelo efluxo constitutivo de citrato. Tovkach *et al*. (2013) demonstraram que a variação fenotípica para a tolerância ao Al decorre de alterações estruturais na região promotora, especificamente pela inserção de um elemento do tipo transposon de 11,1 kb imediatamente a montante do sítio de início da transcrição. Esse elemento atua como um promotor alternativo robusto, elevando a expressão do *TaMATE1B* em até 20 vezes nos ápices radiculares. Esta regulação transcricional, mediada por transposons e polimorfismos de nucleotídeo único, ilustra como a transição de um controle oligogênico para

um modelo poligênico complexo favorece a piramidação de genes. Esse mecanismo biológico sustenta os resultados biométricos aqui apresentados (Tabela 7.1), em que o acúmulo de alelos favoráveis, via fixação de efeitos aditivos, resulta em um incremento linear na capacidade de exclusão do Al nos ápices radiculares.

A variação no número estimado de genes efetivos (3,26 a 13,76) (Tabela 7.3) demonstra efeitos individuais médios em cada cruzamento, e sugere que as linhagens possuem mecanismos de tolerância distintos. Enquanto a família BH 1146 × Anahuac apresenta uma herança mais simples (oligogênica), o maior número de genes em L72 × L59 indica uma oportunidade estratégica para o piramidamento gênico para a tolerância ao Al.

Os critérios para escolher entre seleção fenotípica simples e marcadores moleculares para o piramidamento dependem da arquitetura genética revelada em cada cruzamento. Em famílias com alta herdabilidade no sentido amplo (até 90,01%) e fortes efeitos aditivos, como BH 1146 × Anahuac, a seleção fenotípica é altamente eficaz para identificar segregantes transgressivos e acumular alelos favoráveis. No entanto, quando o objetivo é piramidar mecanismos fisiológicos distintos, como combinar o efluxo de malato do *ALMT1* com transportadores de citrato (*MATE*), os marcadores moleculares tornam-se indispensáveis. Enquanto a seleção fenotípica captura o "pacote aditivo" cumulativo, os marcadores permitem aos melhoristas confirmar a presença de loci específicos e não redundantes que poderiam ser mascarados pela forte expressão de um gene maior (Duan *et al*., 2022). Portanto, recomenda-se uma abordagem complementar: utilizar a seleção fenotípica para explorar a alta aditividade observada neste germoplasma e identificar indivíduos transgressivos, empregando simultaneamente marcadores moleculares (ex: para transportadores *MATE*) para garantir o piramidamento preciso de genes de tolerância complementares, que não podem ser distinguidos apenas pelo crescimento radicular, visando cultivares melhoradas com níveis superiores aos dos parentais atuais.

CONCLUSÕES

As altas estimativas de herdabilidade no sentido amplo (H^2 > 61,66%) e a baixa influência ambiental indicam que a seleção fenotípica baseada na diferença de crescimento radicular (DIF) em solução mínima é uma estratégia altamente eficaz e confiável para identificar genótipos tolerantes e acumular alelos favoráveis.

A herança da tolerância ao alumínio no germoplasma de trigo estudado é predominantemente governada pela ação gênica aditiva, embora a arquitetura genética varie de oligogênica a poligênica dependendo do *background* genético.

A ocorrência de segregação transgressiva e o elevado número de genes efetivos em cruzamentos específicos (como L72 × L59) demonstram o potencial para superar os níveis de tolerância dos parentais atuais por meio do piramidamento gênico.

8 CONCLUSÕES

A concentração de 4 mg L^{-1} de Al foi eficaz para discriminar genótipos sensíveis e tolerantes ao Al, utilizando a metodologia da solução mínima (Ca + Al).

As linhagens do germoplasma de trigo da Universidade Estadual de Ponta Grossa demonstraram ampla variabilidade genética para a tolerância ao Al.

As linhagens L34 e L72 se destacaram como excelentes fontes de tolerância ao Al dentro do germoplasma, com base na metodologia da solução mínima, podendo ser utilizadas em cruzamentos futuros para a obtenção de progênies superiores quanto à tolerância ao Al.

A incorporação das linhagens L34, L72 e L77 em programas de melhoramento representa uma oportunidade concreta para ampliar a adaptação do trigo aos solos ácidos brasileiros.

O controle genético da tolerância ao Al nos genótipos de trigo estudados envolve ações gênicas aditivas e não aditivas, bem como efeitos maternos ou extracromossômicos.

Os efeitos genéticos aditivos predominam na expressão da tolerância ao Al, conforme indicado pela alta razão capacidade geral de combinação/capacidade específica de combinação (CGC/CEC).

Os genótipos BH 1146, L72 e L77 apresentam a maior capacidade geral de combinação (CGC) e são os parentais mais adequados para o desenvolvimento de populações segregantes com maior tolerância ao Al.

A presença de efeitos recíprocos significativos enfatiza a importância da seleção estratégica do parental materno em cruzamentos controlados para maximizar o desenvolvimento de populações segregantes tolerantes ao Al.

As altas estimativas de herdabilidade no sentido amplo ($\hat{h}^2_a$ > 61,66%) e a baixa influência ambiental indicam que a seleção fenotípica baseada na diferença de crescimento radicular (DIF) em solução mínima é uma estratégia altamente eficaz e confiável para identificar genótipos tolerantes e acumular alelos favoráveis.

A herança da tolerância ao Al no germoplasma de trigo estudado é predominantemente governada pela ação gênica aditiva, com controle genético variando de oligogênico a poligênico dependendo do *background* genético dos parentais.

A ocorrência de segregação transgressiva e o elevado número de genes efetivos em cruzamentos específicos (L72 × L59) demonstram o potencial para superar os níveis de tolerância dos parentais atuais por meio do piramidamento gênico.

REFERÊNCIAS

AGGARWAL, A.; EZAKI, B.; TRIPATHI, B. N. Two detoxification mechanisms by external malate detoxification and anti-peroxidation enzymes cooperatively confer aluminum tolerance in the roots of wheat (*Triticum aestivum* L.). **Environmental and Experimental Botany**, v. 120, p. 43 - 54, 2015. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2015.08.003. Disponível em: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S009884721530006X. Acesso em: 03 out. 2024.

AGUILERA, J. G.; MINOZZO, J. A.; BARICHELLO, D.; FOGAÇA, C. M.; SILVA JÚNIOR, J. P.; CONSOLI, L.; PEREIRA, J. F. Alleles of organic acid transporter genes are highly correlated with wheat resistance to acidic soil in field conditions. **Theoretical and Applied Genetics**, n. 129, p. 1317 - 1331, 2016. DOI: 10.1007/s00122-016-2705-3. Disponível em: https://link.springer.com/article/10.1007/s00122-016-2705-3. Acesso em: 10 jun. 2025.

AGUILERA, J. G.; TEODORO, P. E.; SILVA JUNIOR, J. P.; PEREIRA, J. F.; ZUFFO, A. M.; CONSOLI, L. Selection of aluminum-resistant wheat genotypes using multienvironment and multivariate indices. **Agronomy Journal**, v. 111, p. 2804 - 2810, 2019. DOI: 10.2134/agronj2019.06.0470. Disponível em: https://acsess.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.2134/agronj2019.06.0470. Acesso em: 03 jun. 2025.

ANIOL, A.; GUSTAFSON, J. P. Chromosome location of genes controlling aluminum tolerance in wheat, rye and triticale. **Canadian Journal of Genetics and Cytology**, v. 26, p. 701 - 705, 1984. DOI: 10.1139/g84-111. Disponível em: https://cdnsciencepub.com/doi/10.1139/g84-111. Acesso em: 10 out. 2024.

ASFAWU, F.; NAYAGAM, G.; FIKIRU, E.; AZMACH, G. Breeding maize (*Zea mays* L.) for aluminum tolerance through heterosis and combining ability. **International Journal of Agronomy**, v. 2024, n. 1, p. 9950925, 2024. DOI: 10.1155/2024/9950925. Disponível em: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1155/2024/9950925. Acesso em: 03 nov. 2025.

AWASTHI, J. P.; SAHA, B.; REGON, P.; SAHOO, S.; CHOWRA, U.; PRADHAN, A.; ROY, A.; PANDA, S. K. Morpho-physiological analysis of tolerance to aluminum toxicity in rice varieties of North East India. **PLoS One**, v. 12, p. e0176357, 2017. DOI: 10.1371/journal.pone.0176357. Disponível em: https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0176357. Acesso em: 07 out. 2025.

BAYHAN, M.; ÖZKAN, R.; YORULMAZ, L.; AKINCI, A. C.; YILDIRIM, M. Comparison of conventional and speed breeding systems for wheat and barley based on growth stages. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 25, n. 3, p. e51152538, 2025. DOI: 10.1590/1984-70332025v25n3a38d. Disponível em: https://www.scielo.br/j/cbab/a/c7SVsmNPyGGW9CFHkpdhTHC/?lang=en. Acesso em: 15 maio 2026.

BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants**. 2. ed. Woodbury: Stemma Press, 2010. 390 p.

BERTAN, I.; CARVALHO, F. I. F.; OLIVEIRA, A. C. Parental selection strategies in plant breeding programs. **Journal of Crop Science and Biotechnology**, v. 10, n. 4, p. 211 - 222, 2007. Disponível em: https://www.researchgate.net/publication/254000574_Parental_Selection_Strategies_in_Plant_Breeding_Programs. Acesso em: 03 nov. 2025.

BERTAN, I.; CARVALHO, F. I. F.; OLIVEIRA, A. C.; SILVA, J. A. G.; BENIN, G.; VIEIRA, E. A.; SILVA, G. O.; HARTWIG, I.; VALÉRIO, I. P.; FINATTO, T. Dissimilaridade genética entre genótipos de trigo avaliados em cultivo hidropônico sob estresse por alumínio. **Bragantia**, v. 65, n. 1, p. 55 - 63, 2006. DOI: 10.1590/S0006-87052006000100008. Disponível em: https://www.scielo.br/j/brag/a/T6H5hWB9XvKrvcvWKwDMxJB/?lang=pt. Acesso em: 13 nov. 2025.

BOFF, T.; ESPINDULA, L. F.; BÜCKER-NETO, L.; MINELLA, E.; MILACH, S. C. K.; DA-SILVA, P. R. Inheritance of aluminum tolerance in the wheat cultivar Toropi and new findings about the introduction of this trait into the Brazilian wheat germplasm. **Environmental and Experimental Botany**, v. 157, p. 91 - 99, 2019. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2018.10.007. Disponível em: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0098847218308189. Acesso em: 22 nov. 2025.

BOYE-GONI, S. R.; MARCARIAN, V. Diallel analysis of aluminum tolerance in selected lines of grain sorghum. **Crop Science**, v. 25, n. 5, p. 749 - 752, 1985. DOI: 10.2135/cropsci1985.0011183X002500050007x. Disponível em: https://acsess.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2135/cropsci1985.0011183X002500050007x. Acesso em: 03 ago. 2025.

CAIRES, E. F.; GUIMARÃES, A. M. A novel phosphogypsum application recommendation method under continuous no-till management in Brazil. **Agronomy Journal**, v. 110, n. 5, p. 1987 - 1995, 2018. DOI: 10.2134/agronj2017.11.0642. Disponível em: https://acsess.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.2134/agronj2017.11.0642. Acesso em: 14 out. 2025.

CAMARGO, C. E. O. Wheat breeding. I - Inheritance of tolerance to aluminum toxicity in wheat. **Bragantia**, v. 40, n. 4, p. 33 - 45, 1981. DOI: 10.1590/S0006-87051981000100004. Disponível em: https://www.scielo.br/j/brag/a/Lbc9ggZKF3bPDzpkbTRZcJR/abstract/?lang=pt. Acesso em: 03 fev. 2025.

CAMARGO, C. E. O. Wheat breeding: VI - Inheritance of tolerance to three different aluminum concentrations in nutrient solution. **Bragantia**, v. 43, n. 2, p. 279 - 291, 1984. DOI: 10.1590/S0006-87051984000200002. Disponível em: https://www.scielo.br/j/brag/a/RCyCQn5qhSHcXPKsCbd6jLm/?lang=pt. Acesso em: 03 fev. 2025.

CAMARGO, C. E. O.; FELICIO, J. C.; FERREIRA FILHO, A. W. P. Triticale: tolerância ao alumínio em solução nutritiva. **Bragantia**, v. 50, n. 2, p. 323 - 330, 1991. DOI: 10.1590/S0006-87051991000200011. Disponível em: https://www.scielo.br/j/brag/a/B8DFsPRcTFGSWbjJzv9QSTG/?lang=pt. Acesso em: 26 jun. 2025.

CAMARGO, C. E. O.; FELICIO, J. C.; FERREIRA FILHO, A. W. P.; LOBATO, M. T. V. Tolerância de genótipos de trigo comum, trigo duro e triticale à toxicidade de alumínio em soluções nutritivas. **Bragantia**, v. 65, p. 43 - 53, 2006. DOI: 10.1590/S0006-87052006000100007. Disponível em: https://www.scielo.br/j/brag/a/tzStCHgF6KZcfJ78pYSRDWw/?lang=pt. Acesso em: 03 jul. 2025.

CAMARGO, C. E. O.; FERREIRA FILHO, A. W. P.; FELICIO, J. C. Inheritance of aluminum tolerance in wheat. **Scientia Agricola**, v. 56, n. 2, p. 429 - 435, 1999. DOI: 10.1590/S0103-90161999000200024. Disponível em: https://www.scielo.br/j/sa/a/DMfSHgF9Nt6MZNMLNYLhvSq/?lang=pt. Acesso em: 08 out. 2025.

CAMARGO, C. E. O.; FERREIRA FILHO, A. W. P.; FELICIO, J. C.; GALLO, P. B.; LOBATO, M. T. V.; BIUDES, G. B. Desempenho de linhagens de trigo, oriundas de hibridações, em duas condições de cultivo do Estado de São Paulo e tolerância à toxicidade de alumínio em laboratório. **Bragantia**, v. 67, p. 613 - 625, 2008. DOI: 10.1590/S0006-87052008000300009. Disponível em: https://www.scielo.br/j/brag/a/mP3bq9TZRX89pts4GFvQLhG/?lang=pt. Acesso em: 03 out. 2024.

CARVER, B.; GARVIN, D. Role of the genotype in tolerance to acidity and aluminum toxicity. In: RENGEL, Z. **Handbook of soil acidity**. New York: CRC Press, p. 387 - 406, 2003.

CEYHAN, E.; AVCI, M. A.; KARADAŞ, S. Line × tester analysis in pea (*Pisum sativum* L.): Identification of superior parents for seed yield and its components. **African Journal of Biotechnology**, v. 7, n. 16, p. 2810-2817, 2008. DOI: 10.5897/AJB08.399. Disponível em: https://academicjournals.org/journal/AJB/article-abstract/7DF25E48257. Acesso em: 10 maio 2026.

CEYHAN, E.; HARMANKAYA, M.; KAHRAMAN, A. Combining ability and heterosis for concentration of mineral elements and protein in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Turkish Journal of Agriculture and Forestry**, v. 38, n. 5, p. 581-590, 2014. DOI: 10.3906/tar-1307-56. Disponível em: https://journals.tubitak.gov.tr/agriculture/vol38/iss5/1/. Acesso em: 12 maio 2026.

CEYHAN, E.; KAHRAMAN, A. Genetic analysis of yield and some characters in peas. **Legume Research**, v. 36, n. 4, p. 273-279, 2013. Disponível em: https://www.researchgate.net/publication/293569182_GENETIC_ANALYSIS_OF_YIELD_AND_SOME_CHARACTERS_IN_PEAS. Acesso em: 09 maio 2026.

CEYHAN, E.; KAHRAMAN, A.; AVCI, M. A.; DALGIÇ, H. Combining ability of bean genotypes estimated by line × tester analysis under highly-calcareous soils. **The Journal of Animal & Plant Sciences**, v. 24, n. 2, p. 579-584, 2014. Disponível em: https://thejaps.org.pk/AbstractView.aspx?mid=2014-JAPS-81. Acesso em: 11 maio 2026.

CEYHAN, E.; KORKMAZ, A.; ALI, A.; KARADAŞ, S.; HARMANKAYA, M.; ŞIMŞEK, D.; KARAKÖY, T. Exploring genetic diversity: the inheritance of protein and mineral contents in dwarf common beans. **Turkish Journal of Agriculture and Forestry**, v. 49, n.1, p. 24-36,

2025. DOI: 10.55730/1300-011X.3246. Disponível em: https://journals.tubitak.gov.tr/agriculture/vol49/iss1/3/. Acesso em: 12 maio 2026.

CHANDRA, J.; KESHAVKANT, S. Mechanisms underlying the phytotoxicity and genotoxicity of aluminum and their alleviation strategies: A review. **Chemosphere**, v. 278, p. 130384, 2021. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2021.130384. Disponível em: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0045653521008547. Acesso em: 17 set. 2025.

CIAMPOROVÁ, M. Morphological and structural responses of plant roots to aluminum at organ, tissue and cellular levels. **Biologia Plantarum**, v. 45, p. 161 - 171, 2002. DOI: 10.1023/A:1015159601881. Disponível em: https://link.springer.com/article/10.1023/A:1015159601881. Acesso em: 03 dez. 2025.

COELHO, C. J.; MOLIN, D.; DE JONG, G.; GARDINGO, J. R.; CAIRES, E. F.; MATIELLO, R. R. Brazilian maize landraces: source of aluminum tolerance. **Australian Journal of Crop Science**, v. 10, n. 1, p. 42 - 49, 2016. Disponível em: https://search.informit.org/doi/10.3316/informit.936720861042300. Acesso em: 14 nov. 2024.

COELHO, C. J.; MOLIN, D.; WOOD JORIS, H. A.; CAIRES, E. F.; GARDINGO, J. R.; MATIELLO, R. R. Selection of maize hybrids for tolerance to aluminum in minimal solution. **Genetics and Molecular Research**, v. 14, n. 1, p. 134 - 144, 2015. DOI: 10.4238/2015.JANUARY.15.16. Disponível em: https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25729944/. Acesso em: 03 dez. 2024.

CONAB - Companhia Nacional de Abastecimento. Acompanhamento da safra brasileira de grãos. Safra 2024/25, v. 12, n. 12, p. 1 - 133, setembro, 2025. Disponível em: https://www.gov.br/conab/pt-br/atuacao/informacoes-agropecuarias/safras/safra-de-graos. Acesso em: 03 out. 2025.

CONAB - Companhia Nacional de Abastecimento. Acompanhamento da safra brasileira de grãos. Safra 2025/26, v. 13, n. 6, p. 1 - 111, março, 2026. Disponível em: https://www.gov.br/conab/pt-br/atuacao/informacoes-agropecuarias/safras/safra-de-graos. Acesso em: 10 mar. 2026.

CRESTANI, M.; CARVALHO, F. I. F.; OLIVEIRA, A. C.; SILVA, J. A G.; SOUZA, V. Q.; PARACHU, E. A. M.; SILVEIRA, G.; RIBEIRO, G.; LUCHE, H. S. Estresse por alumínio em genótipos de aveia preta em condição hidropônica. **Bragantia**, v. 68, n. 3, p. 639 - 649, 2009. DOI: 10.1590/S0006-87052009000300010. Disponível em: https://www.scielo.br/j/brag/a/NGHkwLG9mvX6vGpfmGv5Cdy/?lang=pt. Acesso em: 03 out. 2024.

CRESTANI, M.; SILVA, J. A. G.; TESSMANN, E. W.; SILVEIRA, S. F. S.; NORNBERG, R.; RIBEIRO, G.; CARVALHO, F. I. F.; OLIVEIRA, A. C. Protocolos para seleção quanto à tolerância ao alumínio em aveia sob cultivo hidropônico. **Revista Brasileira de Agrociência**, v. 17, n. 3-4, p. 311 - 320, 2011. Disponível em: https://periodicos.ufpel.edu.br/index.php/CAST/article/view/2064. Acesso em: 13 nov. 2024.

CRUZ, C. D. Genes Software - extended and integrated with the R, Matlab and Selegen. **Acta Scientiarum**, v. 38, n. 4, p. 547 - 552, 2016. DOI: 10.4025/actasciagron.v38i4.32629.

Disponível em: https://www.scielo.br/j/asagr/a/sLvDYF5MYv9kWR5MKgxb6sL/?lang=en. Acesso em: 28 out. 2024.

CRUZ, C. D.; VENCOVSKY, R. Comparação de alguns métodos de análise dialélica. **Revista Brasileira de Genética**, v. 12, n. 2, p. 425 - 438, 1989. Disponível em: https://repositorio.usp.br/item/000790993. Acesso em: 20 out. 2025.

DALGIÇ, H.; ALI, A.; KARADAŞ, S.; KORKMAZ, A.; AYRAN ÇOLAK, İ.; HARMANKAYA, M.; KARAKÖY, T.; CEYHAN, E.; TÜRKOĞLU, A. Diallel analysis of cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp) for protein and mineral composition: genetic variability and heritability. **Euphytica**, v. 221, n. 10, 2025. DOI: 10.1007/s10681-025-03618-0. Disponível em: https://www.researchgate.net/publication/396008844_Diallel_analysis_of_cowpea_Vigna_Unguiculata_L_Walp_for_protein_and_mineral_composition_genetic_variability_and_heritability. Acesso em: 10 maio 2026.

DEL GUERCIO, A. M. F.; CAMARGO, C. E. O. Herança da tolerância à toxicidade de alumínio em trigo duro. **Bragantia**, v. 70, n. 4, p. 775 - 780, 2011. DOI: 10.1590/S0006-87052011000400007. Disponível em: https://www.scielo.br/j/brag/a/FD4R5kWvyFHjGHHjZkMmCSn/?lang=pt. Acesso em: 22 out. 2025.

DU, L.; ZHANG, Z.; CHEN, Y.; WANG, Y.; ZHOU, C.; YANG, H.; ZHANG, W. Heterogeneous impact of soil acidification on crop yield reduction and its regulatory variables: A global meta-analysis. **Field Crops Research**, v. 319, p. 109643, 2024. DOI: 10.1016/j.fcr.2024.109643. Disponível em: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378429024003964. Acesso em: 18 dez. 2025.

DUAN, W.; LU, F.; CUI, Y.; ZHANG, J.; DU, X.; HU, Y.; YAN, Y. Genome-wide identification and characterization of wheat *MATE* genes reveals their roles in aluminum tolerance. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 23, n. 8, p. 4418, 2022. DOI: 10.3390/ijms23084418. Disponível em: https://www.mdpi.com/1422-0067/23/8/4418. Acesso em: 20 abr. 2025.

ECHART, C. L.; CAVALLI-MOLINA, S. Fitotoxicidade do alumínio: efeitos, mecanismo de tolerância e seu controle genético. **Ciência Rural**, v. 31, n. 3, p. 531 - 541, 2001. DOI: 10.1590/S0103-84782001000300030. Disponível em: https://www.scielo.br/j/cr/a/xRLkkL5hjcMMbhqDpsVRqfH/abstract/?lang=pt. Acesso em: 09 out. 2024.

FARIAS, E. S. T.; PINTRO, J. C.; SILVA, M. A. G.; MUNIZ, A. S.; MARCHETTI, M. E.; NOLLA, A.; PELLISSON, N. Aluminum toxicity in corn plants cultivated with low and high ionic strength nutrient solutions. **Journal of Plant Nutrition**, v. 34, n. 3, p. 465 - 475, 2011. DOI: 10.1080/01904167.2011.537142. Disponível em: https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/01904167.2011.537142. Acesso em: 07 nov. 2024.

FERRAZ, F. S.; COELHO, C. J.; MATIELLO, R. R. Caracterização fenotípica de linhagens de trigo quanto à tolerância ao alumínio em solução mínima. **Brazilian Journal of Development**,

v. 6, n. 10, p. 78996 - 79008, 2020. DOI: 10.34117/bjdv6n10-362. Disponível em: https://ojs.brazilianjournals.com.br/ojs/index.php/BRJD/article/view/18371. Acesso em: 26 out. 2025.

FINGER, A. C.; CAIRES, E. F.; OHSE, S.; MATIELLO, R. R. Selection of sources of aluminum tolerance in wheat germplasm using minimum solution. **Bragantia**, v. 85, e20250174, 2026. DOI: 10.1590/1678-4499.20250174. Disponível em: https://www.scielo.br/j/brag/a/ZLWs9WsXwDk4FvGDtd6r7jv/?format=html&lang=en. Acesso em: 14 fev. 2026.

FOLONI, J. S. S.; SILVA, S. R.; ABATI, J.; OLIVEIRA JUNIOR, A.; CASTRO, C.; OLIVEIRA, F. A.; NOGUEIRA, M. A.; BASSOI, M. C. Yield of soybean-wheat succession in no-tillage system and soil chemical properties affected by liming, aluminum tolerance of wheat cultivars, and nitrogen fertilization. **Soil and Tillage Research**, v. 226, p. 105576, 2023. DOI: 10.1016/j.still.2022.105576. Disponível em: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167198722002628. Acesso em: 28 nov. 2025.

FONTECHA, G.; SILVA-NAVAS, J.; BENITO, C.; MESTRES, M. A.; ESPINO, F. J.; HERNÁNDEZ-RIQUER, M. V.; GALLEGO, F. J. Candidate gene identification of an aluminum-activated organic acid transporter gene at the *Alt4* locus for aluminum tolerance in rye (*Secale cereale* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, v. 114, p. 249 - 260, 2007. DOI: 10.1007/s00122-006-0427-7. Disponível em: https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17063338/. Acesso em: 20 out. 2024.

FONTOURA, S. M. V.; PIAS, O. H. C.; TIECHER, T.; CHERUBIN, M. R.; MORAES, R. P.; BAYER, C. Effect of gypsum rates and lime with different reactivity on soil acidity and crop grain yields in a subtropical Oxisol under no-tillage. **Soil and Tillage Research**, v. 193, p. 27 - 41, 2019. DOI: 10.1016/j.still.2019.05.005. Disponível em: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167198718306731. Acesso em: 27 set. 2025.

FOY, C. D.; SILVA, A. R. Tolerances of wheat germplasm to acid subsoil. **Journal of Plant Nutrition**, v. 14, p. 1277 - 1295, 1991. DOI: 10.1080/01904169109364285. Disponível em: https://hero.epa.gov/reference/2067743/. Acesso em: 20 jun. 2024.

GARCIA-OLIVEIRA, A. L.; MARTINS-LOPES, P.; TOLRÁ, R.; POSCHENRIEDER, C.; TARQUIS, M.; GUEDES-PINTO, H.; BENITO, C. Molecular characterization of the citrate transporter gene *TaMATE1* and expression analysis of upstream genes involved in organic acid transport under Al stress in bread wheat (*Triticum aestivum*). **Physiologia Plantarum**, v. 152, n. 3, p. 441 - 452, 2014. DOI: 10.1111/ppl.12179. Disponível em: https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24588850/. Acesso em: 20 out. 2025.

GARCIA-OLIVEIRA, A. L.; POSCHENRIEDER, C.; BARCELO, J.; MARTINS-LOPES, P. Breeding for Al tolerance by unravelling genetic diversity in bread wheat. In: PANDA, S. K.; BALUSKA, F. **Aluminum stress adaptation in plants**. Suíça: Signaling and Communication in Plants, p. 125 - 153, 2015.

GAZEY, C.; DAVIES, S.; MASTER, R. Soil acidity: A guide for WA farmers and consultants. Department of Primary Industries and Regional Development, Western Australia, Perth.

Bulletin 4858. 2014. Disponível em: https://library.dpird.wa.gov.au/bulletins/223/. Acesso em: 15 maio 2026.

GENG, X.; HORST, W. J.; GOLZ, J. F.; LEE, J. E.; DING, Z.; YANG, Z. *LEUNIG _HOMOLOG* transcriptional co-repressor mediates aluminum sensitivity through *PECTIN METHYLESTERASE46*-modulated root cell wall pectin methylesterification in Arabidopsis. **The Plant Journal**, v. 90, n. 3, p. 491 - 504, 2017. DOI: 10.1111/tpj.13506. Disponível em: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/tpj.13506. Acesso em: 28 out. 2025.

GRIFFING, B. A generalized treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance. **Heredity**, v. 10, p. 31 - 50, 1956. Disponível em: https://www.nature.com/articles/hdy19562. Acesso em: 05 ago. 2025.

GRUBER, B. D.; RYAN, P. R.; RICHARDSON, A. E.; TYERMAN, S. D.; RAMESH, S.; HEBB, D. M.; HOWITT, S. M.; DELHAIZE, E. *HvALMT1* from barley is involved in the transport of organic anions. **Journal of Experimental Botany**, v. 61, n. 5, p. 1455 - 1467, 2010. DOI: 10.1093/jxb/erq023. Disponível em: https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20176888/. Acesso em: 24 set. 2025.

HAJIBOLAND, R.; PANDA, C. K.; LASTOCHKINA, O.; GAVASSI, M. A.; HABERMANN, G.; PEREIRA, J. F. Aluminum toxicity in plants: Present and future. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 42, n. 9, p. 3967 - 3999, 2023. DOI: 10.1007/s00344-022-10866-0. Disponível em: https://link.springer.com/article/10.1007/s00344-022-10866-0?utm_source=researchgate.net&utm_medium=article. Acesso em: 20 set. 2025.

HARTWIG, I.; OLIVEIRA, A. C.; CARVALHO, F. I. F.; BERTAN, I.; SILVA, J. A. G.; SCHMIDT, D. A. M.; VALÉRIO, I. P.; MAIA, L. C.; FONSECA, D. A. R.; REIS, C. E. S. Mecanismos associados à tolerância ao alumínio em plantas. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 28, n. 2, p. 219 - 228, 2007. DOI: 10.5433/1679-0359.2007v28n2p219. Disponível em: https://ojs.uel.br/revistas/uel/index.php/semagrarias/article/view/3431. Acesso em: 20 out. 2024.

HUANG, W.; LWIN OO, T.; HE, H.; WANG, A.; ZHAN, J.; LI, C.; WEI, S; HE, L. Aluminum induces rapidly mitochondria-dependent programmed cell death in Al-sensitive peanut root tips. **Botanical Studies**, v. 55, n. 67, 2014. DOI: 10.1186/s40529-014-0067-1. Disponível em: https://link.springer.com/article/10.1186/s40529-014-0067-1. Acesso em: 25 jan. 2026.

JOU-NTEUFA, C.; CEYHAN, E. Genetic analysis of seed yield and some traits in cowpea using diallel analysis. **Turkish Journal of Agriculture and Forestry**, v. 48, n. 2, p. 278 - 293, 2024. DOI: 10.55730/1300-011X.3180. Disponível em: https://journals.tubitak.gov.tr/agriculture/vol48/iss2/10/. Acesso em: 16 maio 2026.

KARIUKI, S. K.; ZHANG, H.; SCHRODER, J. L.; EDWARDS, J.; PAYTON, M.; CARVER, B. F.; RAUN, W. R.; KRENZER, E. G. Hard red winter wheat cultivar responses to a pH and aluminum concentration gradient. **Agronomy Journal**, v. 99, n. 1, p. 88 - 98, 2007. DOI: 10.2134/agronj2006.0128. Disponível em: https://acsess.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.2134/agronj2006.0128. Acesso em: 20 mar. 2025.

KOBAYASHI, Y.; HOEKENGA, O. A.; ITOH, H.; NAKASHIMA, M.; SAITO, S.; SHAFF, J. E.; MARON, L. G.; PIÑEROS, M. A.; KOCHIAN, L. V.; KOYOMA, H. Characterization of *AtALMT1* expression in aluminum-inducible malate release and its role for rhizotoxic stress tolerance in Arabidopsis. **Plant Physiology**, v. 145, n. 3, p. 843 - 852, 2007. DOI: 10.1104/pp.107.102335. Disponível em: https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17885092/. Acesso em: 20 ago. 2025.

KOCHIAN, L. V. Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 46, n. 1, p. 237 - 260, 1995. DOI: 10.1146/annurev.pp.46.060195.001321. Disponível em: https://www.annualreviews.org/content/journals/10.1146/annurev.pp.46.060195.001321. Acesso em: 15 set. 2024.

KOCHIAN, L. V.; HOEKENGA, O. A.; PIÑEROS, M. A. How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency. **Annual Review of Plant Biology**, v. 55, p. 459 - 493, 2004. DOI: 10.1146/annurev.arplant.55.031903.141655. Disponível em: https://www.annualreviews.org/content/journals/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141655. Acesso em: 26 out. 2024.

KOCHIAN, L. V.; PIÑEROS, M. A.; HOEKENGA, O. A. The physiology, genetics and molecular biology of plant aluminum resistance and toxicity. **Plant Soil**, v. 274, p. 175 - 195, 2005. DOI: 10.1007/s11104-004-1158-7. Disponível em: https://link.springer.com/article/10.1007/s11104-004-1158-7. Acesso em: 06 jun. 2024.

KOCHIAN, L. V.; PIÑEROS, M. A.; LIU, J.; MAGALHAES, J. V. Plant adaptation to acid soils: the molecular basis for crop aluminum resistance. **Annual Review of Plant Biology**, v. 66, p. 571 - 598, 2015. DOI: 10.1146/annurev-arplant-043014-114822. Disponível em: https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25621514/. Acesso em: 20 jul. 2025.

LAGOS, M. B.; FERNANDES, M. I. M.; CAMARGO, C. E. O.; FEDERIZZI, L. C.; CARVALHO, F. I. F. Genetics and monosomic analysis of aluminum tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). **Revista Brasileira de Genética**, v. 14, p. 1011 - 1020, 1991. Disponível em: https://hero.epa.gov/reference/2067823/. Acesso em: 29 mar. 2024.

LI, X. F.; MA, J. F.; MATSUMOTO, H. Pattern of aluminum-induced secretion of organic acids differs between rye and wheat. **Plant Physiology**, v. 123, n. 4, p. 1537 - 1544, 2000. DOI: 10.1104/pp.123.4.1537. Disponível em: https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10938369/. Acesso em: 02 fev. 2025.

LIANG, X.; OU, Y.; ZHAO, H.; QIAN, R.; SUN, C.; LIN, X. Short-chain aldehydes increase aluminum retention and sensitivity by enhancing cell wall polysaccharide contents and pectin demethylation in wheat seedlings. **Journal of Hazardous Materials**, v. 433, p. 128743, 2022. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2022.128743. Disponível em: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304389422005325?via%3Dihub. Acesso em: 20 out. 2025.

LOLLATO, R. P.; OCHSNER, T. E.; ARNALL, D. B.; GRIFFIN, T. W.; EDWARDS, J. T. From field experiments to regional forecasts: upscaling wheat grain and forage yield response to acidic soils. **Agronomy Journal**, v. 111, n. 1, p. 287 - 302, 2019. DOI:

10.2134/agronj2018.03.0206. Disponível em: https://acsess.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.2134/agronj2018.03.0206. Acesso em: 16 nov. 2025.

LUKIN, V. V.; EPPLIN, F. M. Optimal frequency and quantity of agricultural lime applications. **Agricultural Systems**, v. 76, n. 3, p. 949 - 967, 2003. DOI: 10.1016/S0308-521X(02)00016-1. Disponível em: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0308521X02000161. Acesso em: 20 set. 2025.

MA, J. F. Role of organic acids in detoxification of aluminum in higher plants. **Plant Cell Physiology**, v. 41, n. 4, p. 383 - 390, 2000. DOI: 10.1093/pcp/41.4.383. Disponível em: https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10845450/. Acesso em: 18 mar. 2024.

MA, J. F. Syndrome of aluminum toxicity and diversity of aluminum resistance in higher plants. **International Review of Cytology**, v. 264, p. 225 - 252, 2007. DOI: 10.1016/s0074-7696(07)64005-4. Disponível em: https://www.sciencedirect.com/science/chapter/bookseries/abs/pii/S0074769607640054. Acesso em: 02 out. 2024.

MA, J. F.; HIRADATE, S.; MATSUMOTO, H. High aluminum resistance in buckwheat: II. Oxalic acid detoxifies aluminum internally. **Plant Physiology**, v. 117, n. 3, p. 753 - 759, 1998. DOI: 10.1104/pp.117.3.753. Disponível em: https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC34930/. Acesso em: 28 jun. 2024.

MA, J. F.; RYAN, P. R.; DELHAIZE, E. Aluminum tolerance in plants and the complexing role of organic acids. **Trends in Plant Science**. v. 6, n. 6, p. 273 - 278, 2001. DOI: 10.1016/S1360-1385(01)01961-6. Disponível em: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1360138501019616. Acesso em: 21 out. 2024.

MAGALHAES, J. V.; LIU, J.; GUIMARÃES, C. T.; LANA, U. G. P.; ALVES, V. M. C.; WANG, Y.; SCHAFFERT, R. E.; HOEKENGA, O. A.; PIÑEROS, M. A.; SHAFF, J. E.; KLEIN, P. E.; CARNEIRO, N. P.; COELHO, C. M.; TRICK, H. N.; KOCHIAN, L. V. A gene in the multidrug and toxic compound extrusion (*MATE*) family confers aluminum tolerance in sorghum. **Nature Genetics**, v. 39, p. 1156 - 1161, 2007. DOI: 10.1038/ng2074. Disponível em: https://www.nature.com/articles/ng2074. Acesso em: 12 nov. 2024.

MALAVOLTA, E. **Manual de nutrição mineral de plantas**. São Paulo: Editora agronômica Ceres Ltda. 2006. 638 p.

MARON, L. G.; PIÑEROS, M. A.; GUIMARÃES, C. T.; MAGALHAES, J. V.; PLEIMAN, J. K.; MAO, C.; SHAFF, J.; BELICUAS, S. N. J.; KOCHIAN, L. V. Two functionally distinct members of the MATE (multi-drug and toxic compound extrusion) family of transporters potentially underlie two major aluminum tolerance QTLs in maize. **The Plant Journal**, v. 61, n. 5, p. 728 - 740, 2010. DOI: 10.1111/j.1365-313x.2009.04103.x. Disponível em: https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20003133/. Acesso em: 20 out. 2024.

MATHER, K.; JINKS, J. L. **Biometrical genetics**. 3. ed. Ithaca: Cornell University Press. 1982. 410 p.

MATSUMOTO, H. Cell biology of aluminum toxicity and tolerance in higher plants. **International Review Cytology**, v. 200, p. 1 - 46, 2000. DOI: 10.1016/S0074-7696(00)00001-2. Disponível em: https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10965465/. Acesso em: 11 set. 2024.

MAZZOCATO, A. C.; ROCHA, P. S. G.; SERENO, M. J. C. M.; BOHNEN, H.; GRONGO, V.; BARBOSA NETO, J. F. Tolerância ao alumínio em plântulas de milho. **Ciência Rural**, v. 32, n. 1, p. 19 - 24, 2002. DOI: 10.1590/S0103-84782002000100004. Disponível em: https://www.scielo.br/j/cr/a/BrJDYwq4YVc3Q7VW4bWKTDs/?format=html&lang=pt. Acesso em: 27 ago. 2024.

MCFARLAND, C. R.; HUGGINS, D. R.; KOENIG, R. T. Soil pH and implications for management: An introduction. **Washington State University Extension**, FS170E. 2015. Disponível em: https://hdl.handle.net/2376/5347. Acesso em: 10 maio 2026.

MEZZOMO, H. C.; MACHADO E SILVA, C.; CASAGRANDE, C. R.; LIMA, G. W.; RIBEIRO, J. P. O.; EIDES, J. R.; DIAS, K. O. G.; BORÉM, A.; NARDINO, M. Stage-wise selection of tropical wheat populations using univariate and multivariate BLUP models. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 25, n. 4, p. e53462549, 2025. DOI: 10.1590/1984-70332025v25n4a54. Disponível em: https://www.scielo.br/j/cbab/a/865PGxsyrJBpc6jv584dNXn/?lang=en. Acesso em: 15 maio 2026.

NAVAKODE, S.; WEIDNER, A.; LOHWASSER, U.; RÖDER, M. S.; BÖRNER, A. Molecular mapping of quantitative trait loci (QTLs) controlling aluminum tolerance in bread wheat. **Euphytica**, v. 166, p. 283 - 290, 2009. DOI: 10.1007/s10681-008-9845-8. Disponível em: https://link.springer.com/article/10.1007/s10681-008-9845-8. Acesso em: 20 nov. 2025.

NDEKE, V.; TEMBO, L. Investigating the type of gene action conditioning tolerance to aluminum toxicity in tropical maize. **Asian Plant Research Journal**, v. 2, n. 4, p. 1 - 8, 2019. DOI: 10.9734/aprj/2019/v2i430051. Disponível em: https://journalaprj.com/index.php/APRJ/article/view/32. Acesso em: 26 out. 2025.

OFOE, R.; THOMAS, R. H.; ASIEDU, S. K.; WANG-PRUSKI, G.; FOFANA, B.; ABBEY, L. Aluminum in plant: Benefits, toxicity and tolerance mechanisms. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 1085998, 2023. DOI: 10.3389/fpls.2022.1085998. Disponível em: https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2022.1085998/full. Acesso em: 26 nov. 2025.

OU, Y.; WANG, D.; SHU, Y.; WANG, Y.; DAI, P.; TENG, Z.; SUN, C.; LIN, X. Autophagy confers aluminum tolerance by enhancing the antioxidant capacity and promoting oxidized protein degradation in wheat (*Triticum aestivum*) roots. **Environmental and Experimental Botany**, v. 218, p. 105611, 2024. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2023.105611. Disponível em: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0098847223004069. Acesso em: 20 mar. 2026.

PANDA, S. K.; MATSUMOTO, H. Molecular physiology of aluminum toxicity and tolerance in plants. **The Botanical Review**, v. 73, n. 4, p. 326 - 347, 2007. DOI: 10.1663/0006-8101(2007)73[326:MPOATA]2.0.CO;2. Disponível em:

https://link.springer.com/article/10.1663/0006-8101(2007)73[326:MPOATA]2.0.CO;2. Acesso em: 25 out. 2025.

PAPERNIK, L. A.; BETHEA, A. S.; SINGLETON, T. E.; MAGALHAES, J. V.; GARVIN, D. F.; KOCHIAN, L. V. Physiological basis of reduced Al tolerance in ditelosomic lines of Chinese Spring wheat. **Planta**, v. 212, n. 5-6, p. 829 - 834, 2001. DOI: 10.1007/s004250000444. Disponível em: https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11346958/. Acesso em: 29 out. 2024.

PARENTONI, S. N.; ALVES, V. M. C.; MILACH, S. K.; CANÇADO, G. M. A.; BAHIA FILHO, A. F. C. B. Melhoramento para a tolerância ao alumínio como fator de adaptação a solos ácidos. In: NASS, L. L.; VALOIS, A. C. C.; MELO, I. S.; VALADARES-INGLIS, M. C. **Recursos genéticos e melhoramento – Plantas**. Rondonópolis: Fundação MT, p. 783 - 851, 2001.

PATERNIANI, M. E. A. G. Z.; FURLANI, P. B. Tolerância à toxicidade de alumínio de linhagens e híbridos de milho em solução nutritiva. **Bragantia**, v. 61, n. 1, p. 11 - 16, 2002. DOI: 10.1590/S0006-87052002000100003. Disponível em: https://www.scielo.br/j/brag/a/sB9GLjbR8L867Q7HpGByQSr/?lang=pt. Acesso em: 20 fev. 2025.

PEREIRA, J. F. Initial root length in wheat is highly correlated with acid soil tolerance in the field. **Scientia Agricola**, v. 75, n. 1, p. 79 - 83, 2018. DOI: 10.1590/1678-992X-2016-0422. Disponível em: https://www.scielo.br/j/sa/a/XpNK8D8SFjXRHwxyyQBxRgd/?lang=en. Acesso em: 30 out. 2025.

PEREIRA, J. F.; BARICHELLO, D.; FERREIRA, J. R.; AGUILERA, J. G.; CONSOLI, L.; SILVA JÚNIOR, J. P.; BONOW, S.; CARGNIN, A. *TaALMT1* and *TaMATE1B* allelic variability in a collection of Brazilian wheat and its association with root growth on acidic soil. **Molecular Breeding**, v. 35, n. 169, 2015. DOI: 10.1007/s11032-015-0363-9. Disponível em: https://link.springer.com/article/10.1007/s11032-015-0363-9. Acesso em: 28 ago. 2025.

PEREIRA, J. F.; ZHOU, G.; DELHAIZE, E.; RICHARDSON, T.; ZHOU, M.; RYAN, P. R. Engineering greater aluminum resistance in wheat by over-expressing *TaALMT1*. **Annals of Botany**, v. 106, n. 1, p. 205 - 214, 2010. DOI: 10.1093/aob/mcq058. Disponível em: https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20338951/. Acesso em: 17 out. 2025.

PETERSON, C. M.; KLEPPER, B.; RICKMAN, R. W. Seed reserves and seedling development in winter wheat. **Agronomy Journal**, v. 81, n. 2, p. 245 - 251, 1989. DOI: 10.2134/agronj1989.00021962008100020022x. Disponível em: https://acsess.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.2134/agronj1989.00021962008100020022x. Acesso em: 20 jun. 2025.

PIÑEROS, M. A.; CANÇADO, G. M. A.; MARON, L. G.; LYI, S. M.; MENOSSI, M.; KOCHIAN, L. V. Not all ALMT1-type transporters mediate aluminum-activated organic acid responses: the case of *ZmALMT1* – an anion-selective transporter. **The Plant Journal**, v. 53, n. 2, p. 352 - 367, 2008. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2007.03344.x. Disponível em: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1365-313X.2007.03344.x. Acesso em: 20 out. 2024.

PORTALUPPI, R.; BRAMMER, S. P.; MAGALHÃES, J. V.; COSTA, C. T.; CAIERÃO, E.; NASCIMENTO JUNIOR, A.; SILVA JUNIOR, J. P. Tolerância de genótipos de cereais de inverno ao alumínio em cultivo hidropônico e em campo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 45, n. 2, p. 178 - 185, 2010. DOI: 10.1590/S0100-204X2010000200009. Disponível em: https://www.scielo.br/j/pab/a/vHtBdgCG8hBKRWtFZChxt8q/?lang=pt. Acesso em: 19 nov. 2024.

QUAGGIO, J. A. **Acidez e calagem em solos tropicais**. 1. ed. Campinas: Instituto Agronômico, 2000. 111 p.

RAMALHO, M. A. P.; GONÇALVES, F. M. A.; TECHIO, V. H.; SOUZA, L. C. Advances in genetics and plant breeding 160 years after the publication of Mendel's research. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 25, p. e521725212, 2025. DOI: 10.1590/1984-70332025v25n2a27. Disponível em: https://www.scielo.br/j/cbab/a/bstktzm4z4Qjb7PftstcWXf/?format=html&lang=en. Acesso em: 12 maio 2026.

RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B.; PINTO, C. A. B. P.; SOUZA, E. A.; GONÇALVES, F. M. A.; SOUZA, J. C. **Genética na agropecuária**. 6. ed. Lavras: Editora UFLA. 2021. 508 p.

RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B.; ZIMMERMANN, M. J. O. **Genética quantitativa em plantas autógamas: aplicações ao melhoramento do feijoeiro**. Goiânia: Editora da UFG, 1993. 271 p.

RAMAN, H.; STODART, B.; RYAN, P. R.; DELHAIZE, E.; EMEBIRI, L.; RAMAN, R.; COOMBES, N.; MILGATE, A. Genome-wide association analyses of common wheat (*Triticum aestivum* L.) germplasm identifies multiple loci for aluminum resistance. **Genome**, v. 53, n. 11, p. 957 - 966, 2010. DOI: 10.1139/G10-058. Disponível em: https://cdnsciencepub.com/doi/10.1139/G10-058. Acesso em: 18 set. 2025.

RAMAN, H.; ZHANG, K.; CAKIR, M.; APPELS, R.; GARVIN, D. F.; MARON, L. G.; KOCHIAN, L. V.; MORONI, J. S.; RAMAN, R.; IMTIAZ, M.; DRAKE-BROCKMAN, F.; WATERS, I.; MARTIN, P.; SASAKI, T.; YAMAMOTO, Y.; MATSUMOTO, H.; HEBB, D. M.; DELHAIZE, E.; RYAN, P. R. Molecular characterization and mapping of *ALMT1*, the aluminium-tolerance gene of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). **Genome**, v. 48, n. 5, p. 781 - 791, 2005. DOI: 10.1139/g05-054. Disponível em: https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16391684/. Acesso em: 20 out. 2025.

RIEDE, C. R.; ANDERSON, J. A. Linkage of RFLP markers to an aluminum tolerance gene in wheat. **Crop Science**, v. 36, n. 4, p. 905 - 909, 1996. DOI: 10.2135/cropsci1996.0011183X0036000400015x. Disponível em: https://acsess.onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.2135/cropsci1996.0011183X00360004000 15x. Acesso em: 05 jul. 2025.

ROACH, D. A.; WULFF, R. D. Maternal effects in plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 18, p. 209 - 235, 1987. DOI: 10.1146/annurev.es.18.110187.001233. Disponível em: https://www.researchgate.net/publication/234150533_Maternal_Effects_In_Plants. Acesso em: 20 nov. 2025.

RYAN, P. R.; DELHAIZE, E.; RANDALL, P. J. Characterization of Al-stimulated efflux of malate from the apices of Al-tolerant wheat roots. **Planta**, v. 196, p. 103 - 110, 1995. DOI: 10.1007/BF00193223. Disponível em: https://link.springer.com/article/10.1007/BF00193223. Acesso em: 02 out. 2024.

RYAN, P. R.; DITOMASO, J. M.; KOCHIAN, L. V. Aluminum toxicity in roots: an investigation of spatial sensitivity and the role of the root cap. **Journal of Experimental Botany**, v. 44, n. 2, p. 437 - 446, 1993. DOI: 10.1093/jxb/44.2.437. Disponível em: https://academic.oup.com/jxb/article-abstract/44/2/437/450482. Acesso em: 20 out. 2024.

RYAN, P. R.; DONG, D.; TEUBER, F.; WENDLER, N.; MÜHLING, K. H.; LIU, J.; XU, M.; SALVADOR-MORENO, N.; YOU, J.; MAURER, H. P.; HORST, W. J.; DELHAIZE, E. Assessing how the aluminum-resistance traits in wheat and rye transfer to hexaploid and octoploid triticale. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, p. 1334, 2018. DOI: 10.3389/fpls.2018.01334. Disponível em: https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2018.01334/full. Acesso em: 17 nov. 2025.

RYAN, P. R.; RAMAN, H.; GUPTA, S.; HORST, W. J.; DELHAIZE, E. A second mechanism for aluminum resistance in wheat relies on the constitutive efflux of citrate from roots. **Plant Physiology**, v. 149, n. 1, p. 340 - 351, 2009. DOI: 10.1104/pp.108.129155. Disponível em: https://academic.oup.com/plphys/article/149/1/340/6107936. Acesso em: 20 ago. 2024.

SASAKI, T.; RYAN, P. R.; DELHAIZE, E.; HEBB, D. M.; OGIHARA, Y.; KAWAURA, K.; NODA, K.; KOJIMA, T.; TOYODA, A.; MATSUMOTO, H.; YAMAMOTO, Y. Sequence upstream of the wheat (*Triticum aestivum* L.) *ALMT1* gene and its relationship to aluminum resistance. **Plant Cell Physiology**, v. 47, n. 10, p. 1343 - 1354, 2006. DOI: 10.1093/pcp/pcl002. Disponível em: https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16928694/. Acesso em: 06 out. 2025.

SASAKI, T.; YAMAMOTO, Y.; EZAKI, B.; KATSUHARA, M. AHN, S. J.; RYAN, P. R.; DELHAIZE, E.; MATSUMOTO, H. A wheat gene encoding aluminum-activated malate transporter. **The Plant Journal**, v. 37, n. 5, p. 645 - 653, 2004. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2003.01991.x. Disponível em: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-313X.2003.01991.x. Acesso em: 29 nov. 2024.

SAVIC, J.; STEVIC, N.; MAKSIMOVIC, V.; SAMARDZIC, J.; NIKOLIC, D.; NIKOLIC, M. Root malate efflux and expression of *TaALMT1* in Serbian winter wheat cultivars differing in Al tolerance. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 18 n. 1, p. 90 - 99, 2018. DOI: 10.4067/S0718-95162018005000402. Disponível em: https://www.scielo.cl/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0718-95162018000100090. Acesso em: 20 out. 2025.

SHEN, R.; MA, J. F.; KYO, M.; IWASHITA, T. Compartmentation of aluminum in leaves of an Al-accumulator, *Fagopyrum esculentum* Moench. **Planta**, v. 215, n. 3, p. 394 - 398, 2002. DOI: 10.1007/s00425-002-0763-z. Disponível em: https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12111220/. Acesso em: 20 out. 2025.

SILVA, T. F.; FERREIRA, B. G.; ISAIAS, R. M. S.; ALEXANDRE, S. S.; FRANÇA, M. G. C. Immunocytochemistry and density functional theory evidence the competition of aluminum and calcium for pectin binding in *Urochloa decumbens* roots. **Plant Physiology and**

Biochemistry, v. 153, p. 64 - 71, 2020. DOI: 10.1016/j.plaphy.2020.05.015. Disponível em: https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/32480237/. Acesso em: 24 set. 2025.

SILVEIRA, S. F. S.; HAWERROTH, M. C.; LUCHE, H. S.; OLIVEIRA, D. C.; SOUSA, R. O.; MAIA, L. C.; OLIVEIRA, A. C. Desempenho de genótipos de aveia branca em resposta ao estresse por alumínio. **Bragantia**, v. 72, n. 4, p. 319 - 325, 2013. DOI: 10.1590/brag.2013.055. Disponível em: https://www.scielo.br/j/brag/a/WmLbs4kh79YyQb9VSwgVJSp/?lang=pt. Acesso em: 16 out. 2024.

ŞIMŞEK, D.; CEYHAN, E. Inheritance of some agronomic characters in pea. **Journal of Agricultural Sciences**, v. 23, p. 34 - 41, 2017. Disponível em: https://dijital.selcuk.edu.tr/makale/1526851. Acesso em: 11 maio 2026.

SOUSA, C. N. A. A utilização de germoplasma mexicano no melhoramento de trigo no Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 33, p. 543 - 551, 1998. DOI: 10.1590/S1678-3921.pab1998.v33.4881. Disponível em: https://apct.sede.embrapa.br/pab/article/view/4881. Acesso em: 27 out. 2024.

SPOSITO, G. **The chemistry of soils**. 2. ed. New York: Oxford University Press, 2008. 320 p.

TAMÜKSEK, Ş.; CEYHAN, E. Genetic analysis of grain yield and its components in green bean for soils with high lime content. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 67, p. e24231090, 2024. DOI: 10.1590/1678-4324-2024231090. Disponível em: https://www.scielo.br/j/babt/a/gBcqBzr6LcMn8Rp9GhJRhCj/?lang=en. Acesso em: 10 maio 2026.

TEKIN, N. B.; CEYHAN, E. Diallel analysis of dry bean varieties for seed yield and important traits for calcareous soils. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 66, p. e23230170, 2023. DOI: 10.1590/1678-4324-2023230170. Disponível em: https://www.scielo.br/j/babt/a/G7KxvdS6BgMfWTNmH6hVCFr/?format=html&lang=en. Acesso em: 13 maio 2026.

TOVKACH, A.; RYAN, P. R.; RICHARDSON, A. E.; LEWIS, D. C.; RATHJEN, T. M.; RAMESH, S.; TYERMAN, S. D.; DELHAIZE, E. Transposon-mediated alteration of *TaMATE1B* expression in wheat confers constitutive citrate efflux from root apices. **Plant Physiology**, v. 161, n. 2, p. 880 - 892, 2013. DOI: 10.1104/pp.112.207142. Disponível em: https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23204428/. Acesso em: 20 nov. 2025.

USDA - United States Department of Agriculture. World Agricultural Production, Circular Series, WAP 05-25, May, 2025. Disponível em: https://www.fas.usda.gov/data/production/0410000. Acesso em: 20 set. 2025.

USDA - United States Department of Agriculture. World Agricultural Production, Circular Series, WAP 03-26, March, 2026. Disponível em: https://www.fas.usda.gov/data/production/0410000. Acesso em: 20 mar. 2026.

VENCOVSKY, R.; BARRIGA, P. **Genética biométrica no fitomelhoramento**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1992. 496 p.

VON UEXKÜLL, H. R.; MUTERT, E. Global extend, development and economic – impact of acid soils. **Plant and Soil**, v. 171, p. 1 - 15, 1995. DOI: 10.1007/BF00009558. Disponível em: https://link.springer.com/article/10.1007/BF00009558. Acesso em: 20 out. 2024.

WANG, S.; REN, X.; HUANG, B.; WANG, G.; ZHOU, P.; AN, Y. Aluminum-induced reduction of plant growth in alfalfa (*Medicago sativa*) is mediated by interrupting auxin transport and accumulation in roots. **Scientific Reports**, v. 6, n. 30079, 2016. DOI: 10.1038/srep30079. Disponível em: https://www.nature.com/articles/srep30079. Acesso em: 29 out. 2025.

WEI, Y.; HAN, R.; XIE, Y.; JIANG, C.; YU, Y. Recent advances in understanding mechanisms of plant tolerance and response to aluminum toxicity. **Sustainability**, v. 13, n. 1782, 2021. DOI: 10.3390/su13041782. Disponível em: https://www.mdpi.com/2071-1050/13/4/1782. Acesso em: 07 nov. 2025.

WOLF, J. B.; WADE, M. J. What are maternal effects (and what are they not)? **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 364, n. 1520, p. 1107 - 1115, 2009. DOI: 10.1098/rstb.2008.0238. Disponível em: https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC2666680/. Acesso em: 20 jan. 2026.

WU, P.; ZHAO, B.; YAN, J.; LUO, A.; WU, Y.; SENADIHRA, D. Genetic control of seedling tolerance to aluminum toxicity in rice. **Euphytica**, v. 97, p. 289 - 293, 1997. DOI: 10.1023/A:1003084409038. Disponível em: https://link.springer.com/article/10.1023/A:1003084409038. Acesso em: 28 jan. 2026.

WU, Q.; TAO, Y.; HUANG, J.; LIU, Y. S.; YANG, X. Z.; JING, H. K.; SHEN, R. F.; ZHU, X. F. The MYB transcription factor MYB103 acts upstream of *TRICHOME BIREFRINGENCE-LIKE27* in regulating aluminum sensitivity by modulating the O-acetylation level of cell wall xyloglucan in *Arabidopsis thaliana*. **The Plant Journal**, v. 111, p. 529 - 545, 2022. DOI: 10.1111/tpj.15837. Disponível em: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/tpj.15837. Acesso em: 20 set. 2025.

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**, v. 128, n. 1, p. 63 - 72, 2002. Disponível em: https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC148944/. Acesso em: 27 out. 2025.

ZENG, M.; FAN, X.; ZHANG, X.; TENG, L.; PANG, J.; ZHOU, M.; CAO, F. Genome-wide association studies and transcriptome sequencing analysis reveal novel genes associated with Al tolerance in wheat. **Chemosphere**, v. 317, n. 137885, 2023. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2023.137885. Disponível em: https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/36682639/. Acesso em: 20 fev. 2026.

ZHAO, X. Q.; CHEN, R. F.; SHEN, R. F. Coadaptation of plants to multiple stresses in acidic soils. **Soil Science**, v. 179, n. 10-11, p. 503 - 513, 2014. DOI: 10.1097/SS.0000000000000086. Disponível em: https://www.researchgate.net/publication/273900608_Coadaptation_of_Plants_to_Multiple_Stresses_in_Acidic_Soils. Acesso em: 02 out. 2025.

ZHENG, S. J.; MA, J. F.; MATSUMOTO, H. Continuous secretion of organic acids is related to aluminum resistance during relatively long-term exposure to aluminum stress. **Physiologia Plantarum**, v. 103, n. 2, p. 209 - 214, 1998. DOI: 10.1034/j.1399-3054.1998.1030208.x. Disponível em: https://www.researchgate.net/publication/229573749_Continuous_secretion_of_organic_acids_is_to_during_relatively_long-term_exposure_to_aluminium_stress. Acesso em: 27 abr. 2025.