



Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária  
Centro de Pesquisa Agropecuária de Clima Temperado  
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento

ISSN 1806-9193

Agosto, 2009

versão  
**ON LINE**

## *Documentos 265*

**Toxidez por alumínio e a  
seleção de plantas  
tolerantes com base na  
expressão fenotípica**

Pelotas, RS  
2009

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

### **Embrapa Clima Temperado**

Endereço: BR 392 Km 78

Caixa Postal 403, CEP 96001-970 - Pelotas, RS

Fone: (53) 3275-8199

Fax: (53) 3275-8219 - 3275-8221

Home page: [www.cpact.embrapa.br](http://www.cpact.embrapa.br)

E-mail: [sac@cpact.embrapa.br](mailto:sac@cpact.embrapa.br)

### **Comitê de Publicações da Unidade**

**Presidente:** Ariano Martins de Magalhães Júnior

Secretária-Executiva: Joseane Mary Lopes Garcia

**Membros:** José Carlos Leite Reis, Ana Paula Schneid Afonso, Giovani Theisen, Luis Antônio Suita de Castro, Flávio Luiz Carpena Carvalho, Christiane Rodrigues Congro Bertoldi e Regina das Graças Vasconcelos dos Santos

**Suplentes:** Márcia Vizzotto e Beatriz Marti Emygdio

Normalização bibliográfica: Regina das Graças Vasconcelos dos Santos

Editoração eletrônica: Oscar Castro

Arte da capa: Oscar Castro

Foto da capa: Maraisa Crestani

### **1ª edição**

1ª impressão (2009): 50 exemplares

### **Todos os direitos reservados**

A reprodução não-autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei no 9.610).

---

Toxidez por alumínio e a seleção de plantas tolerantes com base na expressão fenotípica / Maraisa Crestani...[et al.] -- Pelotas: Embrapa Clima Temperado, 2009.

55 p. -- (Embrapa Clima Temperado. Documentos, 265).

ISSN 1516-8840

Melhoramento genético vegetal – Sensibilidade ao alumínio – Caracteres de planta – Seleção indireta – Métodos de avaliação. I. Crestani, Maraisa. II. Série.

CDD 631.52

---

# Autor

## **Maraisa Crestani**

Eng.(a) Agrôn.(a), M.Sc. em Agronomia  
Doutoranda do Programa de Pós-graduação em  
Agronomia  
Universidade Federal de Pelotas  
(maraisacrestani@yahoo.com.br)

## **Rosa Lia Barbieri**

Bióloga, Dra. em Genética e Biologia Molecular  
Embrapa Clima Temperado  
(barbieri@cpact.embrapa.com)

## **José Antonio Gonzalez da Silva**

Eng. Agrôn., Dr. em Agronomia  
Professor da Universidade Regional do  
Noroeste do Estado do Rio Grande do Sul  
(jagsfaem@yahoo.com.br)

## **Fernando Irajá Félix de Carvalho**

Eng. Agrôn., Ph.D.  
Professor da Universidade Federal de Pelotas  
(carvalho@ufpel.edu.br)

## **Antonio Costa de Oliveira**

Eng. Agrôn., Ph.D.  
Professor da Universidade Federal de Pelotas  
(acosta@ufpel.edu.br)



# Apresentação

O alumínio (Al) é o metal mais abundante da crosta terrestre e, em concentrações da ordem de micromolares, provoca alterações morfológicas, bioquímicas e fisiológicas em plantas de diversas culturas, cujos efeitos nocivos e severidade variam de acordo com a espécie e a cultivar. Uma grande variedade de técnicas de avaliação de plantas quanto à tolerância ao alumínio é adotada visando elucidar os processos genéticos e fisiológicos da tolerância, além de buscar maior eficiência de seleção para este caráter, sendo estas modificadas e adaptadas de acordo com as características peculiares das espécies trabalhadas.

Este documento traz uma revisão sobre os efeitos tóxicos do alumínio nas plantas cultivadas, apresentando as principais técnicas adotadas por diversas equipes de pesquisa na avaliação e seleção de genótipos tolerantes a este elemento tóxico em diferentes espécies de interesse agrônômico no Brasil.

*Waldyr Stumpf Junior*

Chefe-Geral  
Embrapa Clima Temperado



# Sumário

<b>Toxidez por alumínio e a seleção de plantas tolerantes com base na expressão fenotípica .....</b>	<b>9</b>
<b>Introdução .....</b>	<b>9</b>
<b>A toxicidade do alumínio nas plantas .....</b>	<b>12</b>
<b>Mecanismos de tolerância ao alumínio .....</b>	<b>15</b>
<b>Expressão gênica da tolerância em plantas cultivadas .....</b>	<b>17</b>
<b>Avaliação e seleção de plantas com base na expressão fenotípica .....</b>	<b>20</b>
Soluções mínimas .....	21
Soluções completas .....	24
Bioensaios e experimentos em condições de campo ..	32
Outras técnicas de avaliação .....	34
<b>Considerações finais .....</b>	<b>36</b>
<b>Referências .....</b>	<b>38</b>



# Toxidez por alumínio e a seleção de plantas tolerantes com base na expressão fenotípica

---

*Maraisa Crestani*

*Rosa Lia Barbieri*

*José Antonio Gonzalez da Silva*

*Fernando Irajá Félix de Carvalho*

*Antonio Costa de Oliveira*

## Introdução

Considerando o cenário da agricultura sustentável e o gradativo aumento da demanda global por alimentos, existe a necessidade evidente de intensificar o volume de alimentos e a eficiência de produção, necessitando, inclusive, da expansão de áreas de cultivo. Neste contexto, para o sucesso da atividade agrícola, é imprescindível a adoção de adequadas técnicas de manejo, vinculadas ao uso de cultivares que expressam elevado desempenho produtivo, mesmo em condições restritivas de ambiente.

Entre os fatores de ambiente prejudiciais ao desenvolvimento das culturas, o alumínio (Al) presente na solução do solo representa um dos principais agentes responsáveis pela redução da produtividade dos cereais no Brasil (DELHAIZE e RYAN, 1995; CANÇADO et al., 2001; VOSS et al., 2007). Ao

mesmo tempo, o Al é o metal mais abundante da crosta terrestre e, em concentrações da ordem de micromolares, provoca alterações morfológicas, bioquímicas e fisiológicas em plantas de diversas culturas, cujos efeitos nocivos e de severidade variam de acordo com a espécie e a cultivar (KOCHIAN et al., 2004).

No processo de formação dos solos das regiões com altas precipitações pluviométricas os cátions  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  e  $\text{Mg}^{2+}$  e os ânions cloreto, nitrato e sulfato são lixiviados. Quando a remoção de cátions básicos é maior que sua taxa de liberação para intemperização, o pH do solo diminui (TEDESCO e BISSANI, 2004). A perda de cátions do solo é associada à retenção preferencial de cátions de maior valência, como o  $\text{Al}^{3+}$ , nos sítios de troca da argila e da matéria orgânica (BISSANI et al., 2006). Desta maneira, o Al é um dos principais componentes da acidez potencial dos solos e sua solubilização na solução e consequente toxidez são influenciadas por vários fatores, incluindo tipo de argila predominante, concentração de sais na solução, teor e dinâmica da matéria orgânica, técnicas culturais e, principalmente, o pH (BISSANI et al., 2006). Aproximadamente 30 a 40% dos solos aráveis do mundo apresentam pH inferior a 5,5. No Brasil estes solos compõem em torno de 60% do território nacional (BRONDANI e PAIVA, 1996).

Em soluções ácidas ( $\text{pH} < 5,0$ ) o Al se apresenta na forma  $\text{Al}(\text{H}_2\text{O})_6^{3+}$ , caracteristicamente tóxica para as plantas. Porém, quando o pH se eleva, esta molécula sofre hidrólise, com a formação dos complexos mononucleares  $\text{Al}(\text{OH})_2^+$  e  $\text{Al}(\text{OH})_2^+$  (ROSSIELLO e JACOB NETTO, 2006). Nas espécies de plantas da classe Magnoliopsida (dicotiledôneas) as formas  $\text{Al}(\text{OH})_2^+$  e  $\text{Al}(\text{OH})_2^+$  são altamente tóxicas, enquanto que para as espécies da classe Liliopsida (monocotiledôneas) o  $\text{Al}(\text{H}_2\text{O})_6^{3+}$  provoca efeitos mais nocivos (SCHULZE et al., 2005). Em pH neutro é formada a gibsite,  $\text{Al}(\text{OH})_3$ , relativamente insolúvel, e no pH comumente estabelecido no citoplasma da célula ( $\approx \text{pH } 7,4$ ), o íon aluminato,  $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ , é a forma dominante (KOCHIAN, 1995).

De modo geral, o Al em teores tóxicos pode estar localizado em todo o perfil do solo e sua neutralização é temporariamente obtida com a calagem apenas na camada arável, devido à baixa mobilidade dos corretivos aplicados ( $\text{CaCO}_3 + \text{MgCO}_3$ , CaO, CaOH) e ao elevado custo da correção em profundidade. Desta forma, a ineficiência da calagem em reduzir a acidez do subsolo limita o desenvolvimento das raízes em profundidade, elevando a sensibilidade a deficiências hídricas ocasionais e, conseqüentemente, reduzindo a eficiência na absorção de nutrientes nas camadas mais profundas (FOY et al., 1978; CANÇADO et al., 2001; FERREIRA et al., 2006). Contudo, a acidez na camada superficial pode, muitas vezes, assumir grande importância, mesmo em áreas onde se emprega a calagem periodicamente, como fruto de práticas culturais inadequadas. Neste sentido, aplicações excessivas de adubos nitrogenados promovem a produção natural de prótons  $\text{H}^+$  pela nitrificação a partir do nitrogênio amoniacal, assim como o processo de colheita que, associado ao manejo do solo, acarreta a redução de cátions básicos no perfil do solo (Ca, Mg, K e Na), favorecendo a predominância do Al livre na solução do solo (CARVER e OWNBY, 1995).

O uso de cultivares tolerantes ao Al representa uma solução sustentável e duradoura, proporcionando ganhos permanentes de produtividade em solos ricos em Al livre. Além disso, o fato de um genótipo apresentar tolerância ao Al não implica em inferioridade genética em relação à sua capacidade produtiva. Segundo Rosa et al. (1994), genótipos elite de trigo que incorporaram genes da tolerância ao Al em sua constituição genética, via retrocruzamentos, apresentaram elevado potencial de rendimento de grãos quando avaliados em ambientes livres de Al tóxico no solo. Da mesma forma, Paterniani e Furlani (2002) identificaram híbridos de milho tolerantes ao Al em solução nutritiva que evidenciaram elevada produtividade de grãos inclusive em solos corrigidos.

Na literatura é possível encontrar uma grande variedade de técnicas de avaliação de plantas quanto à tolerância ao Al, as

quais são adotadas com o objetivo de elucidar os processos genéticos e fisiológicos da tolerância, além de buscar maior eficiência de seleção para o caráter nas espécies cultivadas. De forma geral, estas técnicas têm por base os efeitos tóxicos deste elemento nas plantas, além de alterações visíveis proporcionadas no fenótipo, permitindo a identificação e a seleção de genótipos tolerantes ao íon metálico.

## **A toxicidade do alumínio nas plantas**

O alumínio livre na solução do solo representa o principal fator causador do crestamento, problema típico verificado nos cereais de estação fria cultivados em regiões caracterizadas por solos ácidos não corrigidos (ARAÚJO, 1951; BECKMANN, 1954; ARAÚJO, 1956; CAMARGO et al., 1995; VOSS et al., 2007). As plantas com este aspecto têm como característica o crescimento anormal, coloração púrpura nos colmos, limbo foliar e nervuras, além do enrolamento das folhas jovens, colapso do ápice da planta e dos pecíolos, florescimento deficiente e baixa produtividade (PAIVA, 1942; ARAÚJO, 1951; BECKMANN, 1954; FERREIRA, 2006). Contudo, os efeitos adversos do Al são nítidos e rapidamente verificados no sistema radicular das plantas, onde as raízes danificadas pelo íon tóxico são visivelmente mais curtas, grossas e quebradiças, com poucas ramificações e crescem paralelamente ao solo, conduzindo as plantas à deficiência mineral e ao estresse hídrico (FOY, 1978; KOCHIAN, 1995; DEGENHARDT et al., 1998; CANÇADO et al., 2001; FERREIRA et al., 2006). A redução do crescimento e do desenvolvimento de parte aérea ocorre num momento posterior (RYAN et al., 1993; JONES e KOCHIAN, 1995) o que parece ser uma consequência dos danos causados inicialmente na raiz (MATSUMOTO et al., 1976).

A inibição da absorção de  $O_2$  nos ápices radiculares também pode ser promovida pelo Al tóxico, afetando o fluxo de elétrons na mitocôndria, talvez por interferir com a oxidação de

substratos que doam elétrons no processo respiratório (JONES e KOCHIAN, 1995). Neste sentido, Moustakas et al. (1995) observaram que a inibição do crescimento da parte aérea em trigo é uma resposta secundária ao Al, decorrente da alteração provocada no fotofuncionamento do tilacóide, pois este cátion inibe parcialmente o transporte de elétrons no fotossistema II e nas proximidades do seu centro de reação, o que é mais proeminente nas cultivares sensíveis.

Para Ryan et al. (1993) o ápice da raiz corresponde ao sítio crítico da toxidez do Al, sendo a inibição da elongação desencadeada em torno de uma a duas horas em exposição ao Al (KOCHIAN, 1995). Quando em contato com as raízes este cátion promove danos no meristema radicular, podendo levar à morte do tecido, devido à sua interação com a parede celular, com a membrana plasmática ou com o interior (simplasma) das células da raiz (CANÇADO et al., 1999). Desta forma, a restrição do crescimento radicular tem sido a variável mais utilizada na avaliação e caracterização de genótipos quanto à tolerância ao Al.

Frequentemente, plantas afetadas pelo Al apresentam sintomas de deficiência de nutrientes, tais com fósforo (P), cálcio (Ca), magnésio (Mg), potássio (K) e molibdênio (Mo), devido à interferência do Al nos processos de absorção, transporte e uso destes nutrientes (FURTINI NETO et al., 1999; BASSO et al., 2003; FREITAS et al., 2005). Entre os nutrientes disponíveis no solo a disponibilidade de P para as plantas é altamente afetada em situação de pH baixo, visto que os óxidos e hidróxidos de Al têm uma capacidade de reter este elemento muito maior que as argilas (BISSANI et al., 2006). A deficiência em Ca é especialmente pesquisada, visto que a inibição de sua absorção provocada pela presença do Al tóxico ocorre de forma rápida e reversível, podendo estar associada a mudanças da homeostase celular e bloqueio de canais de Ca na membrana plasmática, afetando processos como mitose, citocinese, geotropismo, crescimento polar, correntes citoplasmáticas e sinalização celular (KOCHIAN, 1995; HUANG et al., 1996).

Conforme Miranda e Miranda (1997), em situações de cultivo em ambientes com elevada acidez e Al livre, a eficiência de absorção de nutrientes decorrente do processo de associação micorrízica sofre variação, resultando no menor crescimento e produtividade das plantas colonizadas, sendo também constatada variação da espécie de fungo responsável pela colonização. Além disso, estes fatores de ambiente afetam diretamente a sobrevivência, a taxa de crescimento e a morfologia de rizóbios presentes na rizosfera de espécies noduladoras, resultando na perda de efetividade e da eficiência simbiótica (HUNGRIA et al., 1997). Cançado et al. (1999) citam a influência negativa do Al sobre enzimas envolvidas na assimilação de nitrogênio, uma vez que a atividade das enzimas glutamina sintetase (GS), glutamato sintase (GOGAT), glutamato desidrogenase (GDH) e fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPC) foi alterada em genótipos de milho cultivados em hidroponia, na presença de Al.

Trabalhos científicos têm indicado que interações do Al com elementos envolvidos na transdução de sinais responsáveis pela comunicação da célula com o ambiente são, aparentemente, eventos primários da toxidez causada pelo Al. Este elemento químico teria como alvos no interior da célula, o fosfatidilinositolbifosfato e a proteína Gp, moléculas responsáveis pela produção de dois importantes mensageiros secundários, o inositol-1,4,5-trifosfato e o diacilglicerol e, por sua vez, ocasionando rápidas disfunções metabólicas na planta (JONES e KOCHIAN, 1995). Além disso, o Al também possui efeitos prejudiciais sobre moléculas de ácidos nucléicos, principalmente por modificar a conformação espacial da dupla hélice devido a interações com as cargas residuais dos grupamentos fosfato, reduzindo ou inibindo a divisão celular (FOY et al., 1978).

Na parede celular, o Al pode promover o aumento na síntese de lignina, resultante da injúria nas células, prejudicando o processo de alongação radicular (SASAKI et al., 1996). Este íon metálico ainda interfere na permeabilidade da membrana

plasmática por provocar alterações na fluidez e na densidade do empacotamento dos fosfolipídios, resultante da ligação eletrostática de formas catiônicas de Al a regiões polares dos fosfolipídeos, ou à interação com proteínas de membrana, além de alterar a razão fosfatidilcolina/fosfadiletanolamina (RENGEL, 1996).

## **Mecanismos de tolerância ao alumínio**

Segundo Fleming e Foy (1968), a tolerância das plantas ao Al está relacionada à capacidade de continuidade da divisão e alongação celular sob condições de estresse, à modificação do ambiente radicular reduzindo a concentração de Al disponível e à possibilidade de manter áreas meristemáticas viáveis para formação de novos tecidos.

Vários mecanismos de tolerância ao Al em plantas vem sendo postulados, os quais se baseiam na exclusão do Al com a imobilização ou neutralização do Al externamente à célula (apoplásticos), e mecanismos decorrentes da imobilização ou neutralização do Al no interior da célula (simplicísticos) inativado por algumas enzimas ou isolado no interior do vacúolo (JO et al., 1997).

Com relação aos possíveis mecanismos de tolerância interna há indícios da existência de polipeptídeos que atuam no citosol como moléculas quelantes, complexando o Al presente no interior da célula. Além disso, acredita-se na existência de enzimas que não teriam sua atividade prejudicada na presença do Al, bem como na eliminação do Al do ambiente celular por compartimentalização no vacúolo ou em outra estrutura similar (TAYLOR, 1995).

A baixa capacidade de troca catiônica (CTC) da parede celular da raiz tem sido considerada como um mecanismo externo de tolerância ao Al, sugerindo que plantas com menor CTC

apresentariam uma menor capacidade de absorver este íon tóxico para o interior da célula (RENGEL, 1996). Da mesma maneira, a membrana plasmática pode atuar como uma barreira à absorção do Al, uma vez que alterações na composição de fosfolípidos podem promover a modificação de suas propriedades elétricas, dificultando a interação do Al com a membrana plasmática (YERMIYAHU et al., 1997), assim como a menor produção de proteínas genótipo-específicas de transporte do Al através da membrana, decorrente da supressão da expressão de genes que as codificam, resultando no menor fluxo de Al para o interior da célula em genótipos tolerantes (ZANG et al., 1995).

O aumento do pH na região da rizosfera também caracteriza uma forma de exclusão do Al, proporcionando a precipitação deste elemento, impossibilitando sua absorção (CANÇADO et al., 2001). Outras barreiras que o Al pode enfrentar para atingir as regiões sensíveis do meristema radicular são a mucilagem (ARCHAMBAULT et al., 1996) e a deposição de calose (ZHANG et al., 1994), que são substâncias formadas por polissacarídeos, as quais revestem a superfície radicular, protegendo as regiões de crescimento da raiz, retendo o Al presente no apoplasto.

Alguns genes expressos em situação de estresse por Al nas diferentes espécies estão intimamente ligados a fatores fisiológicos que conferem proteção das células contra o estresse oxidativo, confirmando uma possível participação destes mecanismos como componentes importantes da reação das plantas a níveis tóxicos de Al (RICHARDS et al., 1998). Neste sentido, projetos de sequenciamento genômico e técnicas de análise de expressão diferencial de genes como *microarrays* e RT-PCR têm auxiliado na identificação de genes cuja expressão é alterada por estresses de ambiente, como a presença de Al (CANÇADO et al., 2001).

Nos últimos anos, grande parte das pesquisas está focada na avaliação da inativação do Al pela exsudação de moléculas quelantes que complexam este íon metálico. Tais quelantes são

liberados no apoplasto e/ou na rizosfera, impedindo que o Al alcance seus sítios de toxidez. Uma vez complexado com a molécula exsudada pela raiz o Al perde seu efeito fitotóxico (CANÇADO et al., 1999). Segundo Basu et al. (1994), é verificada a síntese de polipeptídios pelas raízes de trigo em situação de estresse por Al, que o quelatizam nas proximidades da raiz, e assim limitam sua entrada no interior do simplasto, complementando a ação de possíveis polipeptídios citosólicos, e dessa forma, possibilitam o crescimento da planta em solos com teores de Al livre na solução.

Uma importante classe dos quelantes são os ácidos orgânicos de baixo peso molecular provenientes do ciclo dos ácidos tricarbóxicos (malato, citrato e oxalato). Genótipos tolerantes de muitas espécies cultivadas possuem a capacidade de reconhecer a presença do Al no ambiente de cultivo e estimular a exudação destes compostos pelas células do tecido apical da rizosfera, formando ligantes com o Al impedindo sua entrada na raiz, e auxiliando na fitodisponibilização de nutrientes que são complexados pelo íon tóxico, como o P (KLIMASHEVSKII e CHERNYSHEVA, 1980; LEE e FOY, 1986; MIYASAKA et al., 1991).

## **Expressão gênica da tolerância em plantas cultivadas**

A tolerância ao Al demonstra ser governada predominantemente por genes com alelos dominantes, visto que as progênies de primeira geração ( $F_1$ ) obtidas do cruzamento de genótipos contrastantes no caráter evidenciam tolerância.

Pesquisas com trigo (*Triticum aestivum* L.) têm sugerido a presença de um ou dois genes maiores responsáveis pela tolerância ao Al (KERRIDGE e KRONSTAD, 1968; CAMARGO e OLIVEIRA, 1981b; LAGOS et al., 1991; CAMARGO et al., 2000). Enquanto isso, Nodari et al. (1982) concluíram que este caráter

é governado por dois genes independentes, de efeito predominantemente aditivo e com elevada herdabilidade. Delhaize et al., (1993) demonstraram que o loco *Alt1* representa ser o grande responsável pela diferença na tolerância ao Al entre linhas isogênicas de trigo. O *Alt1* parece ser o mesmo loco identificado como *Alt2*, localizado no cromossomo 4 do genoma D em trigo por Luo e Dvorak (1996), através do mapeamento físico. O gene de tolerância ao Al *Alt<sub>BH</sub>* foi encontrado neste mesmo cromossomo em trigo através da associação por marcadores RFLP, e representou 85% da variação fenotípica para tolerância ao Al em RILs (linhagens puras recombinantes), geradas através do cruzamento das cultivares de trigo contrastantes BH1146 e Anahuac (RIEDE e ANDERSON, 1996). Além disso, o gene *ALMT1*, que codifica para o transporte de malato ativado pelo Al, foi clonado por Sasaki et al. (2004), apresentando relação direta com a tolerância ao Al em trigo, havendo indícios que este gene corresponde ao *Alt1*.

Na cultura da cevada (*Hordeum vulgare* L.) a herança da tolerância ao Al é monogênica, com ação gênica de dominância no caráter (ECHART e CAVALLI-MOLINA, 2002; ECHART et al., 2006), governada pelo gene *Alp*, localizado no cromossomo 4H desta espécie (TANG et al., 2000).

Os autores Gallego e Benito (1997) propuseram a existência de pelo menos dois genes independentes com efeito dominante, controlando a tolerância ao Al em centeio (*Secale cereale* L.). Enquanto isso, estudos relatam a presença de quatro locos: *Alt1*, localizado no cromossomo 6RS; *Alt2*, no cromossomo 3RS; *Alt3*, no cromossomo 4RL, e o loco *Alt4*, localizado no cromossomo 7RS (MIFTAHUDIN et al., 2005; MATOS et al., 2005).

Em aveia branca (*Avena sativa* L.) a tolerância ao Al é controlada por um gene (OLIVEIRA, 2002; NAVA et al., 2006) ou por um ou dois genes dominantes (WAGNER et al., 2001). Os pesquisadores Sánches-Chacón et al. (2000), igualmente,

concluíram que o controle da tolerância à toxicidade do Al em aveia branca é governada por um único gene com ação gênica de dominância. Contudo, em seu trabalho, é possível verificar a aditividade e a dominância parcial, atuando na expressão deste caráter em alguns dos cruzamentos realizados. Enquanto isto, quatro QTLs relacionados à tolerância ao Al foram descritos em aveia preta (*Avena strigosa* Schreb.), explicando 55% da variação de tolerância observada (WIGHT et al., 2006).

De acordo com Ferreira et al. (1997) e Ferreira et al. (1999), a tolerância ao Al em arroz (*Oryza sativa* L.) se comporta como um caráter quantitativo, entretanto, não há concordância em relação aos efeitos envolvidos na expressão do caráter. Esses dados corroboram as avaliações efetuadas por Wu et al. (2000) e Nguyen et al., (2003), os quais verificaram QTLs identificados em todos os doze cromossomos, avaliando quatro diferentes populações de arroz.

A tolerância ao Al na cultura do milho (*Zea mays* L.) parece ser controlada por um pequeno número de genes (SAWAZAKI e FURLANI, 1987), sendo relatado por Sibov et al. (1999) a identificação de dois QTLs associados a este caráter, localizados nos cromossomos dois e dez nesta espécie. Já Ninamango-Cárdenas et al. (2003) demonstraram a existência de cinco QTLs mapeados nos cromossomos dois, seis e oito. No sorgo (*Sorghum bicolor* L.) este caráter é controlada por um único grande gene, o  $Alt_{SB'}$  localizado no cromossomo três (MAGALHÃES et al., 2004).

Com o advento dos marcadores moleculares, tornou-se possível identificar e mapear regiões genômicas associadas à tolerância ao Al, possibilitando a clonagem dos genes de interesse, e, assim, dar suporte aos estudos sobre mecanismos envolvidos nos processos da tolerância nas diversas espécies, além de constituir uma ferramenta importante de caracterização e seleção de genótipos promissores (CANÇADO et al., 2001).

## **Avaliação e seleção de plantas com base na expressão fenotípica**

A seleção de plantas quanto à tolerância ao Al em programas de melhoramento genético tem sido auxiliada principalmente através da adoção de cultivo hidropônico pelo emprego de soluções nutritivas, pois se caracteriza como uma técnica simples, e que evidencia elevada correlação com resultados obtidos em condições de campo (CAMARGO e OLIVEIRA, 1981a; BAIER et al., 1995; SOUZA, 2001; SPEHAR e SOUZA, 2006). Atualmente, esta metodologia segue como um procedimento inicial para identificação dos genótipos mais tolerantes, que, após seleção prévia, são avaliados em condições naturais de acidez e disponibilidade de Al na solução do solo.

O cultivo em solução nutritiva permite a avaliação não destrutiva de um grande número de genótipos em reduzido período de tempo, em estágio de plântula e com um mínimo de investimento em espaço e equipamentos, proporcionando ganhos significativos para a eficiência de seleção (CANÇADO et al., 1999). Além disto, esta técnica proporciona a avaliação específica quanto à tolerância ao Al, pois favorece o controle eficiente das condições experimentais, possibilitando o isolamento e análise exclusiva dos fatores de tratamento (VOSS et al., 2006).

De forma geral, as soluções nutritivas se caracterizam pela combinação de uma série de componentes químicos essenciais que formarão um meio nutritivo capaz de disponibilizar às plantas os nutrientes necessários durante determinado período de avaliação, e que juntamente com a adição de uma fonte mineral do Al tóxico, permitirá a detecção da variabilidade genética existente entre as constituições genéticas avaliadas.

Soluções nutritivas completas contemplam em sua composição macro e micro nutrientes essenciais às plantas, os quais são

adicionados em diferentes fontes minerais, e geralmente estão associadas à utilização de maiores concentrações do Al tóxico no meio de cultivo no sentido de aumentar a disponibilização deste elemento tóxico para as plantas em virtude da maior complexidade das relações entre cátions e íons em solução (CAMARGO e OLIVEIRA, 1981a; MAGNAVACA, 1982; FURLANI e FURLANI, 1988; BAIER et al., 1995; FERREIRA et al., 1997; FERREIRA et al., 1999; TANG et al., 2000). Enquanto isso, soluções nutritivas mínimas são caracterizadas pela reduzida composição em elementos químicos, geralmente formada pela adoção de baixas concentrações de Al a uma solução constituída unicamente por Ca diluído (MAZZOCATO et al., 2002; FREITAS et al., 2003; SPEHAR e SOUZA, 2006). O Ca é adicionado para evitar a desestabilização do pH, acelerar o alongamento radicular e, conseqüentemente, auxiliar no aumento da absorção de Al (GARLAND et al., 1990). Contudo, a condução do experimento, a composição das soluções nutritivas (nutrientes constituintes e respectivas concentrações), as doses e fontes de Al adotadas, assim como os caracteres a serem considerados na avaliação, são fatores que devem ser determinados com base nas características de cada espécie em avaliação, exigindo uma abordagem mais aprofundada.

## **Soluções mínimas**

A utilização de protocolos baseados na adoção de soluções mínimas merece atenção por constituir uma técnica que permite economia de reagentes em relação às soluções completas e agilidade na confecção das soluções nutritivas.

Assim como nas avaliações baseadas na utilização de soluções nutritivas completas, o processo de avaliação quanto à toxidez por Al em solução nutritiva mínima se caracteriza por iniciar com a germinação de sementes previamente desinfestadas em câmara de crescimento, respeitando as características intrínsecas e o período de germinação de cada espécie.

Posteriormente, sementes germinadas, apresentando tamanho uniforme de raiz, são transferidas para recipientes contendo solução nutritiva, com aeração constante e controle de temperatura e do pH da solução.

As metodologias de avaliação de plantas quanto à tolerância ao Al baseadas em soluções nutritivas mínimas vêm sendo empregada com grande eficiência em milho (*Zea mays* L.), soja (*Glycine max* L. Merr.) e arroz (*Oryza sativa* L.), apresentando variações na concentração dos íons Ca e Al adotadas, tempo de exposição ao elemento tóxico e caracteres a serem considerados na avaliação.

Mazzocato et al. (2002) verificaram maior eficiência na caracterização de 22 genótipos de milho adotando  $6 \text{ mg L}^{-1}$  de Al em solução nutritiva contendo  $40 \text{ mg L}^{-1}$  de Ca (equivalente à  $222,22 \text{ } \mu\text{M}$  de Al, e  $1000 \text{ } \mu\text{M}$  de Ca), sendo os íons disponibilizados nas fontes  $\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3 \cdot 18\text{H}_2\text{O}$  e  $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ , respectivamente. Na avaliação, inicialmente, foi mensurado o comprimento inicial da raiz principal (CIR) das plântulas germinadas, e então, estas foram transferidas para a solução contendo  $40 \text{ mg L}^{-1}$  de Ca e  $6 \text{ mg L}^{-1}$  de Al, onde permaneceram por 48 horas. Após este período, as plântulas permaneceram por mais 48 horas em solução contendo unicamente  $40 \text{ mg L}^{-1}$  de Ca. Ao completar esta etapa foi determinado o comprimento final da raiz principal (CFR). A partir da subtração do comprimento inicial da raiz principal (CIR) em relação ao comprimento final da raiz principal (CFR), foi determinando o crescimento radicular evidenciado durante o período em que as plântulas foram submetidas à avaliação, denominado convencionalmente nesta revisão como comprimento efetivo da raiz (CER;  $\text{CER} = \text{CFR} - \text{CIR}$ ). Este foi considerado o caráter mais eficiente para a detecção da tolerância ao Al em milho nas condições de cultivo adotadas por Mazzocato et al. (2002).

Adotando as mesmas fontes salinas utilizadas por Mazzocato et al. (2002), Freitas (2003) propôs a permanência de plântulas de arroz na presença de  $40 \text{ mg L}^{-1}$  de Ca e Al tóxico durante 120

horas, com posterior transplante e permanência por 48 horas em solução contendo unicamente 40 mg L<sup>-1</sup> de Ca. Nesta ocasião, a concentração 2 mg L<sup>-1</sup> de Al na solução tratamento proporcionou adequada caracterização dos 18 genótipos de arroz em avaliação, confirmando o uso da variável comprimento efetivo da raiz principal (CER) como um eficiente caráter em refletir os efeitos tóxicos do Al, inclusive na cultura do arroz. Diferentemente deste autor, Watanabe e Okada (2005) verificaram a maior eficiência na diferenciação entre cultivares de arroz índica e japônica quanto à tolerância ao Al pelo comprimento relativo da raiz (CR<sub>R</sub>), quando derivada da relação entre o crescimento efetivo apresentado na presença do nível "n" de Al tóxico na solução de cultivo (T), e o desempenho verificado no tratamento controle (C), caracterizado pela ausência do elemento tóxico na solução [CR<sub>R</sub>=(CFR<sub>Tn</sub>-CIR<sub>Tn</sub>)/(CFR<sub>C</sub>-CIR<sub>C</sub>)]. Nesta avaliação, as plântulas de arroz foram mantidas por 144 horas em solução nutritiva contendo 0,54 mg L<sup>-1</sup> de Al e 2 mg L<sup>-1</sup> de Ca.

Segundo Hede et al. (2001), a maior eficiência de seleção para tolerância ao Al baseada em variáveis relativas comparada à adoção de variáveis diretas, sem sofrer tratamento matemático (caracteres puros), é observada quando sua aplicação possibilita a melhor adequação das diferenças devido à capacidade genotípica de crescimento de raiz, permitindo a padronização das comparações entre os genótipos para o caráter tolerância ao Al, resultante da expressão dos genes que governam exclusivamente este caráter.

As metodologias baseadas no uso de soluções mínimas vêm sendo amplamente adotadas na caracterização de genótipos de soja quanto à tolerância ao Al. Avaliando 14 populações segregantes de soja, os autores Spehar e Souza (2006) obtiveram resultados eficientes na seleção de genótipos tolerantes ao Al com base no caráter comprimento efetivo da raiz principal (CER) na geração F<sub>2</sub>, sendo os resultados comprovados através do cultivo das plantas selecionadas (F<sub>3</sub>) em condições de campo. Estes autores adotaram o nível de 2,0

mg L<sup>-1</sup> de Al adicionado à solução, contendo 160 mg L<sup>-1</sup> de Ca, mantendo as plântulas por 48 horas expostas ao tratamento, com os íons fornecidos nas fontes Al<sub>2</sub>(SO<sub>4</sub>)<sub>3</sub>·18H<sub>2</sub>O e Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>·4H<sub>2</sub>O. Enquanto isso, Menosso et al. (2000) e Menosso et al. (2001), adotando o mesmo caráter de avaliação, efetuaram a seleção de genótipos de soja submetendo as plântulas à solução composta por 0,2 mg L<sup>-1</sup> de Al e 50 mg L<sup>-1</sup> de Ca, durante 216 horas, disponibilizados nos sais Al<sub>2</sub>(SO<sub>4</sub>)<sub>3</sub>·18H<sub>2</sub>O e CaCl<sub>2</sub>·H<sub>2</sub>O.

O sintoma de toxicidade de Al nas plântulas é evidenciado com a diminuição da força iônica da solução e consequente aumento da atividade iônica do Al, e também pelo aumento do período de crescimento das raízes em solução contendo este elemento tóxico (CAMARGO, 1985; CAMARGO et al. 1987). Neste sentido, Watanabe e Okada (2005) verificaram que a diferenciação da tolerância ao Al entre cultivares de arroz índica e japônica tornou-se menor com o incremento da concentração de cátions na solução de cultivo, não sendo praticamente observada diferença entre os genótipos com a exposição das plântulas durante 96 horas a 2,7 mg L<sup>-1</sup> de Al em solução nutritiva contendo 80 mg L<sup>-1</sup> de Ca.

## **Soluções completas**

A adoção de soluções completas caracteriza a metodologia mais utilizada na avaliação de plantas cultivadas quanto aos efeitos tóxicos do Al. Esta técnica é amplamente variável de acordo com a composição de nutrientes e respectivos níveis adotados, bem como com o modo e período de condução dos experimentos.

O protocolo proposto por Camargo e Oliveira (1981a) consta na técnica mais adotada na caracterização e seleção de plantas tolerantes ao Al em cereais de estação fria. Esta metodologia vem sendo adotada há quase 30 anos na avaliação de genótipos de trigo (CAMARGO et al 1981b, 1985, 1987, 2000, 2006; ROSA

et al., 1994; DORNELLES et al., 1997; MISTRO et al., 2001; SILVA et al., 2004; BERTAN et al., 2006; SILVA et al.; 2006); sendo verificado também sua adoção em trabalhos conduzidos com aveia branca (NAVA et al., 2006; SÁNCHEZ-CHACÓN et al. (2006); SILVA et al., 2006; SILVA et al., 2007; FINATTO et al., 2007), centeio (CAMARGO e FELÍCIO, 1987), triticale (CAMARGO e FELÍCIO, 1987; CAMARGO et al. 2006) e arroz (CAMARGO et al., 1983; FREITAS et al., 2006). Neste protocolo, as sementes germinadas são submetidas ao desenvolvimento por 48 horas em solução nutritiva base (4,0 mM de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ ; 2,0 mM de  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ ; 4,0 mM de  $\text{KNO}_3$ ; 0,435 mM de  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ; 0,5 mM de  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ ; 2,0  $\mu\text{M}$  de  $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ ; 0,3  $\mu\text{M}$  de  $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ ; 0,8  $\mu\text{M}$  de  $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ ; 30,0  $\mu\text{M}$  de  $\text{NaCl}$ ; 10,0  $\mu\text{M}$  de  $\text{Fe-EDTA}$ ; 0,10  $\mu\text{M}$  de  $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ ; 10,0  $\mu\text{M}$  de  $\text{H}_3\text{BO}_3$ ). Após este período, os genótipos permanecem por 48 horas em solução tratamento, na presença do Al tóxico. A solução tratamento é caracterizada pela adição de Al a uma solução constituída por 10% da concentração salina da solução nutritiva base, adicionando o ferro na forma de  $\text{FeCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$  em quantidade equivalente ao oferecido na forma de  $\text{Fe-EDTA}$ , e excetuando o fósforo, a fim de evitar a possível precipitação do Al, conforme descrito por Moore et al. (1976), autor que propôs inicialmente tal composição da solução nutritiva. Posteriormente, as plântulas são retornadas à solução nutritiva base por mais 72 horas.

Segundo os autores Camargo e Oliveira (1981a), a retomada de crescimento de raiz (RCR) apresentada pelas plântulas durante as 72 horas em solução nutritiva base é dependente da severidade provocada pelo Al presente na solução tratamento e caracteriza uma variável eficiente na diferenciação de genótipos quanto à tolerância a este elemento tóxico. Estes autores inicialmente efetuaram a mensuração do crescimento da raiz no momento do retorno à solução nutritiva e ao final deste período, quantificando a retomada de crescimento (RCR). Contudo, quase a totalidade dos trabalhos cita a realização das mensurações com base no dano visível (calo) causado pelo Al

nas raízes, medindo o comprimento da raiz a partir deste ponto. Entre as variações deste protocolo, os níveis de Al adotados nas avaliações das diferentes espécies é o mais marcante, sendo a adição do Al efetuada invariavelmente na forma de  $\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3 \cdot 18\text{H}_2\text{O}$ . Doses variando de 1 a 10  $\text{mg L}^{-1}$  de Al são adotadas na avaliação de genótipos de trigo, centeio e triticale (CAMARGO e FELÍCIO, 1987; CAMARGO et al., 2006). Contudo, a concentração 10  $\text{mg L}^{-1}$  de Al é preferencialmente adotada em trabalhos baseados no uso de um único nível do íon tóxico (DORNELLES et al., 1997; SILVA et al., 2004; BERTAN et al., 2006; SILVA et al., 2006). Em aveia branca, os níveis de Al indicados para a discriminação de genótipos se encontram no intervalo entre 10 a 20  $\text{mg L}^{-1}$  de Al, sendo a concentração de 20  $\text{mg L}^{-1}$  considerada altamente eficiente (NAVA et al., 2006; SILVA et al., 2006; SÁNCHEZ-CHACÓN et al. 2006; SILVA et al., 2007; FINATTO et al., 2007). Concentrações compreendidas no intervalo de 5 a 40  $\text{mg L}^{-1}$  tem sido adotadas na avaliação de constituições genética de arroz (CAMARGO et al, 1983; FREITAS et al., 2006).

Adotando a solução nutritiva base proposta por Camargo e Oliveira (1981a), Freitas et al. (2006) mantiveram plântulas de 18 genótipos de arroz em solução contendo 0, 10, 20 e 30  $\text{mg L}^{-1}$  de Al durante 480 horas, caracterizando os genótipos quanto à tolerância ao Al com base na variável índice de tolerância relativa ( $\text{ITR}_{\text{Al}}$ ). Este índice é amplamente adotado nos trabalhos de avaliação de genótipos de espécies anuais quanto à tolerância ao Al. Foi proposto inicialmente por Siddiqi e Glass (1981) e exprime a relação entre o crescimento das raízes na presença e na ausência do Al, corrigido por uma escala formalizada para os genótipos testemunha:  $\text{ITR}_{\text{Al}} = \{[(\text{CER}_x - \text{CER}_s)/(\text{CER}_t - \text{CER}_s) \times 4] + 1\}$ ; sendo que:  $\text{CER}_x$ ,  $\text{CER}_s$  e  $\text{CER}_t$  representam os valores do crescimento relativo (crescimento radicular na presença de Al/crescimento radicular na ausência de Al) de raízes dos genótipos em estudo (x), controle sensível (S) e controle tolerante (T). Desse modo, o genótipo tolerante teria um  $\text{ITR} = 5$  e o sensível, um  $\text{ITR} = 1$ .

A caracterização simultânea para tolerância ao Al e sensibilidade ao ácido giberélico ( $AG_3$ ) em genótipos de trigo foi sugerida por Dornelles et al. (1997), adotando a metodologia proposta por Camargo e Oliveira (1981a) para a avaliação quanto à tolerância ao Al e o uso adicional de  $AG_3$  em solução nutritiva buscando a seleção simultânea de plantas de baixa estatura. O tratamento quanto à sensibilidade ao ácido giberélico é iniciado com a adição de  $AG_3$  na solução nutritiva completa após 48 horas em solução tratamento com Al, ou após completar 72 horas em solução nutritiva base, no oitavo dia de avaliação, mantendo, em ambas as situações, as plantas em solução nutritiva contendo  $AG_3$  por 336 horas. Assim como Dornelles et al. (1997), os autores Silva et al. (2004) e Silva et al. (2006) obtiveram bons resultados caracterizando conjuntamente genótipos de trigo quanto à tolerância ao Al e sensibilidade ao ácido giberélico, adotando as concentrações  $10 \text{ mg L}^{-1}$  de Al e  $100 \text{ mg L}^{-1}$  de  $AG_3$ , efetuando a discriminação em relação à tolerância ao Al com base no caráter retomada do crescimento de raiz (RCR), e a seleção para estatura reduzida de acordo com os caracteres estatura de plântula, comprimento da segunda folha e inserção da primeira folha.

Outras metodologias de avaliação baseadas em soluções nutritivas completas são encontradas na literatura. Ferreira et al. (1997) e Ferreira et al. (1999) avaliaram a herança do caráter tolerância à toxidez de Al em arroz, mantendo as plântulas durante 240 horas na presença de  $20 \text{ mg L}^{-1}$  de Al em solução nutritiva ( $0,75 \text{ mM}$  de Ca -  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ ;  $0,46 \text{ mM}$  de K -  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ , KCl,  $\text{KNO}_3$ ,  $\text{K}_2\text{SO}_4$ ;  $0,16 \text{ mM}$  de Mg -  $\text{Mg}(\text{NO}_3)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ ;  $0,94 \text{ mM}$  de  $\text{NO}_3^-$  -  $\text{Mg}(\text{NO}_3)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ ,  $\text{KNO}_3$ ;  $0,27 \text{ mM}$  de NH -  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ ;  $0,006 \text{ mM}$  de P -  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ ;  $10,0 \text{ }\mu\text{M}$  de B -  $\text{H}_3\text{BO}_3$ ;  $30,0 \text{ }\mu\text{M}$  de Fe -  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{Na}_2\text{EDTA}$ ;  $4,0 \text{ }\mu\text{M}$  de Mn -  $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ ;  $0,3 \text{ }\mu\text{M}$  de Mo -  $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ ;  $2,0 \text{ }\mu\text{M}$  de Zn -  $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ ;  $2 \text{ }\mu\text{M}$  de Cu -  $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ ), sendo o Al fornecido na fonte  $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ . Nesta situação de cultivo, entre os diversos caracteres de plântula avaliados, o comprimento efetivo da raiz principal (CER) possibilitou a melhor expressão dos efeitos tóxicos do Al nas plântulas de arroz, sendo adotado

como caráter representativo da herança da tolerância ao Al nesta avaliação.

Furlani e Furlani (1988) formularam a seguinte solução nutritiva: 3,5 mM de Ca; 2,3 mM de K; 0,82 mM de Mg; 10,6 mM de N - NO<sub>3</sub><sup>-</sup>; 1,29 mM de N - NH<sub>4</sub><sup>+</sup>; 0,63 mM de S - SO<sub>4</sub><sup>-</sup>; 0,03 mM de P - PO<sub>4</sub><sup>-</sup>; 30,0 µM de Fe; 9,0 µM de B; 0,3 µM de Cu; 4,0 µM de Mn; 0,3 µM de Mo; µM de Zn 0,9. Adotando esta solução, Furlani e Furlani (1991) e Paterniani e Furlani (2002) avaliaram genótipos de milho mantendo as plântulas durante 168 horas em solução nutritiva na presença de 4,5 mg L<sup>-1</sup> de Al, adotando os caracteres comprimento efetivo da raiz principal (CER) e índice de tolerância relativa (ITR<sub>Al</sub>) como critério de classificação dos genótipos de milho em tolerantes e sensíveis.

Com base na metodologia de Furlani e Furlani (1988) Vasconcelos et al. (2002) verificaram grande eficiência na caracterização de constituições genéticas de arroz quanto à tolerância ao Al com base no caráter comprimento relativo da raiz (CR<sub>R</sub>), mantendo as plântulas 216 horas em solução nutritiva contendo concentrações de Al variando de 2,15 a 8,64 mg L<sup>-1</sup>. Adotando esta mesma metodologia, Vicente et al. (1998a) constataram que o caráter rendimento relativo da área radicular se mostra como o indicador mais sensível à toxidez de Al em genótipos de arroz mantidos por 264 horas em solução contendo 0, 10, 20 e 30 mg L<sup>-1</sup> de Al, seguido dos caracteres área foliar e comprimento radicular, enquanto que as variáveis rendimento relativo da massa seca das raízes e rendimento relativo da massa seca da parte aérea são medianamente sensíveis. Já Vicente et al. (1998b), procedendo a análise conjunta dos caracteres avaliados em plantas de arroz cultivadas em solução hidropônica no período de 40 dias (960 horas), constataram que a área radicular e o comprimento máximo das folhas são características que, conjuntamente, melhor refletem os efeitos nocivos do Al nas plantas quando presente no ambiente de cultivo, apresentando elevada correlação com os dados de produtividade, apresentados quando os genótipos foram cultivados em situação de campo

com solo contendo elevada saturação por Al.

O protocolo descrito por Baier et al. (1995) é o método frequentemente adotado nas avaliações quanto à tolerância ao Al em trigo realizadas na Embrapa Trigo desde o ano de 1999 (VOSS et al., 2006). Este método se baseia na adoção de solução nutritiva composta pelos seguintes nutrientes: 400 mM de  $\text{CaCl}_2$ ; 650 mM de  $\text{KNO}_3$ ; 250 mM de  $\text{MgCl}_2$ ; 10 mM de  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ; 40 mM de  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ ; sendo a concentração  $2 \text{ mg L}^{-1}$  de Al utilizada nas avaliações de rotina, tendo como fonte o sal  $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ . Nesta condição, as plântulas permanecem por 96 horas em solução contendo o Al, sendo a interpretação da tolerância ao Al efetuada com base no comprimento relativo da raiz ( $\text{CR}_R$ ) ou no comprimento efetivo da raiz principal (CER), ambos comparados em relação ao desempenho apresentado pela testemunha sensível (cultivar Anahuac 75) e pela tolerante (IAC 5).

Em 1982, Magnavaca, avaliando a herança do caráter tolerância ao Al em milho, propôs o uso na seguinte solução nutritiva: 3.527 mM de Ca; 2.310 mM de K; 855 mM de Mg; 10.857 mM de  $\text{NO}_3^-$ ; 1.300 mM de  $\text{NH}_4^+$ ; 45 mM de P; 587 mM de S; 25 mM de B; 595 mM de Cl; 77 mM de Fe; 9,1 mM de Mn; 0,63 mM de Cu; 0,83 mM de Mo; 2,29 mM de Zn; 1,74 mM de Na; 75 mM de EDTA; e Al fornecido na forma de  $\text{KAl}(\text{SO}_4)_2 \cdot 12\text{H}_2\text{O}$ , sendo adicionado nesta solução  $6 \text{ mg L}^{-1}$  de Al, onde as plântulas permaneceram por 168 horas. Alves et al. (2004) confirmam a eficiência de uso da concentração  $6 \text{ mg L}^{-1}$  de Al na caracterização de genótipos de milho quanto à tolerância ao Al em hidroponia com base no caráter comprimento efetivo da raiz principal (CER), determinado após 120 horas em contato com a solução nutritiva. Enquanto isso, Andrade Junior et al. (2005), fazendo uso desta mesma técnica, verificaram melhor representação das diferenças entre genótipos de sorgo sensíveis e tolerantes de acordo com o comprimento relativo da raiz ( $\text{CR}_R$ ), utilizando a concentração de  $4,5 \text{ mg L}^{-1}$  do íon tóxico.

Avaliando genótipos de milho quanto à tolerância ao Al

adotando o protocolo proposto por Magnavaca (1982), os autores Cançado et al. (2002) incluíram a etapa de coloração das raízes das plântulas com o corante hematoxilina. Esta técnica caracteriza uma ferramenta interessante na distinção de plantas tolerantes ao Al, pois além da elevada eficiência de seleção, possibilita a avaliação precoce e não destrutiva de grandes populações segregantes derivadas de germoplasma elite, não exigindo a adoção de mensurações quantitativas laboriosas (HEDE et al., 2001). Este método se baseia na propriedade colorimétrica da hematoxilina, que em presença do Al presente nas raízes é complexada e oxidada à hemateína, originando uma coloração azul-púrpura com intensidade diretamente proporcional à concentração interna de Al na raiz, e negativamente correlacionada com tolerância apresentada pelos genótipos, decorrente da capacidade de exclusão do Al do ápice radicular (TANG et al., 2000).

Na avaliação efetuada por Cançado et al. (2002), após o tratamento com Al, as raízes das plântulas foram lavadas por 15 minutos em água destilada, e em seguida colocadas por 20 minutos em solução de hematoxilina 2% e 0,2% de  $KIO_3$ , e por fim, novamente lavadas em água destilada por 15 minutos. Nesta avaliação, os ápices radiculares das plântulas foram classificados visualmente através de notas conferidas, variando de 0 (ausência completa de coloração) a 5 (completamente corados). Estes autores verificaram que o uso combinado deste teste com a caracterização dos genótipos com base no comprimento efetivo da raiz principal (CER) proporcionou a discriminação eficaz e precoce de genótipos de milho quanto à tolerância ao Al, com elevada correlação entre as observações obtidas entre estas variáveis (0,76).

Avaliando genótipos de cevada, Tang et al. (2000) e Echart et al. (2006) iniciaram os estudos mantendo as plântulas por 72 horas em solução nutritiva (4,0 mM de  $CaCl_2$ ; 6,5 mM de  $KNO_3$ ; 2,5 mM de  $MgCl_2$ ; 0,1 mM  $(NH_4)_2SO_4$ ; 0,4 mM de  $NH_4NO_3$ ), com posterior adição de 1,85 mg  $L^{-1}$  de Al (TANG et al., 2000) e 1,11 mg  $L^{-1}$  de Al (ECHART et al., 2006) na solução, respectivamente,

fornecido na forma de  $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ , onde as plântulas permaneceram por mais 24 horas. Após este período, as raízes das plântulas foram lavadas em água deionizada e coradas em solução contendo 0,2% de hematoxilina e 0,02% de  $\text{KIO}_3$  por 15 minutos, e em seguida, enxaguadas durante uma hora em água deionizada, classificando os genótipos de acordo com a coloração evidenciada no ápice radicular (C-completamente corada; P-parcialmente corada; N-não corada).

Existe uma série de variações na avaliação dos resultados obtidos após o tratamento com o corante hematoxilina. Polle et al. (1978) adotaram a coloração no ápice da raiz como o indicador da tolerância ao Al, pois verificaram que à medida que a concentração de Al na solução era aumentada, a coloração das raízes das plântulas ficava mais intensa, gerando uma relação direta com a redução na taxa de sua alongação e com a intensidade de coloração nos genótipos sensíveis. Aniol (1984) adotou a avaliação da tolerância ao Al com base na habilidade das plântulas continuarem o crescimento da raiz após um curto período de exposição a elevadas concentrações de Al, onde as plântulas sensíveis não apresentam a retomada do crescimento das raízes (RCR) pelo dano provocado pelo Al no meristema apical da raiz. Desta forma, a tolerância ao Al com base neste método vem sendo definida tanto com base na retomada do crescimento da raiz (GALLEGO e BENITO, 1997; HEDE et al., 2001) quanto na intensidade de coloração das raízes (TANG et al., 2000; ECHART et al., 2006).

Na avaliação de espécies perenes, verifica-se a adoção de maior período de exposição das plantas ao efeito tóxico do Al, e também o uso de maiores concentrações do íon metálico no meio de cultivo. Mauri et al (2004), avaliando clones de café (*Coffea canephora*; *Coffea arabica*) em solução nutritiva (3,750 mM de N; 1,28 mM de K; 0,03 mM de P; 1,25 mM de Ca; 0,5 mM de Mg; 11,5 mM de B; 0,02 mM de Cu; 220 mM de Fe-EDTA; 2,25 mM de Mn; 0,13 mM de Mo; 0,05 mM de Zn), efetuaram a caracterização dos genótipos após 2280 horas (95 dias) na presença de 13,5, 27, e 54 g L<sup>-1</sup> de Al, disponibilizado na fonte

$\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ . Estes autores verificaram a redução da massa seca total, massa de parte aérea e do comprimento de raiz em doses superiores a  $13,5 \text{ g L}^{-1}$  de Al, sendo constatado o maior desenvolvimento das plantas em doses inferiores. Em videira, Tecchio et al. (2005) avaliaram clones de porta-enxertos das cultivares IAC313-Tropical e IAC572-Jales, submetidos a 1800 horas (75 dias) na presença de Al em solução nutritiva ( $3,5 \text{ mM}$  de Ca;  $2,2 \text{ mM}$  de K;  $2,6 \text{ mM}$  de Mg;  $10,6 \text{ mM}$  de N -  $\text{NO}_3^-$ ;  $1,3 \text{ mM}$  de N -  $\text{NH}_4^+$ ;  $0,5 \text{ mM}$  de S -  $\text{SO}_4^{2-}$ ;  $0,03 \text{ mM}$  de P -  $\text{PO}_4^{3-}$ ;  $0,5 \text{ mM}$  de Cl;  $89,5 \text{ }\mu\text{M}$  de Fe;  $46,2 \text{ }\mu\text{M}$  de B;  $0,3 \text{ }\mu\text{M}$  de Cu;  $9,1 \text{ }\mu\text{M}$  de Mn;  $0,01 \text{ }\mu\text{M}$  de Mo;  $0,8 \text{ }\mu\text{M}$  de Zn). O Al foi fornecido na forma de  $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ , sendo que doses inferiores a  $10 \text{ mg L}^{-1}$  de Al proporcionaram o incremento no desenvolvimento do porta-enxerto IAC572-Jales, enquanto que em concentrações superiores o menor desenvolvimento vegetal foi observado nas duas variedades avaliadas.

## **Bioensaios e experimentos em condições de campo**

A avaliação de genótipos quanto à tolerância ao Al baseada em experimentos conduzidos em condições de campo ou mesmo na forma de bioensaios tem sido principalmente adotada no intuito de confirmar resultados previamente obtidos em avaliações conduzidas em solução nutritiva, bem como verificar possíveis efeitos de interação genótipo x ambiente (HEDE et al., 2001).

Os bioensaios se caracterizam por serem conduzidos em ambiente protegido, entretanto, com a adoção de solos ou substratos representativos de ambientes críticos ao desenvolvimento vegetal devido à elevada acidez e toxicidade por Al. Estes ensaios podem ser conduzidos através da utilização de solo ácido rico em Al, e ajustando as concentrações de Al livre na solução do solo através da correção da acidez com a adição de doses de corretivos calculadas previamente (OLMOS e CAMARGO, 1976; MILAN et al., 1991; LIMA et al., 2003; COSTA et al., 2003). Outra

metodologia proposta é a adição de alguma fonte salina de Al visando o aumento do conteúdo de Al no solo, com a disponibilização de diferentes concentrações deste elemento mantida através do controle do pH (ANDRADE, 1976; FURTINI NETO et al., 1999; JAIRO et al., 2003).

Diferenças para um mesmo genótipo verificadas nos distintos níveis de Al são devido ao efeito tóxico deste íon no ambiente de cultivo, enquanto as diferenças detectadas entre os genótipos representam a variabilidade para o caráter tolerância ao Al entre as constituições testadas. Enquanto os caracteres de planta (matéria seca total, matéria seca de parte aérea, comprimento de raiz, caracteres componentes do rendimento, etc) apresentam correlação positiva com a produção (grãos, matéria verde, frutos, etc), o desempenho observado para estes caracteres é diretamente inverso à saturação com Al verificada no ambiente de cultivo (MILAN et al., 1991; LIMA et al., 2003; COSTA et al., 2003).

Avaliações em situação de campo apresentam a vantagem de representar com maior fidelidade as condições naturais de cultivo, e caracterizam a forma mais direta de avaliar o nível de tolerância ao Al das constituições genéticas em estudo (SPEHAR e SOUZA, 2006). Contudo, a avaliação de genótipos quanto à tolerância ao Al a campo exige um período mais longo de experimentação, pois há a necessidade da condução do experimento até o final do ciclo das culturas anuais, e por um período mínimo que seja representativo em culturas perenes (VOSS et al., 2006; CANÇADO et al., 1999). Além disso, tais análises são extremamente trabalhosas, havendo ainda a influência de vários fatores ambientais de difícil controle e mensuração que podem interferir no processo de seleção, como variações de pH, temperatura, umidade e teor de nutrientes no solo.

A tolerância ao Al avaliada a campo pode ser conduzida através da avaliação do desenvolvimento das plantas em duas situações de ambiente: uma em área experimental cuja

fertilidade não é limitante em relação aos nutrientes exigidos para a cultura, entretanto, evidencia solos naturalmente ácidos e que possuem teores de Al livre na solução; e um segundo experimento conduzido em área apresentando fertilidade corrigida, e que não apresenta nenhuma limitação quanto à acidez e Al livre na solução do solo (CAMARGO et al., 1995; JOHNSON et al., 1997). Desta maneira, os dados podem ser obtidos com base na razão entre o desempenho na produtividade e nos caracteres de interesse obtidos nas condições restritivas de fertilidade, em relação ao observado no ambiente corrigido quanto à acidez e Al livre. Outra forma de caracterizar genótipos a campo é simplesmente submetendo-os ao cultivo em ambiente natural, contendo solos naturalmente ácidos e ricos em Al livre na solução, efetuando a comparação entre os genótipos com base no desempenho evidenciado nos diferentes caracteres de planta nestas condições de ambiente (SOUZA, 2001; SPEHAR e SOUZA, 2006).

## **Outras técnicas de avaliação**

Outros métodos menos comuns de avaliação de plantas quanto aos efeitos nocivos do Al são encontrados na literatura, entre os quais pode ser descrito o cultivo *in vitro*. Contudo, a caracterização de constituições genéticas quanto à tolerância ao Al em cultivo *in vitro* tem sido pouco aplicada nas avaliações de plantas cultivadas, possivelmente pela dificuldade em cultivar células em baixo pH, o qual é necessário para manter o Al ativo no meio de cultivo (HEDE et al., 2001). Desta forma, a cultura de tecidos tem sido adotada basicamente com o objetivo de avaliar a expressão dos efeitos tóxicos do Al em nível celular (TAYLOR, 1995).

Através da adoção de metodologias particularmente distintas, os trabalhos conduzidos em cultivo *in vitro* se restringem à análise do desempenho de uma única constituição genética frente a diferentes tratamentos com Al, e não à caracterização entre genótipos propriamente dita (FORTUNATO e NICOLOSO,

2004; OLIVEIRA et al., 1999). Neste sentido, em eucalipto, Basso et al. (2003), avaliaram *in vitro* clones de híbrido obtido do cruzamento entre *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla*, adotando o meio de cultura proposto por Gonçalves (1980), adicionando 0, 6,75, 13,5 e 27,0 mg L<sup>-1</sup> de Al ao meio através do sal AlCl<sub>3</sub>.6H<sub>2</sub>O, onde foram mantidos por 672 horas (28 dias). Na avaliação, os autores verificaram que a adição de doses crescentes de Al ao meio de cultura provocou a diminuição da absorção dos nutrientes Ca, Mg, P e K pelas plantas, alterando o metabolismo celular e ocasionando alterações morfológicas na parte aérea, como diminuição da estatura, formação de calos e brotações rígidas, além de evidenciarem maior acúmulo de matéria seca e redução de proteínas solúveis.

Métodos empíricos de avaliação podem ser adotados visando verificar o comportamento de genótipos na presença do Al no ambiente de cultivo. A indução da síntese e deposição de calose (1,3-β-D-Glucan) após curto período de exposição ao íon metálico presente na solução nutritiva tem apresentado elevada correlação com a tolerância ao Al em trigo (ZHANG et al., 1994) e em milho (HORST et al., 1997). Desta forma, o padrão de síntese de calose pode ser um bom indicativo do grau de injúria que o Al causa nas raízes, podendo, inclusive, ser utilizado como um parâmetro de seleção (CANÇADO et al., 2001). Desta mesma forma, Sasaki et al. (1996) propõem que a deposição de lignina pode refletir o grau de injúria que a raiz sofre e a visualização do conteúdo depositado pode caracterizar um bom marcador da extensão e da localização do dano provocado pelo Al.

Alguns autores sugerem que outras avaliações poderiam ser adotadas na diferenciação entre genótipos quanto à tolerância ao Al, como a taxa de atividade fotossintética, taxa de exsudação de ácidos orgânicos e síntese de proteínas genótipo-específicas (CANÇADO et al., 1999). Contudo, a adoção de métodos empíricos de avaliação deve ser preconizada com o conhecimento prévio dos efeitos nocivos e

mecanismos de tolerância ao Al evidenciados por cada espécie em particular e emprego de constituições genéticas padrões, a fim de aumentar a confiabilidade dos resultados obtidos.

## Considerações finais

A variabilidade genética é de essencial interesse para o melhorista na obtenção de progressos no melhoramento de plantas através da seleção artificial, viabilizando o emprego de técnicas que possibilitem a identificação de genótipos superiores (HARTWIG et al., 2007a). Vinculado a isto, a seleção de constituições genéticas tolerantes ao Al só será obtida com a adoção de um eficiente processo de avaliação das plantas para este caráter.

A utilização de soluções completas na avaliação de genótipos quanto à toxidez por Al se mostra altamente eficiente. Contudo, a adoção de soluções mínimas merece atenção, pois permite a economia de reagentes e agilidade no preparo das soluções nutritivas, além de apresentar grande eficiência de seleção quando adequadamente ajustadas à espécie em análise.

O número de plantas avaliadas é um fator importante no sentido de proporcionar representatividade da amostra. Entre as avaliações de espécies anuais baseadas na discriminação de genótipos quanto à tolerância ao Al em solução nutritiva, é observada variação no número de plântulas avaliadas por repetição, de 3 (MAZZOCATO et al., 2002; FREITAS et al., 2006) a 40 plantas em trabalhos com genótipos fixos (PATERNIANI e FURLANI, 2002); e de 35 (SILVA et al., 2006) a 120 indivíduos (FERREIRA et al. 1997) na avaliação em gerações segregantes. Além disso, grande parte dos trabalhos conduz a caracterização dos genótipos com base em uma única concentração do Al na solução, não efetuando a avaliação do comportamento dos genótipos ao longo do incremento do elemento tóxico no ambiente de cultivo. Tal fator enriqueceria as informações a respeito da capacidade das plantas em

responder fenotipicamente às restrições e melhorias do ambiente.

A tolerância ao Al caracteriza um caráter interessante no estudo comparativo entre genomas de plantas, visto que está relacionado a complexos processos metabólicos não totalmente elucidados, sendo verificada grande variação nos possíveis mecanismos que determinam este caráter nas diferentes espécies. Além disso, o estudo comparativo consiste numa ferramenta importante na identificação dos alelos mais eficientes a serem incorporados na constituição genética de genótipos elite, tanto via melhoramento convencional quanto através da adoção de técnicas de biotecnologia. Genes e QTLs relacionados à tolerância ao Al estão localizados em regiões ortólogas do genoma em algumas espécies da família Poaceae. O QTL relacionado à tolerância ao Al localizado no cromossomo 1 do arroz é ortólogo ao gene *Alt<sub>SB</sub>* do sorgo, localizado no cromossomo 3; enquanto o QTL encontrado no cromossomo 3 do arroz é ortólogo ao gene *Alt<sub>BH</sub>* do trigo, localizado no cromossomo 4DL, e ao gene *Alp* da cevada, localizado no cromossomo 4H (MAGALHÃES et al., 2004).

Goff et al. (2002) verificaram que aproximadamente 30% dos genes da *Arabidopsis* são encontrados no genoma de subespécies de arroz do tipo japônica. Este fato sugere que informações relativas a espécies das classes Liliopsida ou Magnoliopsida podem ser utilizadas no isolamento de genes ortólogos pertencentes a espécies destes dois grupos. Neste sentido, Drummond et al. (2001) observaram a semelhança de mais de 40 possíveis genes da cana-de-açúcar (*Saccharum officinarum* L.) com alelos envolvidos em mecanismos relacionados à tolerância ao Al em outras oito espécies das classes Liliopsida e Magnoliopsida. Hoekenga et al. (2006) descreveu o isolamento do gene *AtALMT1* em *Arabidopsis thaliana* a partir da sequência do gene *ALMT1* ("Aluminum-activated malate transporter") do trigo, e Ligaba et al. (2006) descreveram os genes *BnALMT1* e *BnALMT2* em *Brassica napus* a partir desta mesma sequência, sendo todos estes

genes envolvidos nos mecanismos de tolerância ao Al. Contudo, o conhecimento dos mecanismos de tolerância da espécie em estudo, a caracterização de uma metodologia eficiente de avaliação e o caráter adequado de seleção, representam de modo simultâneo informações básicas para a obtenção de ganho genético na seleção de plantas tolerantes ao Al.

## Referências

ALVES, V. M. C.; PITTA, G. V. E.; PARENTONI, S. N.; SCHAFFERT, R. E.; COELHO, A. M.; MAGALHÃES, J. V. Toxidez por alumínio e hidrogênio no crescimento de raízes de milho. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 3, n. 2, p. 311-318, 2004.

ANDRADE, J. M. V. **Seleção de genótipos de trigo (*Triticum aestivum* L.) tolerantes ao alumínio e ao manganês, com modificação das características químicas do solo**. 1976. 110 f. Dissertação (Mestrado – Agronomia – Fitotecnia). Programa de Pós-graduação em Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

ANDRADE JUNIOR, V. C.; MOTA, J. H.; CASTRO, N. E. A. Avaliação da tolerância a alumínio de dois genótipos de sorgo. **Revista Científica Eletrônica de Agronomia**, Garça, v. 4, n. 7, 2005. Disponível em: < <http://www.revista.inf.br/agro07/artigos/artigo01>>. Acesso em: 31 jul. 2008.

ANIOL, A. Introduction of aluminum tolerance into aluminum sensitive wheat cultivars. **Journal of Plant Breeding**, Berlin, v. 93, n. 4, p. 331-339, 1984.

ANIOL, A. Genetics of tolerance to aluminum in wheat (*Triticum aestivum* L. Thell). **Plant and Soil**, Hague, v. 123, p. 223-227, 1990.

ARAÚJO, J. E. G. Comunicações complementares a respeito do problema do crestamento do trigo. **Archivo Fitotécnico del Uruguay**, Montevideo, v. 4, p. 337-386, 1951.

ARAÚJO, J. E. G. O alumínio trocável, possível causa do crestamento do trigo. In: Reunião Brasileira de Ciência do Solo, 4, 1956, Belo Horizonte. **Anais...** Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, Rio de Janeiro, p. 329-337, 1956.

ARCHAMBAULT, D. J.; ZHANG, G.; TAYLOR, G. J. Accumulation of Al in root mucilage of Al-resistant and Al-sensitive cultivar of wheat. **Plant Physiology**, Rockville, v. 112, n. 4, p. 1471-1478, 1996.

BAIER, A. C.; SOMMERS, D. J.; GUSTAFSON, J. P. Aluminium tolerance in wheat: correlating hydroponic evaluations with field and soil performances. **Journal of Plant Breeding**, Berlin, v. 114, p. 291-296, 1995.

BASSO, L. H. M.; GONÇALVES, A. N.; SILVEIRA, L. V. A.; LIMA, G. P. P. Efeito do alumínio no crescimento de brotações de *Eucalyptus grandis* x *E. urophylla* cultivadas in vitro. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, n. 63, p. 167-177, 2003.

BASU, U.; BASU, A.; TAYLOR, G. J. Differential exudation of polypeptides by roots of aluminum-resistant and aluminum-sensitive cultivars of *Triticum aestivum* L. in response to aluminum stress. **Plant Physiology**, Rockville, v. 106, p. 151-158, 1994.

BECKMANN, I. Sobre o cultivo e melhoramento do trigo (*Triticum vulgare* Vill) no sul do Brasil. **Agronomia Sulriograndense**, Porto Alegre, v. 1, n. 1, p. 64-72, 1954.

BERTAN, I.; CARVALHO, F. I. F.; OLIVEIRA, A. C.; SILVA, A. J. 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**, Campinas, v. 65, n. 1, p. 55-63, 2006.

BISSINI, C. A.; MEURER, E. J.; BOHNEN, H. Solos ácidos e afetados por sais. In: MEURER, E. J. **Fundamentos de química do solo**. 3 ed. Porto Alegre: Evangraf, 2006. p. 181-205.

BRONDANI, C.; PAIVA, E. Análise de "RFLP" da tolerância à toxidez do alumínio no cromossomo 2 do milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 31, n. 8, p. 575-579, 1996.

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

CAMARGO, C. E. O.; OLIVEIRA, O. F. Melhoramento do trigo. I. Hereditabilidade da tolerância à toxicidade do alumínio. **Bragantia**, Campinas, v. 40, n. 3, p. 33-45, 1981b.

CAMARGO, C. E. O.; CAMARGO, O. A.; SOUZA, D. M. Tolerância de cultivares de arroz a diferentes níveis de alumínio em solução nutritiva. **Bragantia**, Campinas, v. 42, n. 1, p. 192-201, 1983.

CAMARGO, C. E. O. Efeitos de níveis de cálcio combinados com diferentes concentrações de sais na tolerância de trigo à toxicidade de alumínio, em solução nutritiva. **Bragantia**, Campinas, v. 44, n. 2, p. 659-668, 1985.

CAMARGO, C. E. O.; FELÍCIO, J. C. Trigo, triticale e centeio: avaliação da eficiência ao fósforo e tolerância à toxicidade ao alumínio. **Bragantia**, Campinas, v. 46, n. 2, p. 203-215, 1987.

CAMARGO, C. E. O.; FELÍCIO, J. C.; FERREIRA FILHO, A. W. P.; FREITAS, J. G.; RAMOS, V. J.; KANTHACK, R. A. D.; CASTRO, J. L. Melhoramento do trigo: XXX. Avaliação de linhagens com tolerância à toxicidade de alumínio, manganês e ferro em condições de campo. **Bragantia**, Campinas, v. 54, n. 1, p. 81-93,

1995.

CAMARGO, C. E. O. Controle genético da tolerância do trigo à toxicidade de alumínio em soluções nutritivas. **Bragantia**, Campinas, v. 57, n. 2, p. 215-225, 1998.

CAMARGO, C. E. O.; FERREIRA FILHO, A. W. P.; FELICIO, J. C. Herança da tolerância ao alumínio em populações híbridas de trigo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 35, n. 3, p. 517-522, 2000.

CAMARGO, C. E. O.; FELÍCIO, 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**, Campinas, v. 65, n. 1, p. 43-53, 2006.

CANÇADO, G. M. A.; LOPES, M. A.; PAIVA, E. Genética e bioquímica da tolerância de plantas ao alumínio. In: SIQUEIRA, J. O.; MOREIRA, F. M. S.; LOPES, A. S.; GUILHERME, L. R. G.; FAQUIN, V.; FURTINI NETO, A. E.; CARVALHO, J. G. **Inter-relação fertilidade, biologia do solo e nutrição de plantas**. Lavras: UFLA/DCS, 1999. p. 363-388.

CANÇADO, G. M. A.; CARNEIRO, N. P.; CARNEIRO, A. A.; PURCINO, A. A. C.; GUIMARÃES, C. T.; ALVES, V. M. C.; PARENTONI, S. N.; SOUZA, I. R. P.; PAIVA, E. Novas perspectivas para a adaptação de culturas ao cerrado. **Biociência**, Brasília, DF, n. 23, p. 56-61, 2001.

CANÇADO, G. M. A.; PARENTONI, S. N.; BORÉM, A.; LOPES, M. A. Avaliação de nove linhagens de milho em cruzamentos dialélicos quanto à tolerância ao Al. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 37, n. 4, p. 471-478, 2002.

CARVER, B. F.; OWNBY, J. D. Acid soil tolerance in wheat. **Advances in Agronomy**. Beltsville, v. 54, p. 117-173, 1995.

COSTA, A.; CAMPOS, L. A. C.; RIEDE, C. R. Reaction of wheat

genotypes to soil aluminum differential saturations. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, v. 46, n. 1, p. 19-25, 2003.

DEGENHARDT, J.; LARSEN, P. B.; HOWELL, S. H.; KOCHIAN, L. V. Aluminum resistance in the *Arabidopsis* mutant *alr-104* is caused by an aluminum-induced increase in rhizosphere pH. **Plant Physiology**, Rockville, v. 117, p. 19-27, 1998.

DELHAIZE, E.; RYAN, P. R.; RANDALL, P. J. Aluminum tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) II. Aluminum stimulated excretion of malic acid from root apices. **Plant Physiology**, Rockville, v. 103, p. 695-702, 1993.

DELHAIZE, E.; RYAN P. R. Aluminum toxicity and tolerance in plants. **Plant Physiology**, Rockville, v. 107, n. 2, p. 315-321, 1995.

DORNELLES, A. L. C.; CARVALHO, F. I. F.; FEDERIZZI, L. C.; SERENO, M. G. C. M.; AMARAL, A.; MILTTELMANN, A. Avaliação simultânea para tolerância ao alumínio e sensibilidade ao ácido giberélico em trigo hexaplóide. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 32, n. 9, p. 893-896, 1997.

DRUMMOND, R. D.; GUIMARÃES, C. T.; FELIX, J., NINAMANGO-CÁRDENAS, F. E.; CARNEIRO, N. P.; PAIVA, E.; MENOSSI, M. Prospecting sugarcane genes involved in aluminum tolerance. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 24, n. 1/4, p. 221-230, 2001.

ECHART, C. L.; CAVALLI-MOLINA, S. Aluminum tolerance in barley: methods for screening and genetic analysis. **Euphytica**, Wageningen, v. 126, p. 309-313, 2002.

ECHART, C. L.; BARBOSA-NETO, J. F.; CAVALLI, S. S. Aluminum tolerance in barley: molecular mapping analyses. **Revista Brasileira de Agrociência**, Pelotas, v. 12, n. 1, p. 15-20, 2006.

FERREIRA, R. P.; SEDIYAMA, C. S.; CRUZ, C. D.; FREIRE, M. S. Herança da tolerância à toxidez de alumínio em arroz baseada em análises de médias e variâncias. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 32, n. 5, p. 505-515, 1997.

FERREIRA, R. P.; CRUZ, C. D.; SEDIYAMA, C. S.; PINHEIRO, B. S. Herança da tolerância à toxidez de alumínio em arroz com base em análise dialélica. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 34, n. 4, p. 615-621, 1999.

FINATTO, T.; SILVA, J. A. G.; CARVALHO, F. I. F.; OLIVEIRA, A. C.; VALÉRIO, I. P.; REIS, C. E. S.; RIBEIRO, G.; SILVEIRA, G.; FONSECA, D. A. R. Reação de tolerância de genótipos de aveia branca a concentrações de alumínio em solução nutritiva. **Magistra**, Cruz das Almas, v. 19, n. 1, p. 07-15, 2007.

FLEMING, A. L.; FOY, C. D. Root structure reflects differential aluminum tolerance in wheat varieties. **Agronomy Journal**, Madison, v. 60, p. 172-176, 1968.

FORTUNATO, R. P.; NICOLOSO, F. T. Toxidez de alumínio em plântulas de grápia (*Apuleia leiocarpa* Vog. Macbride). **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 34, n. 1, p. 89-95, 2004.

FOY, C. D.; CHANEY, R. L.; WHITE, M. C. The physiology of metal toxicity in plants. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 29, p. 511-566, 1978.

FREITAS, F. A. **Dissimilaridade genética em arroz (*Oryza sativa* L.) quanto à toxicidade ao alumínio**. 2003. 69 f. Dissertação (Mestrado - Ciência e Tecnologia de Sementes). Programa de Pós-Graduação em Ciência e Tecnologia de Sementes, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas.

FREITAS, F. A.; KOPP, M. M.; SOUSA, R. O.; ZIMMER, P. D.; CARVALHO, F. I. F.; OLIVEIRA, A. C. Absorção de P, Mg, Ca e K e tolerância de genótipos de arroz submetidos a estresse por alumínio em sistemas hidropônicos. **Ciência Rural**, Santa

Maria, v. 36, n. 1, p. 72-79, 2006.

FURLANI, P. R. Efeitos fisiológicos do alumínio em plantas. In: SIMPÓSIO AVANÇADO DE SOLOS E NUTRIÇÃO DE PLANTAS, 2., 1989, Piracicaba. **Anais...** Campinas: Fundação Cargill, 1989. p. 73-87.

FURLANI, P. R.; FURLANI, A. M. C. Tolerância a alumínio e eficiência a fósforo em milho e arroz: características independentes. **Bragantia**, Campinas, v. 50, n. 2, p. 331-340, 1991.

FURTINI NETO, A. E.; RESENDE, A. V.; VALE, F. R.; FAQUIN, V.; FERNANDES, L. A. Acidez do solo, crescimento e nutrição mineral de algumas espécies arbóreas, na fase de muda. **Cerne**, Lavras, v. 5, n. 2, p. 01-12, 1999.

GALLEGO, F. J., BENITO, C. Genetic control of aluminium tolerance in rye (*Secale cereale* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 92, p. 688-695, 1997.

GARLAND, M. L.; CAMPBELL, K. A.; CARTER JUNIOR, T. E. Aluminum tolerance in soybean: genotypic correlation and repeatability of solution culture and greenhouse screening methods. **Crop Science**, Madison, v. 30, p. 1049-1054, 1990.

GOFF, S. A.; RICKE, D.; LAN, T. H.; PRESTING, G.; WANG, R.; DUNN, M.; GLAZEBROOK, J.; SESSIONS, A.; OELLER, P.; VARMA, H.; HADLEY, D.; HUTCHISON, D.; MARTIN, C.; KATAGIRI, F.; LANGE, B. M.; MOUGHAMER, T.; XIA, Y. et al. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*). **Science**, Washington, v. 296, p. 92-100, 2002.

GONÇALVES, A. N. Reversion to juvenility and cloning of *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake in cell and tissue culture systems. In: Simpósio IUFRO em melhoramento genético e produtividade de espécies florestais de rápido crescimento. Águas de São Pedro, 1980. **Anais**. Citado por BASSO, L. H. M.;

GONÇALVES, A. N.; SILVEIRA, L. V. A.; LIMA, G. P. P. Efeito do alumínio no crescimento de brotações de *Eucalyptus grandis* x *E. urophylla* cultivadas in vitro. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, n. 63, p. 167-177, 2003.

HARTWIG, I.; SILVA, J. A. G.; CARVALHO, F. I. F.; OLIVEIRA, A. C.; BERTAN, I.; VALÉRIO, I. P.; SILVA, G. O.; RIBEIRO, G.; FINATTO, T.; SILVEIRA, G. Variabilidade fenotípica de caracteres adaptativos da aveia branca (*Avena sativa* L.) em cruzamentos dialélicos. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 37, n. 2, p. 337-345, 2007a.

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. N. R.; REIS, C. E. S. Mecanismos associados à tolerância ao alumínio em plantas. **Semina Ciências Agrárias**, Londrina, v. 28, n. 2, p. 219-228, 2007b.

HEDE, A. R.; SHOVMAND, B.; LÓPEZ-CESATI, J. Acid soils and aluminum toxicity. In: REYNOLDS, M. P., ORTIZ-MONASTERIO, J. I.; MCNAB, A. **Application of physiology in wheat breeding**. Mexico: CIMMYT, 2001. p. 172-182.

HOEKENGA, O. A.; MARON, L. G.; PIÑEROS, M. A.; CANÇADO, G. M. A.; SHAFF, J.; KOBAYASHI, Y. *AtALMT1*, which encodes a malate transporter, is identified as one of several genes critical for aluminum tolerance in *Arabidopsis*. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, New York, p. 103, v. 9738-9743, 2006.

HORST, W. J.; PSCHEL, A. K.; SCHMOHL, N. Induction of callose formation is a sensitive marker for genotypic aluminium sensitivity in maize. **Plant and Soil**, Hague, v. 192, p. 23-30, 1997.

HUANG, J. W. W.; PELLET, D. M.; PAPERNIK, L. A.; KACHIAN, L. V. Aluminum interactions with voltage-dependent calcium transport in plasma membrane vesicles isolated from root of

aluminum-sensitive and -resistant wheat cultivars. **Plant Physiology**, Rockville, v. 110, n. 2, p. 561-569, 1996.

HUNGRIA, M.; VARGAS, M. A. T.; ARAUJO, R. S. Fixação biológica do nitrogênio em feijoeiro. In: VARGAS, M. A. T.; HUNGRIA, M. **Biologia dos solos dos cerrados**. Planaltina: Embrapa Cerrados, 1997. p. 189-294.

JAN, F.; PETTERSSON, S. Varietal diversity of upland rice in sensitivity to aluminium. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 12, n. 9, p. 973-993, 1989.

JO, J.; JANG, Y.; KIM, K.; KIM, M.; KIM, K.; CHUNG, W. Isolation of *ALU1-P* gene encoding a protein with aluminum tolerance activity from arthrobacter viscosus. **Biochemical and Biophysical Research Communications**, New York, v. 239, n. 3, p. 835-839, 1997.

JOHNSON, J. P.; CARVER, B. F.; BALIGAR, V. C. Productivity in great plains acid soils of wheat genotypes selected for aluminium tolerance. **Plant and Soil**, Hague, v. 188, p. 101-106, 1997.

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

KERRIDGE, P. C.; KRONSTAD, W. E. Evidence of genetic resistance to aluminum toxicity in wheat (*Triticum aestivum* Vill., Host ). **Agronomy Journal**, Madison, v. 60, p. 710-711, 1968.

KLIMASHEVSKII, E. L.; CHERNYSHEVA, N. F. Content of organic acids and physiologically active compounds in plants differing in their susceptibility to the toxicity of Al<sup>3+</sup>. **Soviet Agricultural Sciences**, New York, v. 2, p. 05-08, 1980.

KOCHIAN, L. V. Cellular mechanisms of aluminum resistance in

plants. Annual Review of **Plant Physiology**, Palo Alto, v. 46, p. 237-260, 1995.

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**, Palo Alto, v. 55, p. 459-493, 2004.

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**, Ribeirão Preto, v. 14, p. 1011-1020, 1991.

LEE, E. H.; FOY, C. D. Aluminum tolerances of two snapbean cultivars related to organic acid content evaluated by high performance liquid chromatography. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 9, p. 1481-1498, 1986.

LIGABA, A.; KATSUHARA, M.; RYAN, P. R.; SHIBASAKA, M.; MATSUMOTO, H. The *BnALMT1* and *BnALMT2* genes from rape encode aluminum-activated malate transporters that enhance the aluminum resistance of plant cells. **Plant Physiology**, Rockville, v. 142, p. 1294-1303, 2006.

LIMA, D. V.; KLIEMANN, H. J.; FAGERIA, N. K.; MORAES, M. F.; LEANDRO, W. M.; SEVERIANO, E. C. Saturação por alumínio e relação Al/Ca para a cultura da soja em solos de Cerrado. **Revista Agricultura Tropical**, Goiânia, v. 7, n. 1, p. 106-118, 2003.

LUO, M. C.; DVORAK, J. Molecular mapping of an aluminum tolerance locus on chromosome 4D of Chinese Spring wheat. **Euphytica**, Wageningen, v. 91, p. 31-35, 1996.

MAGALHÃES, J. V.; GARVIN, D. F.; WANG, Y.; SORRELLS, M. E.; KLEIN, E. P.; ROBERT, E.; SCHAFFERT, R. E.; LI, L.; KOCHIAN, L. V. Comparative mapping of a major aluminum tolerance gene in

sorghum and other species in the poaceae. **Genetics**, Maryland, v. 167, p. 1905-1914, 2004.

MAGNAVACA, R. **Genetic variability and inheritance of aluminum tolerance in maize**. 1982. 135 f.Tese (Philosophical Doctor). University of Nebraska, Lincoln.

MATOS, M.; CAMACHO, M. V.; PÉREZ-FLORES, V.; PERNAUTE, B.; PINTO-CARNIDE, O.; BENITO, C. A new aluminum tolerance gene located on rye chromosome arm 7RS. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 111, p. 360-369, 2005.

MATSUMOTO, H.; HIRASAWA, F.; TORIKAI, H.; TAKAHASHI, E. Localization of absorbed aluminium in pea root and its binding to nucleic acids. **Plant Cell Physiology**, Kyoto, v. 17, p. 627-631, 1976.

MAURI, J.; ZONTA, E.; MATTIELLO, E. M.; PEREIRA, M. G.; MATIELLO, J. D.; MEIRELES, P. G. Avaliação do desenvolvimento de *Coffea canephora* e *Coffea arabica* cultivadas em solução nutritiva em diferentes doses de alumínio. **Revista Universidade Rural**, Seropédica, v. 24, n. 1, p. 79-84, 2004.

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**, Santa Maria, v. 32, n. 1, p. 19-24, 2002.

MENOSSO, O. G.; COSTA, J. A.; ANGHINONI, I.; BOHNEN, H. Tolerância de genótipos de soja ao alumínio em solução. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 35, n. 11, p. 2157-2166, 2000.

MENOSSO, O. G.; COSTA, J. A.; ANGHINONI, I.; BOHNEN, H. Crescimento radicular e produção de ácidos orgânicos em cultivares de soja com diferentes tolerâncias ao alumínio. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 36, n. 11, p. 1339-1345, 2001.

MIFTAHUDIN; CHIKMAWATI, T.; ROSS, K.; SCOLES, G. J.; GUSTAFSON, J. P. Targeting the aluminum tolerance gene *Alt3* region in rye, using rice/rye micro-collinearity. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 110, p. 906-913, 2005.

MLLAN, P. A.; RITTER, W.; DALL'AGNOL, M. Seleção de leguminosas forrageiras tolerantes a alumínio e eficientes na utilização de fósforo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 26, n. 1, p. 119-124, 1991.

MIRANDA, J. C. C.; MIRANDA, L. N. Micorriza arbuscular. In: VARGAS, M.A.T.; HUNGRIA, M. **Biologia dos solos dos cerrados**. Planaltina: Embrapa Cerrados, p. 69-123, 1997.

MISTRO, J. C.; CAMARGO, C. E. O.; PETTINELLI-JÚNIOR, A. Genética e melhoramento de plantas avaliação de genótipos de trigo, de diferentes origens, em relação à toxicidade de alumínio. **Bragantia**, Campinas, v. 60, n. 3, p. 177-184, 2001.

MIYASAKA, S. C.; BUTA, J. G.; HOWELL, R. K.; FOY, C. D. Mechanism of aluminum tolerance in snapbeans: root exudation of citric acid. **Plant Physiology**, Rockville, v. 96, p. 737-743, 1991.

MOORE, D. P.; KRONSTAD, W. E.; METZGER, R. J. Screening wheat for aluminum tolerance. In: WORKSHOP ON PLANT ADAPTATION TO MINERAL STRESS IN PROBLEM SOILS, 1976, Beltsville. **Proceedings...** Ithaca: Cornell University, 1976, p. 287-295.

MOUSTAKAS, M.; OUZOUNIDOU, G.; LANNOYE, R. Aluminum effects on photosynthesis and elemental uptake in an aluminum-tolerant and non-tolerant wheat cultivar. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 18, n. 4, p. 669-683, 1995.

NAVA, I. C.; DELATORRE, C. A.; DUARTE, I. T. L.; PACHECO, M. T.; FEDERIZZI, L. C. Inheritance of aluminum tolerance and its effects on grain yield and grain quality in oats (*Avena sativa* L.).

**Euphytica**, Wageningen, v. 148, n. 3, p. 353-358, 2006.

NGUYEN, B. D.; BRAR, D. S.; BUI, B. C.; NGUYEN, T. V.; PHAM, L. N.; NGUYEN, H. T. Identification and mapping of the QTL for aluminum tolerance introgressed from the new source, *Oryza rufipogon* Griff., into indica rice (*Oryza sativa* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 106, p. 583-593, 2003.

NINAMANGO-CÁRDENAS, F. E.; GUIMARÃES, C. T.; MARTINS, P. R.; PARENTONI, S. N.; CARNEIRO, N. P.; LOPES, M. A.; MORO, J. R.; PAIVA, E. Mapping QTLs for aluminum tolerance in maize. **Euphytica**, Wageningen, v. 130, p. 223-232, 2003.

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

OLIVEIRA, M. F.; FORTES, G. R. L.; SILVA, J. B.; ANDRADE, L. B.; FLORES, R.; CAMARGO, J. T. Organogênese de clones de macieira de diferentes meios com picloram e alumínio. **Revista Brasileira de Agrociência**, Pelotas, v. 5, n. 1, p. 31-34, 1999.

OLIVEIRA, P. H. **Herança genética e mapeamento molecular da tolerância à toxicidade do alumínio em aveia**. 2002. 101f. Tese (Doutorado – Agronomia – Fitotecnia). Programa de Pós-graduação em Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

OLMOS, J. I. L.; CAMARGO, M. N. Ocorrência de alumínio tóxico nos solos do Brasil, sua caracterização e distribuição. **Ciência Cultura**, São Paulo, v. 21, n. 2, p. 171-180, 1976.

PATERNIANI, M. E. A. G.; FURLANI, P. R. Tolerância à toxicidade de alumínio de linhagens e híbridos de milho em solução nutritiva. **Bragantia**, Campinas, v. 61, n. 1, p. 11-16, 2002.

PAIVA, O. Notas sobre fisiologia e seleção de trigo. **Revista Agronômica**, Porto Alegre, v. 6, p. 535-536, 1942.

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

RENGEL, Z. Uptake of aluminium by plant cells. **New Phytologist**, Oxford, v. 134, n. 3, p. 389-406, 1996.

RICHARDS, K. D.; SCHOTT, E. J.; SHARMA, Y. K.; DAVIS, K. R.; GARDNER, R. C. Aluminum induces oxidative stress genes in *Arabidopsis thaliana*. **Plant Physiology**, Rockville, v. 116, p. 409-418, 1998.

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

RING, S. M.; FISHER, R. P.; POILE, G. J.; HELYAR, K. R.; KONYERS, M.K.; MORRIS, S.G. Screening species and cultivars for their tolerance to acidic soil conditions. **Plant Soil**, Hague, v. 155/156, p. 521-524, 1993.

ROSA, O. S.; CAMARGO, C. E. O.; RAJARAM, S.; ZANATTA, A. C. A. Produtividade de trigo (*Triticum aestivum* (L.) Thell.) com tolerância ao alumínio tóxico no solo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 29, n. 3, p. 411-417, 1994.

ROSSIELLO, R. O. P.; JACOB NETTO, J. Toxidez por alumínio em plantas: novos enfoques para um velho problema. In: FERNANDES, M. S. **Nutrição mineral de plantas**. Viçosa: Sociedade Brasileira de Ciências do Solo, 2006. p. 376-418.

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**, Oxford, v. 44, p. 437-446, 1993.

SÁNCHEZ-CHACÓN, C. D.; FEDERIZZI, L. C.; MILACH, S. C. K.; PACHECO, M.T. Variabilidade genética e herança da tolerância à

toxicidade do alumínio em aveia. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 35, n. 9, p. 1798-1808, 2000.

SASAKI, T.; YAMAMOTO, Y.; EZAKI, B.; KATSUHARA, M.; AHN, S. J.; RYAN, P. R.; DELHAIZE, E.; MATSUMOTO, H. A wheat gene encoding an aluminum-activated malate transporter. **Plant Journal**, Hestlington, v. 37, p. 645-653, 2004.

SASAKI, M.; YAMAMOTO, Y.; MATSUMOTO, H. Lignin deposition induced by aluminum in wheat (*Triticum aestivum*) roots. **Physiologia Plantarum**, Oxford, v. 96, n. 2, p. 193-198, 1996.

SAWAZAKI, E.; FURLANI, P. R. Genética da tolerância ao alumínio em milho cateto. **Bragantia**, Campinas, v. 46, n. 2, p. 269-278, 1987.

SCHLINDWEIN, J. A.; NOLLA, A.; ANGHINONI, I.; MEURER, E. Redução da toxidez de alumínio em raízes de soja por cultivares antecessoras no sistema de plantio direto. **Revista Brasileira de Agrociência**, Pelotas, v. 9, n. 1, p. 85-88, 2003.

SCHULZE, E. D.; BECK, E.; MÜLLER-HOHENSTEIN, K. **Plant Ecology**. Berlim: Springer, 2005. 702 p.

SIBOV, S. T.; GASPAR, M.; SILVA, M. J.; OTTOBONI, L. M. M.; ARRUDA, P.; SOUZA, A. P. Two genes control aluminum tolerance in maize: genetic and molecular mapping analyses. **Genome**, Ottawa, p. 1-8, v. 42, 1999.

SIDDIQI, M. Y.; GLASS, A. D. M. Utilization index: a modified approach to the estimation and comparison of nutrient utilization efficiency in plants. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 4, n. 3, p. 289-302, 1981.

SILVA, J. A. G.; CARVALHO, F. I. F.; OLIVEIRA, A. C.; SILVA, S. A.; MARCHIORO, V. S.; LORENCETTI, C.; BENIN, G.; SCHMIDT, D. M.; HARTWIG, I. Trigos di-haplóides com potencial para tolerância a toxicidade ao alumínio e a sensibilidade ao ácido

giberélico em cultivo hidropônico. **Revista Brasileira de Agrociência**, Pelotas, v. 10, n. 1, p. 37-41, 2004.

SILVA, J. A. G.; CARVALHO, F. I. F.; COIMBRA, J. L. M.; BENIN, G.; OLIVEIRA, A. C. O.; VIEIRA, E. A.; FINATTO, T.; BERTAN, I.; SILVA, G. O.; GARCIA, S. M. Tolerância à toxicidade por alumínio em cultivares de aveia (*Avena sativa* L.) sob cultivo hidropônico. **Revista Brasileira de Agrociência**, Pelotas, v. 12, n. 3, p. 265-271, 2006.

SILVA, S. V.; CARVALHO, F. I. F.; SILVA, J. A. G.; OLIVEIRA, A. C.; CRUZ, P. J.; CAETANO, V. R.; DIAMANTINO, M. S. A. S.; PASSOS, A. R.; VIEIRA, E. A.; SIMIONI, D. Toxicidade do alumínio e efeito do ácido giberélico em linhas quase isogênicas de trigo com o caráter permanência verde e maturação sincronizada. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 36, n. 3, p. 765-771, 2006.

SILVA, J. A. G.; CARVALHO, F. I. F.; COIMBRA, J. L. M.; VIEIRA, E. A.; BENIN, G.; OLIVEIRA, A. C.; FINATTO, T.; BERTAN, I.; SILVA, G. O.; CORREA, M. R. Tolerância ao alumínio em cultivares de aveia branca sob cultivo hidropônico. **Bragantia**, Campinas, v. 66, n. 4, p. 587-593, 2007.

SOUZA, L. A. C. Reação de genótipos de soja ao alumínio em hidroponia e no solo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, n. 36, n. 10, p. 1255-1260, 2001.

SPEHAR, C. R.; SOUZA, L. A. C. Selection for aluminum tolerance in tropical soybeans. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, Goiânia, v. 36, n. 1, p. 01-06, 2006.

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

TAYLOR, G. J. Overcoming barriers to understanding the cellular basis of aluminum resistance. **Plant and Soil**,

Netherlands, v. 171, p. 89-103, 1995.

TECCHIO, M. A.; PAIOLI-PIRES, E. J.; GRASSI FILHO, H.; BRIZOLA, R. M. O.; VIEIRA, C. R. Y.; TERRA, M. M. Avaliação de variáveis fisiológicas em porta-enxertos de videira cultivados em solução nutritiva com a adição de Al. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 29, n. 2, p. 274-283, 2005.

TEDESCO, M. J.; BISSINI, C. A. Acidez do solo e seus efeitos nas plantas. In: BISSANI, C. A.; GIANELLO, C.; TEDESCO, M. J.; CAMARGO, F. A. O. **Fertilidade dos solos e manejo da adubação de culturas**. Porto Alegre: Gênese, 2004. p. 153-165.

VASCONCELOS, S. S.; ROSSIELLO, R. O. P.; JACOB-NETO, J. Parâmetros morfológicos para estabelecer tolerância diferencial à toxicidade de alumínio em cultivares de arroz. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 37, n. 3, p. 357-363, 2002.

VICENTE, F. M. P.; ROSSIELLO, R. O. P.; PEREIRA, M. B. Características indicativas de sensibilidade ao alumínio em arroz. I. Crescimento em solução nutritiva. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 33, n. 1, p. 09-15, 1998.

VOSS, M.; SOUZA, C. N. A.; BAIER, A. C.; NASCIMENTO JÚNIOR, A.; BOFF, T. **Método de avaliação de tolerância à toxidez de alumínio em trigo, em condições de hidroponia, na Embrapa Trigo**. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 16 p., 2006. Documentos Online 67. Disponível em: <[http://www.cnpt.embrapa.br/biblio/do/p\\_do67.htm](http://www.cnpt.embrapa.br/biblio/do/p_do67.htm)>. Acesso em: 10 mar. 2009.

VOSS, M.; SOUSA, C. N. A.; MATTOS, D. F. **Avaliação de genótipos de trigo e de outros cereais de inverno ao crestamento, em solo com e sem aplicação de calcário**.

Passo Fundo: Embrapa Trigo, 22 p., 2007. Documentos Online 76. Disponível em: <[http://www.cnpt.embrapa.br/biblio/do/p\\_do76.htm](http://www.cnpt.embrapa.br/biblio/do/p_do76.htm)>. Acesso em: 10 mar. 2009.

ZHANG, G., HODDINOTT, J.; TAYLOR, G. J. Characterization of 1,3- $\beta$ -D-Glucan (callose) synthesis in roots of *Triticum aestivum* in response to aluminum toxicity. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 144, p. 229-234, 1994.

ZHANG, G., ARCHAMBAULT, D. J.; SLASKI, J. J.; TAYLOR, G. J. Effects of protein synthesis inhibitors on uptake of aluminum in aluminum-resistant and aluminum-sensitive cultivars of wheat. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 147, n. 3/4, p. 457-462, 1995.

YERMIYAHU, U.; BRAUER, D. K.; KINRAIDE, T. B. Oxidative damage to membranes by a combination of aluminum and iron in suspension-cultured tobacco cells. **Plant and Cell Physiology**, Tokyo, v. 38, n. 12, p. 1333-1339, 1997.

WAGNER, C. W.; MILACH, S. C. K.; FEDERIZZI, L. C. Genetic inheritance of aluminum tolerance in oat. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, v. 1, p. 22-26, 2001.

WATANABE, T.; OKADA, K. Interactive effects of Al, Ca and other cations on root elongation of rice cultivars under low pH. **Annals of Botany**, London, v. 95, n. 2, p. 379-385, 2005.

WIGHT, C. P.; KIBITE, S.; TINKER, N. A.; MOLNAR, S. J. Identification of molecular markers for aluminium tolerance in diploid oat through comparative mapping and QTL analysis. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 112, p. 222-231, 2006.

WU, P.; LIAO, C. Y.; HU, B.; YI, K. K.; JIN, W. Z.; NI, J. J.; HE, C. QTLs and epistasis for aluminum tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) at different seedling stages. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 100, p. 1295-1303, 2000.