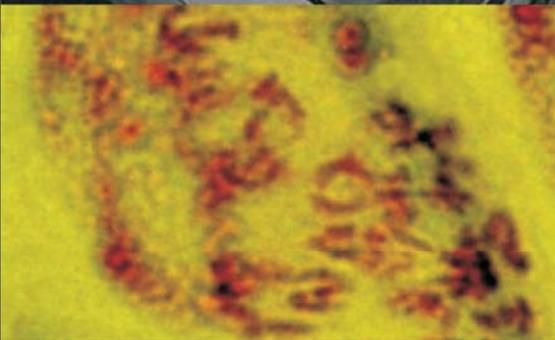
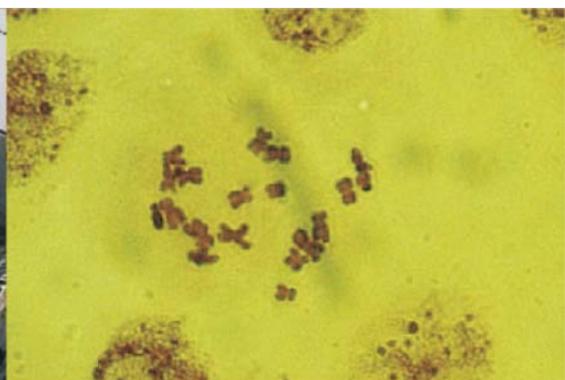


Tolerância ao Alumínio em Plantas



ISSN 1982-5390

Dezembro, 2009

*Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Centro de Pesquisa de Pecuária dos Campos Sulbrasilieiros
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento*

Documentos 94

Tolerância ao Alumínio em Plantas

Ana Cristina Mazzocato

Embrapa Pecuária Sul
Bagé, RS
2009

Embrapa Pecuária Sul

BR 153, km 603 - Caixa Postal 242

96401-970 - Bagé, RS

Fone/Fax: (0XX53) 3240-4650

<http://www.cppsul.embrapa.br>

sac@cppsul.embrapa.br

Comitê Local de Publicações da Embrapa Pecuária Sul

Presidente: Naylor Bastiani Perez

Secretária-Executiva: Graciela Olivella Oliveira

Membros: Daniel Portella Montardo, Eliara Quincozes, João Batista Beltrão Marques,

Magda Vieira Benavides, Naylor Bastiani Perez, Renata Wolf Suñe, Sergio Silveira

Gonzaga

Supervisor editorial: Comitê Local de Publicações - Embrapa Pecuária Sul

Revisor de Texto: Comitê Local de Publicações - Embrapa Pecuária Sul

Normalização bibliográfica: Graciela Olivella Oliveira

Tratamento de ilustrações: Tamile Padilha

Editoração eletrônica: Tamile Padilha

Fotos da Capa: Ana Cristina Mazzocato

1ª edição online

Todos os direitos reservados.

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

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Embrapa Pecuária Sul

Mazzocato, Ana Cristina

Tolerância ao alumínio em plantas / Ana Cristina Mazzocato. --

Bagé: Embrapa Pecuária Sul, 2009.

(Documentos / Embrapa Pecuária Sul, ISSN 1982-5390 ; 94)

Sistema requerido: Adobe Acrobat Reader

Modo de acesso:

<<http://www.cppsul.embrapa.br/unidade/publicacoes/list/226>>

Título da página Web (acesso em 30 dez. 2009)

1. Plantas – Efeito do alumínio. 2. Plantas e solo. I. Título. II. Série.

CDD 631.8

© Embrapa, 2009

Autora

Ana Cristina Mazzocato

Licenciatura em Ciências Biológicas, Doutora (D.Sc.)
em Ciências: Botânica

Pesquisadora da Embrapa Pecuária Sul

Caixa Postal 242, BR 153 Km 603

CEP 96401-970 - Bagé, RS – Brasil

e-mail: anacristina@cppsul.embrapa.br

Sumário

1. Introdução	6
2. Relações do alumínio com outros elementos químicos	8
3. Efeitos do alumínio em níveis tóxicos em plantas	9
4. Tolerância ao alumínio em plantas	11
5. Mecanismos de tolerância à toxicidade do Al^{3+}	13
6. Relação entre tolerância ao alumínio e estabilidade cromossômica	16
7. Herança da tolerância à toxicidade do alumínio	18
8. Métodos de avaliação para tolerância ao alumínio	19
9. Conclusões	21
Referências.....	22

Tolerância ao Alumínio em Plantas

Ana Cristina Mazzocato

1. Introdução

A presença de alguns elementos químicos no solo, principalmente quando em excesso, podem afetar as plantas de modo geral, provocando sintomas como crescimento reduzido e menor rendimento devido a seus efeitos tóxicos, podendo induzir quebras e alterações cromossômicas e também, mutações gênicas.

Como consequência, o estudo da contaminação de solos e águas por metais tem despertado grande interesse de pesquisadores, devido ao efeito cumulativo e à toxicidade destes poluentes. O aumento da concentração de metais em plantas causa vários efeitos danosos, dentre estes, o retardo do crescimento, resultando em plantas atrofiadas. A absorção e o acúmulo de metais em diferentes partes da planta afetam células e suas organelas, nos níveis morfológico, citogenético e fisiológico, prejudicando seu desenvolvimento, principalmente da parte radical (Fig. 1) (WAGATSUMA et al., 1995; ZANELLA, 1987).



Fig. 1. Desenvolvimento das raízes e parte aérea de plântulas dos híbridos de milho P32R21 (sensível) e C929 (tolerante) com 6 mgL^{-1} de Al^{3+} na solução tratamento. Faculdade de Agronomia/UFRGS, Porto Alegre, 1999.

Entre esses elementos está o alumínio (Al^{3+}), cuja toxicidade normalmente ocorre em solos com pH abaixo de 5,0, uma vez que a disponibilidade desse elemento aumenta com a redução do pH (BENNET; BREEN, 1991; FOY et al., 1978;). Rincón e Gonzales (1992) salientam que o pH e a quantidade do metal presente no solo não são os únicos responsáveis pela sua toxicidade, uma vez que solos ricos em matéria orgânica possuem agentes quelantes de metais na sua fração orgânica, o que minimiza a toxicidade do íon Al^{3+} . Portanto, segundo Kinraide (1991), dependendo do tipo de ligante inorgânico e orgânico, o alumínio pode ser mais ou menos tóxico. O mesmo autor observou que $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ não causava toxicidade em plântulas de trigo e trevo vermelho. Neste mesmo estudo, atribuiu-se a toxicidade ao Al_{13} (ou $\text{AlO}_6\text{Al}_{12}(\text{OH})_{24}(\text{H}_2\text{O})_{12}^{7+}$). Já Kinraide e Parker (1987) constataram que AlSO_4^+ não era tóxico para aquelas plântulas anteriormente citadas, ou, no mínimo, dez vezes menos tóxico que Al^{3+} .

Uma das prováveis explicações sugeridas por Kinraide (1991) para o comportamento tóxico diferenciado das formas de Al seria que, formas policatiónicas de alumínio são tóxicas para as raízes (rizotóxicas) e os ligantes diminuem a toxicidade pela redução de carga. Ainda, Machado (1997) comenta que o “efeito concentrador” de carga negativa, que pode tomar lugar tanto na parede celular como na membrana plasmática, é maior para cátions mais carregados, como o Al^{3+} .

A toxicidade causada pelo Al^{3+} foi observada por vários autores, primeiramente na década de 20. Muitos pesquisadores não sabiam ao certo o que provocava os sintomas nas plantas (principalmente queima ou morte das pontas das folhas). Há anos sabe-se que o alumínio trocável, em altas concentrações, causa toxicidade em plantas, fenômeno denominado de crestamento em trigo (NODARI, 1980).

Atualmente, com pesquisas desenvolvidas nas áreas de fisiologia vegetal, genética e biologia celular e molecular, pôde-se entender que algumas plantas conseguem desenvolver estratégias para se adaptarem ao Al tóxico. De acordo com Ma et al. (2001), uma dessas estratégias seria o efluxo de ácidos orgânicos. Yang et al. (2005) comentam que esse efluxo estaria associado com o aumento da tolerância ao alumínio, ou seja, os ânions de ácidos orgânicos – citrato, malato e oxalato – liberados pelas raízes quelariam os cátions tóxicos do Al , prevenindo, dessa forma, a interação desse cátion com o ápice das raízes – local de maior dano desse metal tóxico -, evitando que todo o crescimento e desenvolvimento das plântulas seja prejudicado.

2. Relações do alumínio com outros elementos químicos

A presença do Al^{3+} em solos ácidos reduz a absorção de diversos nutrientes nas plantas, principalmente Ca^{2+} e P^{2+} . A interação $\text{Al}^{3+} / \text{P}^{2+}$ ao nível de raízes provoca redução no transporte do P^{2+} para a parte aérea (CLARKSON, 1966). Quanto ao Ca^{2+} , um dos mecanismos da redução de absorção pode estar associado à destruição ou inibição da formação de tecidos novos, que são mais eficientes na absorção e transporte de Ca^{2+} (KIRKBY, 1979).

Neste sentido, Andrade (1976) demonstrou que a razão $\text{Al}^{3+}/\text{Ca}^{2+}$ possui uma importante influência na expressão de fenótipos sensíveis, salientando que esta relação era extremamente importante na separação de genótipos de diferentes reações à toxicidade de Al^{3+} , o que posteriormente foi comprovado por Camargo (1978). Da mesma forma, Nodari (1980) concluiu que a relação $\text{Al}^{3+}/\text{Ca}^{2+}$ parecia ser a principal causa de ambiente determinante da diferenciação do tipo de reação das plantas à toxicidade de Al^{3+} .

Foy et al. (1978), revisando a fisiologia da toxicidade de metais em plantas, citaram trabalhos em que os autores não separaram a toxicidade do Al^{3+} por si só da toxicidade do metal como indutor da deficiência de cálcio. Assim, a tolerância ao Al^{3+} em certas cultivares de soja, trigo, cevada e feijão estaria associada à habilidade da planta de suportar deficiência ou redução no transporte de cálcio.

Redução no efeito tóxico do Al^{3+} pela aplicação de Ca^{2+} , bem como a não transferência da ação tóxica do Al^{3+} para a porção basal da raiz de milho, foi verificada por Canal e Mielniczuk, (1983a) salientando que para o contínuo crescimento de raiz era exigido um suprimento permanente de Ca^{2+} da solução externa. Os mesmos autores Canal e Mielniczuk (1983b) também observaram que o aumento de Ca^{2+} na solução de 20 para 40 mgL^{-1} contribuiu para o aumento do comprimento de raiz, tanto no tratamento com Al^{3+} como no sem Al^{3+} .

Foram observadas diferenças entre cultivares de trigo quanto aos teores de Ca^{2+} , Zn^{2+} e Mn^{2+} na parte aérea, e de P^{2+} , Mg^{2+} e Fe^{3+} , no sistema radical, na presença de Al^{3+} , sendo que a tolerância diferencial ao Al^{3+} entre as duas cultivares parece estar relacionada com a absorção e translocação não apenas de P^{2+} , mas também de outros nutrientes (ALVES et al., 1988).

Também em trigo, Huang et al. (1992) observaram que o Al^{3+} bloqueava os canais de entrada do Ca^{2+} na membrana plasmática das células radicais por uma interação do Al^{3+} com estes canais na face externa da membrana.

Verificando que a relação $\text{Al}^{3+}/\text{Ca}^{2+}$ era importante, Menosso (1994) utilizou somente concentrações de Al^{3+} e Ca^{2+} para a composição das soluções nutritivas para a detecção da tolerância ao Al^{3+} em soja, mas constatou que a relação utilizada não foi suficiente para amenizar a fitotoxicidade causada pelas concentrações de Al^{3+} .

O Al^{3+} na presença de Ca^{2+} reduzia significativamente o comprimento da maior raiz (CMR) apenas no híbrido de milho sensível. Por outro lado, no híbrido tolerante, os autores observaram uma redução apenas na ausência de Ca^{2+} . Esse fato demonstra a importância do cálcio na tolerância das plantas ao alumínio (CAMBRAIA; CAMBRAIA, 1995).

3. Efeitos do alumínio em níveis tóxicos em plantas

O alumínio é um elemento bastante reativo no solo. Em condições de pH baixo, o Al^{3+} permanece ligado aos minerais de argila, sendo dissolvido na solução do solo e ficando disponível às raízes (RINCÓN; GONZALES, 1992). Nessas condições ele é denominado de alumínio tóxico (ZANELLA, 1987). O pH e a quantidade do metal presente no solo não são os únicos responsáveis pela toxicidade do Al^{3+} , uma vez que solos ricos em matéria orgânica possuem agentes quelantes de metais na sua fração orgânica, o que minimiza a toxicidade do íon Al^{3+} (RINCÓN; GONZALES, 1992).

A ocorrência de solos ácidos é um fator importante na agricultura mundial. Os solos dos trópicos e subtropicais úmidos, normalmente, sofrem intensa lixiviação de bases, com conseqüente aumento de acidez. Esse fato condiciona a presença de elementos trocáveis (Al^{3+} e Mn^{2+}) em níveis que podem ser tóxicos ou influenciar a retenção e disponibilidade de cátions e ânions trocáveis, alterando o rendimento das culturas (FOY et al., 1978; PANDEY et al., 1995).

Do ponto de vista agrônômico, as diferenças no uso eficiente de nutrientes entre as espécies vegetais são definidas pelo desenvolvimento relativo ou no rendimento final, quando existem limitações de um ou mais nutrientes inorgânicos em solos ou soluções nutritivas (MARSCHNER, 1998). A diferença de tolerância ao Al^{3+} é manifestada no sistema de raízes, sendo que a toxicidade é mais pronunciada nos primeiros estádios de desenvolvimento das plantas (FOY et al., 1978). De maneira geral, o aumento na concentração de alumínio deprime o sistema de raízes e, em conseqüência, há um diferencial de produção de matéria seca de raízes entre genótipos sensíveis e tolerantes.

Vários são os sintomas das injúrias causadas pelo Al^{3+} . Em algumas plantas os sintomas nas folhas lembram a deficiência de P^{2+} , em outras, a deficiência de Ca^{2+} ou ainda de Fe^{3+} . As raízes danificadas pelo Al^{3+} apresentam um desenvolvimento característico nas extremidades, sendo que a região meristemática das raízes principais e laterais engrossa e tem uma coloração mais escura, sendo estas ineficientes na absorção de nutrientes e água. Quanto aos efeitos fisiológicos do Al^{3+} , tem sido demonstrado que esse elemento interfere na divisão celular, fixa o P^{2+} em formas menos disponíveis às plantas, diminui a respiração da raiz, interfere com enzimas responsáveis pela deposição de polissacarídeos na parede celular, aumenta a rigidez da parede celular e interfere com a absorção, transporte e uso de alguns elementos químicos (Ca^{2+} , Mg^{2+} , P^{2+} , K^{2+}) e água; além disto, o Al^{3+} tem a capacidade de precipitar ácidos nucléicos (FOY et al., 1978).

Foi verificado que a absorção do Al^{3+} ocorre inicialmente nas células da capa da ponta da raiz, movendo-se após para as células de camadas adjacentes. Como conseqüência, o excesso de Al^{3+} reduz a replicação de DNA (BENNET; BREEN, 1991). A inibição do crescimento da raiz tem sido considerada como o resultado de distúrbios na divisão celular de sua região meristemática, sendo que o Ca^{2+} poderia também ser um fator envolvido nessa interrupção da mitose (NICHOL; OLIVEIRA, 1995).

Matsumoto e Morimura (1980) registraram em raízes de ervilha redução na síntese de RNA e DNA e maior condensação da cromatina. Os autores sugeriram que polímeros de alumínio (Al^{3+}), fazendo ligação com grupos fosfatos dentro e entre duplas fitas de DNA, levariam à estabilização da molécula. Os autores ainda especularam que a ligação do Al^{3+} com o P^{2+} do DNA ocorreria na cromatina transcricionalmente ativa, ocasião em que há deslocamento parcial das histonas.

Com o objetivo de identificar o local específico principal para a toxicidade ou a tolerância ao Al^{3+} em células de raízes de ervilha, milho e arroz, Wagatsuma et al. (1995) verificaram uma grande destruição celular nas regiões com alto acúmulo de Al^{3+} , ou seja, nas pontas das raízes. A ordem para o acúmulo de Al^{3+} nesta região das plantas foi ervilha > milho > arroz, sendo considerada a mesma para a sensibilidade ao Al^{3+} . Os autores observaram também, que os protoplastos das pontas de raízes de ervilha incubados com Al^{3+} mostravam uma superfície enrugada e irregular. Estes resultados sugeriram que o local específico para a toxicidade do Al^{3+} era a membrana plasmática de células jovens ou externas das raízes e que a tolerância ao Al^{3+} dependia muito da integridade desta membrana.

4. Tolerância ao alumínio em plantas

Espécies de plantas diferem significativamente na tolerância ao excesso de Al^{3+} disponível em solos ácidos ou em soluções nutritivas, sendo que também as cultivares de uma mesma espécie diferem amplamente em relação à tolerância a determinada quantidade de alumínio. Entre os cereais, a espécie mais tolerante é o centeio seguido pela aveia, trigo e cevada (GALLEGO; BENITO, 1997).

Para explicar a tolerância diferencial ao Al^{3+} em duas cultivares de cevada, uma tolerante e outra sensível, Hecht-Buchholz e Foy (1981) utilizaram solução nutritiva com 9 mgL^{-1} de Al^{3+} , verificando que a cultivar sensível demonstrava sintomas característicos na estrutura celular antes (24 h) da cultivar tolerante (2-4 dias), sendo este fato explicado pela maior tolerância da membrana plasmática ao estresse de Al^{3+} pela cultivar tolerante. Por outro lado, Echart (2001) e Echart e Cavalli-Molina (2001) utilizaram uma concentração menor de alumínio na solução nutritiva (4 mgL^{-1} de AlSO_4) para a identificação de plantas F_2 de cevada sensíveis e tolerantes ao alumínio, obtendo da mesma forma, uma eficiente separação das plântulas tolerantes e sensíveis ao Al^{3+} , através de medidas do recrescimento e coloração da raiz com hematoxilina.

Em soja, Menosso (1994) comentou que o caráter tolerância deve estar distribuído nos ancestrais provenientes dos centros de origem da soja, ou nos países próximos. Considera ainda, que não há genótipo essencialmente tolerante e a tolerância verificada nos genótipos avaliados é casual, devido a não haver pesquisa específica, com seleção em meio com Al^{3+} . O referido autor realizou vários ensaios em solução nutritiva, onde considerou a concentração de $0,2 \text{ mgL}^{-1}$ de Al^{3+} combinada com 50 mgL^{-1} de Ca^{2+} , a melhor para separar genótipos tolerantes em soja.

Na cultura da aveia, Wagner (1999) utilizou a metodologia descrita por Camargo e Oliveira (1981) e adaptada para a aveia por Sanchéz-Chacón (1998). A concentração de Al^{3+} utilizada foi de 20 mgL^{-1} na forma de sulfato ($AlSO_4$). As plântulas foram analisadas quanto à tolerância segundo a medida do crescimento da raiz, obtendo uma resposta eficiente para separar genótipos tolerantes, intermediários e sensíveis ao alumínio.

Muitos estudos sobre tolerância à acidez do solo em milho envolvem o efeito do Al^{3+} no desenvolvimento das raízes, geralmente em solução nutritiva. A toxicidade do Al^{3+} é raramente o único fator responsável para a baixa produção de milho em solos ácidos. Pintro et al. (1995) relataram que as concentrações de Al^{3+} foram menores na parte aérea das plantas e os efeitos da toxicidade foram mais evidentes nas raízes, sendo que a cultivar tolerante demonstrou um menor transporte de Al^{3+} das raízes para a parte aérea. Da mesma forma, Machado e Pereira (1990) observaram que em cultivares de milho sensíveis, o Al^{3+} causava queda de 20% na produção fotossintética bruta, enquanto que nas tolerantes tal efeito era desprezível. Sob estresse de Al^{3+} , em todas as cultivares, a respiração da planta, das raízes e da parte aérea foram menores, em comparação às plantas sem estresse.

Na presença de Mg^{2+} , Cambraia e Cambraia (1995) verificaram que o Al^{3+} reduziu significativamente o CMR (comprimento da maior raiz) apenas no híbrido sensível de milho. No híbrido tolerante foi observada uma redução dos efeitos tóxicos do Al^{3+} nos dois níveis de Mg^{2+} estudados. Essa ação protetora do magnésio possivelmente resulta da competição entre o Mg^{2+} e o Al^{3+} por sítios de ligação na membrana.

A partir de toda esta problemática do Al^{3+} , Mazzocato (2000) e Mazzocato et al. (2002) desenvolveram metodologia semelhante a de Menosso (1994), demonstrando que a melhor combinação das concentrações de Al^{3+} e Ca^{2+} para compor a solução tratamento foi 6 e 40 mgL^{-1} , respectivamente, para a discriminação da tolerância ao Al^{3+} em genótipos de milho.

Em plantas forrageiras, Santos et al. (2009) selecionaram genótipos de *Lotus corniculatus* (cornichão) com respostas contrastantes ao Al tóxico. As sementes de quatro cultivares, São Gabriel, San Gabriel, Draco, La Estanzuela, e de uma população (UFRGS) foram semeadas em bandejas com solo contendo níveis de 34,4% e 32,5% de saturação por Al. Após um período de 60 dias foi realizada a seleção dos germoplasmas originais, baseando-se no vigor e desenvolvimento da parte aérea, sendo imposta uma pressão de seleção de 1%. Foram selecionadas as 20 melhores e as 20 piores plantas de cada bandeja. As plantas selecionadas foram identificadas como tolerantes e sensíveis. A população UFRGS e a cv. San Gabriel, no nível drástico, demonstraram maior tolerância ao Al tóxico.

5. Mecanismos de tolerância à toxicidade do Al³⁺

A distribuição subcelular de Al³⁺ é o aspecto fundamental na reação à toxicidade das plantas (ANIOL, 1984). Segundo o autor, existe um mecanismo de tolerância ao alumínio ligado à síntese de proteínas presentes em genótipos sensíveis e tolerantes. Em genótipos tolerantes, este mecanismo atua com maior eficiência, permitindo um incremento no acúmulo de alumínio nos componentes celulares da raiz. A continuação da divisão celular e do alongamento, a modificação do ambiente radical e a redução do alumínio disponível são características apresentadas por plantas tolerantes quando colocadas em condições de estresse por alumínio.

Os mecanismos de tolerância ao alumínio ainda não estão totalmente elucidados. Foy et al. (1978) indicaram que estes mecanismos poderiam ser distintos conforme a espécie vegetal, sendo controlados por genes envolvidos em diferentes processos bioquímicos. As plantas que manifestam tolerância ao Al³⁺ têm a capacidade de eliminá-lo após ser absorvido. A exclusão do Al³⁺ e a destoxificação do interior das raízes têm sido propostos por Foy (1988) como mecanismos que determinam a tolerância ao referido elemento nas plantas.

Segundo Kochian (1995), pode-se resumir os mecanismos de tolerância ao alumínio em três: 1) mecanismos de exclusão que facilitam a exclusão do Al³⁺ do ápice das raízes (exclusão de Al³⁺); 2) mecanismos de tolerância que conferem às plantas a habilidade para tolerar níveis de Al³⁺ no seu simplasto (tolerância endógena ao Al³⁺); e 3) mecanismos de bloqueio que dificultam a adsorção e absorção de Al³⁺ pelas raízes das plantas (bloqueio na absorção de Al³⁺).

Dentro desses mecanismos, diversas reações bioquímicas estão envolvidas na tolerância à toxicidade do Al^{3+} (KOCHIAN, 1995). Várias hipóteses têm sido propostas com base em resultados experimentais para explicar as diferenças nas plantas quanto à tolerância à toxicidade do Al^{3+} , como: a) complexação do Al^{3+} com ácidos orgânicos, principalmente citrato e malato; b) indução à variação do pH da rizosfera, ao mecanismo de absorção e translocação de alumínio; c) alto teor de ácidos orgânicos em plantas tolerantes a esse elemento; d) acúmulo de metabólitos em plantas vasculares submetidas a condições de estresse pelo Al^{3+} ; e) às interações com os nutrientes; f) à capacidade de troca de cátions das raízes.

Embora os mecanismos de tolerância ao excesso de alumínio em milho não sejam bem entendidos, uma planta tolerante deve prevenir a absorção do excesso de alumínio ou detoxificar o Al^{3+} que é absorvido (PANDEY et al., 1995). O primeiro mecanismo envolve exclusão de Al^{3+} da zona meristemática da raiz de milho. Alguns genótipos de milho tolerantes ao alumínio aumentam o pH através de sua secreção, reduzindo a solubilidade ao alumínio ao redor das raízes. O segundo mecanismo envolve capacidade de tolerância de genótipos, uma vez que o Al^{3+} penetrou na célula, podendo ter diferentes capacidades para neutralizá-lo. Genótipos tolerantes aumentam a capacidade de enviar o Al^{3+} absorvido para os vacúolos das células, onde eles ficam relativamente inativos, sendo que o excesso de alumínio inibe a replicação do DNA. Diferenças na permeabilidade do plasmalema e tonoplasto com relação ao Al^{3+} têm sido sugeridas como possíveis causas para tolerância a solos ácidos em milho (PANDEY et al., 1995).

Rincón e Gonzalez (1992), trabalhando com raízes intactas de trigo, após 24 h de exposição ao alumínio, observaram a distribuição deste elemento ao longo da raiz, concluindo que a sensibilidade diferencial ao alumínio estava correlacionada com sua concentração nos meristemas. Esta observação reforça a hipótese de que parte do mecanismo de tolerância ao alumínio em trigo está baseado em uma exclusão metabólica do alumínio dos meristemas de plantas sensíveis.

Passos et al. (2009) verificaram que os híbridos de *Brachiaria decumbens* x *B. ruziziensis* que acumularam menor quantidade de Al nos tecidos das raízes nem sempre foram aqueles que apresentaram melhor desenvolvimento morfológico. Embora os híbridos 2 e 4 tenham apresentado baixa concentração de Al no tecido radical, eles também obtiveram uma boa estabilidade de crescimento e matéria verde quando submetidos a níveis crescentes de Al. Ao contrário dos híbridos 1 e 3, que obtiveram um bom desempenho morfológico quando submetidos ao estresse, e apresentaram elevados índices de Al acumulados nos tecido radiculares, sugerindo a possibilidade de diferentes mecanismos na tolerância a este metal.

Segundo Menosso (1994), entre os mecanismos propostos para a tolerância ao Al^{3+} , a capacidade das raízes de produzirem diferentes ácidos alifáticos di e tricarbóxicos tem se destacado por sua grande importância, sendo que a variabilidade entre genótipos poderia ser medida pela concentração de ácidos orgânicos no sistema radical ou na solução. O autor concluiu que os genótipos de soja tolerantes podem ser diferenciados dos sensíveis pelo maior acúmulo de ácido cítrico, enfatizando que os mecanismos de tolerância ao Al^{3+} podem estar alicerçados nas diferenças de conteúdo de ácido cítrico no sistema de raízes.

Em vários casos, a tolerância ao Al^{3+} tem sido correlacionada com a capacidade de liberação de ácidos orgânicos, como o ácido cítrico, que pode quelar ao alumínio no exterior da membrana plasmática, prevenindo a absorção. Neste sentido, De la Fuente et al. (1997) utilizaram técnicas moleculares com o objetivo de verificar se o aumento da síntese do citrato e sua liberação em plantas transformadas de tabaco e papaia conferia tolerância ao Al^{3+} . Os autores verificaram um aumento significativo de síntese de citrato nas plantas transformadas e também, uma menor concentração de hematoxilina nas raízes destas plantas, indicando que nas plantas transformadas a absorção do Al^{3+} foi menor. Também, indicaram que os ácidos orgânicos diminuíram os efeitos tóxicos por este elemento em cultura in vitro e o ácido cítrico foi mais eficiente do que o ácido succínico ou ácido málico.

Da mesma forma, Ma et al. (2001) relataram que os ácidos orgânicos, por apresentarem uma função central nos mecanismos de tolerância ao Al^{3+} , destoxificam o alumínio na rizosfera de algumas plantas por liberação desses ácidos, atuando como agentes quelantes ao Al^{3+} . Para trigo e milho, os autores comentam que o transporte de ácidos orgânicos na forma de ânions fora das células da raiz é mediado por canais ativados por alumínio na membrana plasmática. Outras plantas, incluindo espécies que acumulam Al^{3+} em suas folhas, destoxificam alumínio internamente por formar complexos com ácidos orgânicos.

Através da introdução de genes é possível incorporar mecanismos para a tolerância ao alumínio. Exemplo disso foi o trabalho realizado por Gutmanis et al. (2009) em que o gene *Almt1* foi introduzido, de forma estável, via *Agrobacterium tumefaciens* na soja perene, *Neonotonia wightii* cv. Congo. As plantas transgênicas apresentaram uma maior quantidade de raízes do que as plantas controle, com o tratamento de 111 $\mu\text{mol/L}$. Com 444 $\mu\text{mol/L}$ de Al todas as plantas apresentaram um comprimento de raiz reduzido, embora as plantas controle tenham apresentado uma redução significativamente mais evidente.

6. Relação entre tolerância ao alumínio e estabilidade cromossômica

Clarkson (1965) observou que o alongamento das pontas das raízes de *Allium cepa* era completamente inibido após 6-8 horas de tratamento em solução de sulfato de alumínio, sendo que essa interrupção do alongamento das raízes estava estreitamente correlacionada com o desaparecimento das divisões mitóticas. Assim sendo, o autor concluiu que algum mecanismo relacionado com a divisão celular era altamente sensível ao Al^{3+} mesmo a uma curta exposição, danificando permanentemente o organismo. Nichol e Oliveira (1995) também relataram que o alumínio, além do cálcio, provocava distúrbios na mitose na região meristemática da raiz de cevada.

Segundo Fiskesjö (1983), sabe-se que o Al^{3+} , mesmo em baixas concentrações, induz certos efeitos tóxicos nos cromossomos, principalmente sob a forma de aderências. Levan (1945) incluiu o Al^{3+} entre os metais que causam formação de aderências cromossômicas e pontes anafásicas.

Avaliando o comportamento meiótico em CMP (células-mãe-de-pólen) de plantas da cultivar de trigo Cotiporã que cresceram em solo ácido e em solo corrigido com calcário, Zanella et al. (1984), observaram um aumento de anormalidades cromossômicas em células de plantas cultivadas em solo ácido.

Wallace e Anderson (1984) sugerem que o Al^{3+} teve dois efeitos em cultivares sensíveis de trigo: uma rápida inibição da elongação das raízes seguida por uma inibição da síntese de DNA.

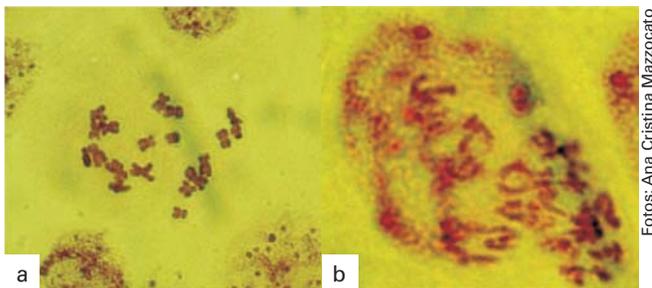
No sul do Brasil, Moraes-Fernandes et al. (1985) observaram uma alta frequência de anormalidades meióticas em trigo, sugerindo efeitos de ambiente como os prováveis causadores dessas anormalidades, em especial o alumínio tóxico.

Zanella et al. (1991) verificaram uma série de anormalidades cromossômicas nas CMPs da cultivar PAT-7392 de trigo plantadas em solos ácidos. Entretanto, estas anormalidades diminuíram significativamente à medida que calcário foi acrescentado ao solo. Já com a cultivar CNT-10, as frequências das irregularidades permaneceram constantes nos quatro níveis de adição de calcário, indicando uma tolerância à toxicidade causada por elementos que estão disponíveis em solos ácidos.

Também estudando trigo, Moraes-Fernandes et al. (1991) mostraram que oscilações climáticas drásticas, moléstias fúngicas e viróticas, agrotóxicos e acidez do solo contribuem para aumentar a incidência de anomalias cromossômicas, ressaltando mais uma vez a problemática dos solos ácidos.

Alguns trabalhos em milho têm mostrado a importância do Al^{3+} em causar efeitos danosos em cromossomos de milho. Assim, Caetano-Pereira et al. (1995) determinaram a influência da acidez do solo no comportamento meiótico de micrósporos de milho, sendo o material cultivado em solo ácido e corrigido em dois locais, no Brasil Central e na região Sudeste do país. As análises citogenéticas revelaram a ocorrência de inúmeras anormalidades cromossômicas, que afetam tanto a mitose quanto a meiose, caracterizando-se por intensa fragmentação cromossômica. Verificaram que a frequência de células anormais foi maior em plantas cultivadas em solos ácidos. Caetano-Pereira e Pagliarini (1996) observaram também micrósporos de milho com mudanças na morfologia celular, devido novamente à acidez do solo, uma vez que a frequência de células com forma alterada foi maior em plantas crescidas neste tipo de solo.

Por outro lado, Mazzocato (2000) não observou diferenças entre e dentro dos oito genótipos de milho testados tanto para a análise da frequência de células em divisão, como para a identificação de possíveis anomalias mitóticas. Apesar disso, foi constatada que a presença de alumínio na solução tratamento afetou visualmente as raízes, principalmente aquelas provenientes de plântulas sensíveis (Fig. 2). Os sintomas mais comuns foram o escurecimento do tecido radical e o enfraquecimento e a redução das raízes secundárias, dificultando a realização da medida do comprimento final da raiz (SL). Esses sintomas também foram relatados por Foy et al. (1978)



Fotos: Ana Cristina Mazzocato

Fig. 2. Células de ponta de raiz de plântulas de milho. a) Híbrido tolerante (C929) em processo de mitose contendo o número de cromossomos característico da espécie, $2n=20$. Departamento de Genética/UFRGS, Porto Alegre, 1999. Ana Cristina Mazzocato. b) Híbrido sensível (P32R21) em processo de mitose apresentando aderência cromossômica (setas). Departamento de Genética/UFRGS, Porto Alegre, 1999. Ana Cristina Mazzocato.

Desta forma, os estudos citogenéticos relacionados com as alterações observadas na divisão celular, sob condições naturais de cultivo, podem contribuir para a obtenção de informações fundamentais, auxiliando no esclarecimento dos mecanismos envolvidos nos problemas de adaptação da cultura às regiões com condições estressantes, o que será útil para o melhoramento vegetal (MORAES-FERNANDES et al., 1985).

7. Herança da tolerância à toxicidade do alumínio

Em várias espécies tem sido detectada variabilidade genética para tolerância ao alumínio. Berzonsky e Kimber (1989) detectaram variabilidade genética estudando mais de 500 genótipos de trigo, sendo que outros autores sugeriram uma herança envolvendo um ou dois genes para esse caráter em trigo como, por exemplo, Nodari (1980). Por outro lado, Delhaize et al. (1993) verificaram que algumas cultivares possuíam uma herança mais complexa, indicando a presença de vários genes aditivos.

Em estudos com a cultura da aveia, Sánchez-Chacón (1998) demonstrou que a tolerância ao Al^{3+} é geneticamente herdável e controlada por um par de alelos com ação gênica de dominância. Por outro lado, Wagner (1999) identificou dois genes segregando para este caráter, bem como valores médios a altos de herdabilidade.

Pela suposição de que a ocorrência de mais de um mecanismo de tolerância possa atuar, poderá ser evidenciado um número de genes maior do que um, desde que os mecanismos sejam controlados por bases genéticas distintas e das possíveis interações entre elas (NODARI, 1980).

Em cevada, Echart e Cavalli-Molina (2001) demonstrou que a tolerância ao alumínio é controlada por um único loco, através da metodologia de coloração das raízes com hematoxilina. As análises de marcadores moleculares permitiram localizar o cromossomo 4H como o responsável pela tolerância ao Al^{3+} .

Como em outras espécies de plantas, principalmente as cultivadas, o modo de herança da tolerância ao Al^{3+} em milho não está bem definido. Sawazaki e Furlani (1987) observaram alta tolerância ao alumínio em uma das linhagens analisadas para este caráter em milho cateto, a qual foi devida, principalmente, à ação de genes menores, de efeitos genéticos aditivos. Da mesma forma, Magnavaca e Bahia Filho (1995) ressaltaram a importância de genes de efeitos aditivos e, em menor escala, dos de dominância, evidenciando que a tolerância ao alumínio é um caráter de herança quantitativa.

No entanto, estes autores relataram ainda, que a grande diferença quanto à tolerância entre milhos do Brasil e Estados Unidos permitia especular sobre a presença de um gene maior para tolerância. Através da análise por marcadores moleculares, Sibov et al. (1999) identificaram dois locos ligados à tolerância ao Al^{3+} em milho indicando que o loco no cromossomo 10 possuía maior efeito e era responsável pela maior parte da variabilidade para o caráter em questão. Mazzocato (2000), utilizando solução nutritiva e medidas do comprimento das raízes, sugeriu a existência de poucos genes com grande efeito no caráter tolerância ao Al^{3+} , sugerindo também que a herança é do tipo dominância para a sensibilidade em relação aos genótipos de milho estudados.

8. Métodos de avaliação para tolerância ao alumínio

Para que o processo de identificação de fontes de tolerância ao excesso de Al^{3+} possa ser realizado, há necessidade de desenvolvimento e utilização de técnicas de avaliação que permitam testar um número elevado de plantas de forma rápida, eficiente e de baixo custo operacional. Os métodos de laboratório, envolvendo hidroponia, parecem ser os mais viáveis, pois utilizam pouco espaço físico e possibilitam sua aplicação praticamente durante o ano todo, o que permitiria uma aceleração nos programas de melhoramento de cultivares (FURLANI; HANNA, 1984).

O uso de solo tem como desvantagens, além do tempo consumido e de sua desuniformidade, a dificuldade de obtenção do substrato adequado, uma vez que solos ácidos com alta toxicidade de Al^{3+} apresentam altas doses de Mn^{2+} . Além disto, solos com níveis de acidez e alumínio elevados o suficiente para a manifestação de injúrias em plantas sensíveis ao Al^{3+} podem também limitar o desenvolvimento de genótipos tolerantes, dificultando o trabalho de seleção (FOY, 1976). Uma solução é a utilização de bandejas com solo para a avaliação de plântulas, baseando-se no vigor e desenvolvimento da parte aérea, metodologia essa utilizada por Santos et al. (2009). Após 60 dias, as 20 melhores e as 20 piores plantas por bandeja foram selecionadas como tolerantes e sensíveis ao Al e transplantadas para vasos com substrato comercial, sendo os cruzamentos realizados manualmente. A cv. San Gabriel e a população UFRGS, demonstraram maior tolerância com nível drástico de alumínio.

Vários métodos, baseados no uso de solução nutritiva, têm sido desenvolvidos para a avaliação das plantas quanto à tolerância ao Al^{3+} . Um método utilizado é a avaliação de raiz (coloração e ramificação), a qual tem sido indicada como mais eficiente do que medidas de parte aérea para a seleção de genótipos tolerantes ao alumínio (FOY, 1976).

Recentemente Echart (2001) utilizou o método de coloração com hematoxilina (POLLE et al., 1978) para determinar a tolerância entre cultivares de cevada, através de raízes das plantas. A partir desta metodologia, conseguiu separar as plantas tolerantes (não coradas) das sensíveis ao alumínio (coradas).

No melhoramento para tolerância ao Al^{3+} , Camargo e Oliveira (1981) e Dornelles (1994) demonstraram que a seleção de genótipos em populações segregantes pode ser realizada eficientemente em condições controladas com a utilização de solução nutritiva e medidas do recrescimento das raízes.

Bitencourt et al. (2009) desenvolveram um método de avaliação precoce da tolerância ao alumínio em dois genótipos de diferentes espécies de *Brachiaria*, apontando Basilisk como tolerante e Piatã como sensível ao metal. Foram realizadas as medidas de crescimento de raiz inicial (CRI) e crescimento de raiz final (CRF) com paquímetro digital. O crescimento relativo da raiz (CRR) foi obtido pela fórmula: $CRR = [(CRF - CRI)/CRI]$ e os tratamentos utilizados seguiram as seguintes concentrações de Al: 0, 100, 200, 300 e 400 μ M e pH 4,2, em solução nutritiva completa com adição do produto comercial Ferrilen[®] como fonte de ferro.

Além dos autores citados anteriormente, como exemplo de pesquisas em plantas forrageiras, alguns autores (DORNELLES, 1994; SANCHÉZ-CHACÓN, 1998; WAGNER, 1999) utilizaram soluções complexas envolvendo macro e micronutrientes na composição da solução nutritiva para o desenvolvimento de plântulas, como trigo e aveia, respectivamente, para o estudo da tolerância ao Al^{3+} . Entretanto, Menosso (1994), Mazzocato (2000) e Mazzocato et al. (2002) utilizaram somente concentrações de Al^{3+} e Ca^{2+} na composição da solução nutritiva (Fig. 3) para análises realizadas em soja e milho, respectivamente, demonstrando uma metodologia mais rápida, econômica com relação à quantidade de nutrientes utilizados e ao mesmo tempo, eficiente para detectar a tolerância ao alumínio.



Foto: Ana Cristina Mazzocato

Fig. 3. Visão geral do tanque de banho-maria com a disposição dos potes com solução de Al^{3+} e Ca^{2+} em plântulas de milho. Faculdade de Agronomia/UFRGS, Porto Alegre, 1999. Ana Cristina Mazzocato.

9. Conclusões

O alumínio é um elemento abundante, ocorrendo na maioria dos solos, sendo por isso, considerado um dos fatores mais limitantes à agricultura.

O grau de tolerância à toxicidade do Al^{3+} depende da espécie da planta, sendo que as plantas tolerantes apresentam diferentes mecanismos para sobreviverem à presença desse metal.

Os mecanismos de tolerância ainda não estão bem esclarecidos, devido, principalmente, a sua extrema complexidade. No entanto, vários estudos vêm sendo realizados, com diferentes plantas, na tentativa de elucidá-los.

Com relação à herança da tolerância à toxicidade do Al^{3+} , há algumas controvérsias. Essa tolerância pode ser controlada de diferentes formas, desde um único gene dominante até uma forma complexa com genes de efeitos aditivos agindo em diferentes rotas bioquímicas.

Referências

- ALVES, V. M. C.; NOVAIS, R. F.; NEVES, J. C. L.; BARROS, N. F. Efeitos do alumínio sobre a absorção e translocação de fósforo e sobre a composição mineral de duas cultivares de trigo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 23, n. 6, p. 563-573, jun. 1988.
- ANDRADE, J. M. V. **Identificação e seleção, em casa de vegetação, de genótipos de trigo (*Triticum aestivum* L.) tolerantes ao alumínio e ao manganês com modificações das características químicas do solo**. 1976. 100 f. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) – Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1976.
- ANIOL, A. Introduction of aluminum tolerance in wheat seedlings by low doses of aluminum in the nutrient solution. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 75, n. 3, p. 551-555, July 1984.
- BENNET, R. J.; BREEN, C. M. The aluminium signal: new dimensions to mechanisms of aluminium tolerance. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 134, n. 1, p. 156-166, July 1991.
- BERZONSKY, W. A.; KIMBER, G. The tolerance for aluminum of *Triticum* N-genome amphidiploids. **Plant Breeding**, Berlin, v. 103, n. 1, p. 37-42, Aug. 1989.
- BITENCOURT, G. A.; CHIARI, L.; LAURA, V. A.; MELOTTO, A. M.; MORO, J. R. Crescimento radical de duas cultivares de *Brachiaria* spp. submetidas a doses de alumínio em solução nutritiva. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE MELHORAMENTO DE FORRAGEIRAS, 2., 2009, Campo Grande, MS. **Anais...** Campo Grande, MS: Embrapa Gado de Corte, 2009. 4 p. 1 CD-ROM.

CAETANO-PEREIRA, C. M.; PAGLIARINI, M. S. Unusual shapes of maize microsporocytes. **The Nucleus**, Harward, v. 39, n. 3, p. 107-110, 1996.

CAETANO-PEREIRA, C. M.;TASCHETTO, O. M.; DEFANI-SCOARIZE, M. A.; PAGLIARINI, M. S. Spontaneous chromosome fragmentation in maize microsporocytes. **Cytologia**, Tokyo, v. 60, n. 3, p. 297-301, Sept. 1995.

CAMARGO, C. E. de O. **Differential response and inheritance to aluminum toxicity, heritability estimates and associations of different height levels with aluminum toxicity, grain yield and other agronomic characteristics in wheat**. Oregon: Oregon State University, 1978. 136 p.

CAMARGO, C. E. de 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. 1, p. 21-31, jan. 1981.

CAMBRAIA, J.; CAMBRAIA, M. C. Avaliação de híbridos de milho quanto à tolerância ao alumínio, em solução nutritiva. **Revista Ceres**, Viçosa, v.42, n. 241, p. 297-307, maio/jun. 1995.

CANAL, I. N.; MIELNICZUK, J. Parâmetros de absorção de potássio em milho (*Zea mays* L.), afetadas pela interação alumínio-cálcio. **Ciência e Cultura**, São Paulo, v. 35, n. 3, p. 336-340, mar. 1983b.

CANAL, I. N.; MIELNICZUK, J. Translocação de cálcio e alumínio em raízes intactas de milho (*Zea mays* L.). **Ciência e Cultura**, São Paulo, v. 35, n. 3, p. 331-336, mar. 1983a.

CLARKSON, D. T. The effect of aluminium and some other trivalent metal cations on cell division in the root apices of *Allium cepa*. **Annals of Botany**, London, v. 29, n. 2, p. 309-315, Apr. 1965.

CLARKSON, D. T. Effect of aluminum on the uptake and metabolism of phosphorus by barley seedlings. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 41, n. 1, p. 165-172, Jan. 1966.

DE LA FUENTE, J. M.; RODRÍGUEZ, V. R.; CABRERA-PONCE, J. L.; HERRERA-ESTRELLA, L. Aluminum tolerance in transgenic plants by alteration of citrate synthesis. **Science**, Washington, v. 276, n. 5318, p. 1566-1568, June 1997.

DELHAIZE, E.; CRAIG, S.; BEATON, C. D.; BENNET, R. J.; JAGADISH, V. C.; RANDALL, P. J. Aluminum tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). I. Uptake and distribution of aluminum in root apices. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 103, n. 3, p. 685-693, Nov. 1993.

DORNELLES, A. L. C. **Tolerância à toxicidade e sensibilidade ao ácido giberélico em trigo e o uso da cultura de tecidos**. 1994. 108 f. Tese (Doutorado em Fitotecnia) - Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1994.

ECHART, C. L.; CAVALLI-MOLINA, S. Fitotoxicidade do alumínio: efeitos, mecanismo de tolerância e seu controle genético. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 31, n. 3, p. 531-541, maio/jun. 2001.

ECHART, C. L. **Controle genético e mapeamento do gene de tolerância ao alumínio em cevada**. 2001. 100 f. Tese (Doutorado em Genética e Biologia Molecular) – Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2001.

FISKESJÖ, G. Nucleolar dissolution induced by aluminium in root cells of *Allium cepa*. **Physiology Plantarum**, Copenhagen, v. 59, n. 3, p. 508-511, Nov. 1983.

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

FOY, C. D. General principles involved in screening plants for aluminum and manganese tolerance. In: WORKSHOP ON PLANT ADAPTATION TO MINERAL STRESS IN PROBLEM SOILS, 1976, Maryland. **Proceedings...** Maryland: [s.n.], 1976. p. 255-267.

FOY, C. D. Plant adaptation to acid, aluminum-toxic soils. **Communications in Soil Science Plant Analysis**, New York, v. 19, n. 7-12, p. 959-987, May 1988.

FURLANI, P. R.; HANNA, L. G. Avaliação da tolerância de plantas de arroz e milho ao alumínio em solução nutritiva. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Campinas, v. 8, n. 2, p. 205-208, maio/ago. 1984.

GALLEGO, F. J.; BENITO, C. Genetic control of aluminium tolerance in rye (*Secale cereale* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 95, n. 3, p. 393-399, Aug. 1997.

GUTMANIS, G.; ALCÂNTARA, P. B.; MATTOS, W. T. de; LUCENA, M. A. C. de. Introduction of aluminum tolerance in perennial soybean (*Neonotonia wightii*). In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE MELHORAMENTO DE FORRAGEIRAS, 2., 2009, Campo Grande, MS. **Anais...** Campo Grande, MS: Embrapa Gado de Corte, 2009. 1 CD-ROM.

HECHT-BUCHHOLZ, C.; FOY, C. D. Effect of aluminium toxicity on root morphology of barley. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM OF STRUCTURE AND FUNCTION OF PLANT ROOTS, 2. 1980. **Proceedings...** The Hague; Boston: M. Nijhoff, W. Junk; Hingham, MA: Distributors for the U.S. and Canada, Kluwer Boston, 1981. p. 343-345. (Development in plant and soil sciences, v. 4) Edited by R. Brouwer. .

HUANG, J. W.; SHAFF, J. E.; GRUNES, D. L. Aluminum effects on calcium fluxes at the root apex of aluminum-tolerant and aluminum-sensitive wheat cultivars. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 98, n. 1, p. 230-237, Jan. 1992.

KINRAIDE, T. B. Identity of the rhizotoxic aluminium species. **Plant and Soil**, The Hague, v. 134, n. 1, p. 167-178, July 1991.

KINRAIDE, T. B.; PARKER, D. R. Cation amelioration of aluminum toxicity in wheat. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 83, n. 3, p. 546-551, Mar. 1987.

KIRKBY, E. A. Maximizing calcium uptake by plants. **Communications in Soil Science Plant Analysis**, New York, v. 10, n. 1-2, p. 89-113, 1979.

KOCHIAN, L. V. Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants. **Annual Review of Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 46, p. 237-260, June 1995.

LEVAN, A. Cytological reactions induced by inorganic salt solutions. **Nature**, London, v. 156, n. 3973, p. 751-752, Dec. 1945.

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

MACHADO, E. C.; PEREIRA, A. R. Eficiência de conversão e coeficiente de manutenção da planta inteira, das raízes e da parte aérea em milho e arroz submetidos ao estresse de alumínio. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 25, n. 6, p. 845-855, jun. 1990.

MACHADO, P. L. O. A. **Considerações gerais sobre a toxicidade do alumínio nas plantas**. Rio de Janeiro: EMBRAPA-CNPQ, 1997. 22 p. (EMBRAPA-CNPQ. Documentos, 2).

MAGNAVACA, R.; BAHIA FILHO, A. F. C. Seleção de milho para tolerância a alumínio. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE ESTRESSE AMBIENTAL, 1992, Belo Horizonte. **O milho em perspectiva: anais**. Sete Lagoas: EMBRAPA-CNPQ: CIMMYT: UNDP, 1995. p. 369-394.

MARSCHNER, H. **Adaptation of plants to adverse chemical soil conditions**. In: MINERAL nutrition of higher plants. 2nd ed. London: Academic Press, 1998. p. 596-623.

MATSUMOTO, H.; MORIMURA, S. Repressed template activity of chromatin of pea roots treated by aluminum. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v. 21, n. 6, p. 951-959, Sept. 1980.

MAZZOCATO, A. C.; ROCHA, P. S. G.; SERENO, M. J. C. M.; BOHNEM, 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, fev. 2002.

MAZZOCATO, A. C. **Tolerância ao alumínio em genótipos de milho (*Zea mays* L.)**. 2000. 69 f. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) – Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2000.

MENOSSO, O. G. **Toxicidade do alumínio em soja: tolerância de genótipos e mecanismos**. 1994. 114 f. Tese (Doutorado em Fitotecnia) - Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1994.

MORAES-FERNANDES, M. I. B.; BODANESE-ZANETTINI, M. H.; ZANATTA, A. C. A. Fatores responsáveis pela desuniformidade varietal no trigo *Triticum aestivum* (L.) Thell e o papel da instabilidade cromossômica. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 26, n. 3, p. 353-369, mar. 1991.

MORAES-FERNANDES, M. I. B.; ZANETTINI, M. H. B.; GUERRA, M.; DEL DUCA, L. J. A.; SERENO, M. J. C.; ZANELLA, C. C. Instabilidade cromossômica e adaptação em trigo. In: COLÓQUIO SOBRE CITOGENÉTICA E EVOLUÇÃO DE PLANTAS, 1., 1984, Piracicaba.

Tópicos de citogenética e evolução de plantas. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1985. p. 69-111. Editores M. L. R. de AGUIAR-PERECIN, P. S. MARTINS, G. BANDEL.

NICHOL, B. E.; OLIVEIRA, L. A. Effects of aluminum on the growth and distribution of calcium in roots of an aluminum-sensitive cultivar of barley (*Hordeum vulgare*). **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 73, n. 12, p. 1849-1858, Dec. 1995.

NODARI, R. O. **Bases genéticas da herança do caráter tolerância ao crestamento em genótipos de trigo (*Triticum aestivum* L.)**. 1980. 90 f. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) – Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1980.

PANDEY, S.; CEBALLOS, H.; KNAPP, E. B.; VARGAS, J. C. Genetic variability in maize for adaptation to acid soils. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE ESTRESSE AMBIENTAL, 1992, Belo Horizonte. **O milho em perspectiva:** anais. Sete Lagoas: Embrapa-CNPMS: CIMMYT: UNDP, 1995. p. 295-319.

PASSOS, L. P.; KÖPP, M. M.; SOBRINHO, F. S.; VALLE, C. B. do; FILGUEIRAS, A.; KELMER, G. A.; MARQUES, R. Avaliação de híbridos de *Brachiaria decumbens* X *B. ruziziensis* sob estresse por alumínio tóxico. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE MELHORAMENTO DE FORRAGEIRAS, 2., 2009, Campo Grande, MS. **Anais...** Campo Grande, MS: Embrapa Gado de Corte, 2009. 1 CD-ROM.

PINTRO, J.; BARLOY, J.; FALLAVIER, P. Aluminium toxicity in corn plants cultivated in a low ionic strength nutrient solution. I. Discrimination of two corn cultivars. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Londrina, v. 7, n. 2, p. 121-128, jan./jun. 1995.

POLLE, E.; KONZAC, C. F.; KITTRICK, J. A. Visual detection of aluminum tolerance levels in wheat by hematoxylin staining of seedling roots. **Crop Science**, Madison, v. 18, n. 5, p. 823-827, Sept. 1978.

RINCÓN, M.; GONZALES, R. A. Aluminum partitioning in intact roots of aluminum-tolerant and aluminum-sensitive wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 99, n. 3, p. 1021-1028, July 1992.

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

SANTOS, A. M.; DALL'AGNOL, M.; JANKE, A.; BISSANI, C. A.; SANTOS, L. C. dos; LEÃO, M. L. Seleção e avaliação agronômica de genótipos de *Lotus corniculatus* com respostas contrastantes ao alumínio tóxico. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE MELHORAMENTO DE FORRAGEIRAS, 2., 2009, Campo Grande, MS. **Anais...** Campo Grande, MS: Embrapa Gado de Corte, 2009. 1 CD-ROM.

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

SIBOV, S. T.; GASPAS, 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, v. 42, n. 3, p. 475-482, Jun. 1999.

WAGATSUMA, T.; ISHIKAWA, S.; OBATA, H.; TAWARAYA, K.; KATOHDA, S. Plasma membrane of younger and outer cells is the primary specific site for aluminium toxicity in roots. **Plant and Soil**, Netherlands, v. 171, n. 1, p. 105-112, Apr. 1995.

WAGNER, C. M. **Herança genética da tolerância à toxicidade do alumínio em aveia**. 1999. 69 f. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) – Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1999.

WALLACE, S. U.; ANDERSON, I. C. Aluminum toxicity and DNA synthesis in wheat roots. **Agronomy Journal**, Madison, v. 76, n. 1, p. 5-8, Jan. 1984.

YANG, J. L.; ZHENG, S. J.; HE, Y. F.; MATSUMOTO, H. Aluminium resistance requires resistance to acid stress: a case study with spinach that exudes oxalate rapidly when exposed to Al stress. **Journal of Experimental Botany**, v. 56, n. 414, p. 1197-1203, Apr. 2005.

ZANELLA, C. C. **Efeito da composição dos elementos do solo no comportamento meiótico do trigo**. 1987. 148 f. Dissertação (Mestrado em Genética) – Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1987.

ZANELLA, C. C.; BODANESE-ZANETTINI, M. H.; MORAES-FERNANDES, M. I. B. Efeito da acidez do solo no comportamento cromossômico em células mães de pólen de trigo. In: REUNIÃO ANUAL DA SBPC, 36., 1984, Porto Alegre. **Resumos...** Porto Alegre: [s.n.], 1984. p. 772.

ZANELLA, C. C.; BODANESE-ZANETTINI, M. H.; MORAES-FERNANDES, M. I. B.; ZINN, D. M. Differential effect of soil acidity and lime treatment on the chromosomes of two wheat cultivars. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v. 14, n. 4, p. 1021-1032, dez. 1991.

Embrapa

Pecuária Sul

CGPE 8458

Ministério da
Agricultura, Pecuária
e Abastecimento

