

Biologia

Efeitos tóxicos do alumínio no crescimento das plantas: mecanismos de tolerância, sintomas, efeitos fisiológicos, bioquímicos e controles genéticos

Paulo Sérgio Balbino Miguel*

Fernando Teixeira Gomes**

Wadson Sebastião Duarte da Rocha***

Carlos Eugênio Martins***

Caio Antunes de Carvalho****

André Vicente de Oliveira****

RESUMO

O alumínio, em solos ácidos, é um dos principais responsáveis pela baixa produtividade das culturas, constituindo um fator limitante ao crescimento das plantas. O sintoma mais evidente do efeito nocivo dos níveis tóxicos de alumínio é a redução no crescimento radicular de plantas sensíveis, o que impede a planta de obter água e nutrientes em profundidade pelo seu enraizamento superficial. Uma alternativa para contornar esse problema é a correção da acidez pela aplicação de calcário na parte arável do solo. Tal prática por sua vez não é considerada muito efetiva por não corrigir a acidez do subsolo e a aplicação em nível de subsolo tornar-se muito onerosa. Muitas espécies vegetais apresentam mecanismos de tolerância à toxidez por alumínio, que são controladas genética e fisiologicamente, o que permite uma alternativa promissora à aplicação de calcário no subsolo, pela seleção de variedades mais tolerantes à toxidez do alumínio em solos ácidos.

Palavras-chave: Tolerância ao alumínio. Mecanismos de tolerância ao Alumínio. Sintomas da Toxidez de Alumínio.

* Mestrando da Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Microbiologia Agrícola – Bolsista da Fapemig

** Professor do CES/JF, doutor em Ciências Agrárias pela Universidade Federal de Viçosa

*** Pesquisador da Embrapa Gado de Leite, Juiz de Fora

**** Graduando do curso de Ciências Biológicas do CES/JF

ABSTRACT

The aluminum in acid soils is one of the main causes of low productivity of crops, constituting a limiting factor for plant growth. The most obvious symptom of the harmful effect of toxic levels of aluminum is the reduction in root growth of sensitive plants, which prevents the plant get water and nutrients in depth by their superficial rooting. An alternative to circumvent this problem is the soil acidity correct by calcareous application on the subsurface soil. This practice in turn is not considered effective for not correcting subsoil acidity and this application-level underground becomes very costly. Many plant species have mechanisms for tolerance to aluminum toxicity, which are controlled genetically and physiologically, allowing a promising alternative through the selection of more tolerant varieties to aluminum toxicity in acidic soils

Keywords: Aluminum tolerance. Mechanisms of aluminum tolerance. Aluminum toxicity symptoms.

1 INTRODUÇÃO

Um dos fatores que causam maiores problemas de toxicidade em solos com pH abaixo de 5,0 é a elevada concentração de alumínio (Al) disponível, constituindo um fator limitante ao crescimento das plantas. A presença do Al reduz o crescimento e o desenvolvimento das raízes e diminui a absorção de nutrientes, o que é desfavorável para o desenvolvimento de plantas sensíveis a esse elemento. Isso afeta a produção agrícola que, para obter altos rendimentos, necessita de substratos que possibilitem o desenvolvimento das raízes sem obstáculos químicos e/ou físicos. (ECHART; CAVALLI-MOLINA, 2001).

No entanto, algumas espécies possuem a capacidade de tolerar altas concentrações desse metal, devido a sua complexação com ácidos orgânicos exsudados pelo sistema radicular e ao genótipo vegetal que pode promover a capacidade de adequar a condições físico-químicas adversas, minimizando os problemas causados pela baixa produtividade em solos ácidos. (FREITAS et al., 2006; NOLLA et al., 2007). Espécies e variedades são diferentes devido aos efeitos causados pelo alumínio e, por isso, torna-se uma vantagem selecionar progênes mais tolerantes, constituindo uma técnica viável por ser rápida, eficiente e adequada, proporcionando melhor adaptação dos vegetais ao ambiente e condições para que mantenham níveis elevados de produtividade (MARTINS et al., 2006b).

2 OBJETIVOS

A presente revisão tem como objetivos discutir sobre alguns impactos causados pelo alumínio em solos ácidos, bem como seus efeitos, sintomas e estratégias, a fim de minimizar o problema. Além disso, visa fornecer informações para fins didáticos e de pesquisa na área estudada.

3 O ALUMÍNIO E OS SOLOS BRASILEIROS

O Al é o metal mais abundante no solo, uma vez que a maior parte dos minerais primários e secundários das rochas formados pela ação do intemperismo são aluminossilicatos, que, quando decompostos pela água carregada de gás carbônico, liberam o alumínio na forma trocável (Al^{3+}). Trata-se de um elemento anfótero que pode atuar como cátion em meio ácido e como ânion em meio básico, sendo o pH o principal fator que controla a sua disponibilidade no solo. (MALAVOLTA, 1980).

A solubilidade desse elemento aumenta em pH abaixo de 5,5 e acima de 7,5. Esta acidez compreende situações de toxicidade iônica como excesso de alumínio e às vezes manganês, além de limitações nutricionais, devido à carência de Ca^{+2} e Mg^{+2} , aliadas à baixa disponibilidade de fósforo (P) para as plantas. A lixiviação retira elementos químicos do solo, em especial cálcio e magnésio através da água de percolação, que substitui as bases por hidrogênio e alumínio, o que intensifica a acidificação. Somado a isto, os teores de N e K, nestes tipos de solos tendem à deficiência, explicado pelo alto intemperismo e pelos baixos teores de matéria orgânica. (MALAVOLTA, 1980; FAGERIA, 1989; MARIA et al., 1993; LOPEZ, 1989; FERNANDES, 2006).

4 ESTRATÉGIAS PARA MINIMIZAR O PROBLEMA

O calcário é frequentemente utilizado com o intuito de reduzir a acidez do solo por promover elevação do pH, cálcio e magnésio trocáveis além de diminuir o teor de alumínio tóxico, ferro e manganês, causando ainda maior capacidade de troca catiônica (CTC). Aumenta a disponibilidade de nitrogênio, enxofre e boro que resultam da mineralização da matéria orgânica, melhora o aproveitamento de adubos, fornece cálcio e magnésio e estimula a atividade microbiana. No entanto, a sua capacidade corretiva não ultrapassa as camadas superficiais, o que impossibilita o crescimento normal do sistema radicular dos vegetais, que precisam de um maior volume de solo para explorar, principalmente

em profundidade, a fim de garantir a absorção de nutrientes e água. Além disso, a redução na saturação de Al ao longo do perfil do solo, com a calagem, necessita de muito tempo, devido à baixa solubilidade do calcário. (BATAGLIA et al., 1985; FAGERIA, 1989; MALAVOLTA et al., 1994; MASCARENHAS; TANAKA, 1995; AMARAL et al., 2004).

A espessura da camada de solo corrigida depende da distribuição mecânica, ou seja, quanto maior for o alcance do disco do arado e da grade mais eficiente será a atuação do calcário. Além disso, o uso do gesso agrícola pode reduzir a quantidade de alumínio ao longo do perfil, devido a sua maior solubilidade. Tanto as opções químicas quanto as mecânicas para a correção da acidez trocável apresentam altos custos e restrições técnicas, além de induzir, com frequência, à deficiência de micronutrientes em muitos solos, que podem inviabilizar a sua utilização, em particular na agricultura de menor utilização de insumos. Torna-se importante ressaltar que os efeitos da calagem tornam-se ainda muito reduzidos nos sistemas de plantio direto (SPD), os quais não contam com máquinas agrícolas para revolver o solo, apesar de esse sistema favorecer a ação do corretivo por manter canais abertos devido à decomposição de raízes e à formação de galerias realizadas pela atividade da macrofauna presente no solo. (CANÇADO et al., 2001; CIOTTA et al., 2004; FERNANDES, 2006).

No SPD, o carbono orgânico solúvel (COS) pode reduzir a toxidez de Al, por formar complexos solúveis de carga neutra com cátions metálicos, mas assim como na calagem, somente na superfície. Apresenta, no entanto, uma vantagem, pois tais complexos, quando formados com cálcio e magnésio, elementos essenciais às plantas, têm a sua translocação facilitada no perfil do solo. (CIOTTA et al., 2004).

A seleção de plantas que suportam vários níveis de alumínio vem sendo considerada a melhor alternativa para o aumento da produção em solos ácidos com concentrações altas desse cátion. Sendo assim, práticas envolvendo diferentes métodos estão sendo empregadas tanto em cultura de campo como em soluções nutritivas. (SANCHEZ-CHACÓN et al., 2002; ECHART; CAVALLI-MOLINA, 2001). Essa estratégia é considerada indispensável em programas de melhoramento genético, que visam à identificação de plantas mais produtivas que apresentem maior adaptabilidade em condições de estresse. Além disso, constituições genotípicas superiores que proporcionam melhor ajuste a condições nutricionais adversas, poderão amenizar os problemas de produtividade em solos ácidos ocasionado pelo estresse causado pelo Al. (FREITAS et al., 2006).

A maioria dos trabalhos realizados sobre toxicidade do Al é conduzida por metodologias que utilizam soluções nutritivas, as quais não apresentam

as desvantagens do trabalho em campo. Esse tipo de trabalho está sujeito às intempéries do meio-ambiente, bem como a doenças e pragas, não sendo esse elemento o único fator limitante, interferindo, entretanto, de forma negativa na precisão experimental. (ECHART; CAVALLI-MOLINA, 2001).

Sistemas eficientes de hidroponia sob condições controladas são uma forma adequada de avaliação de progênies resistentes e tolerantes. Eles proporcionam algumas vantagens como o pronto acesso ao sistema radicular e a possibilidade de monitoramento e controle do pH e das concentrações de alumínio e de outros íons importantes à expressão das reações de sensibilidade ou não. Além disso, apresentam rapidez, menor custo operacional, maior facilidade de avaliação e eficiência satisfatória. (PATERNIANI; FURLANI, 2002; FERNANDES, 2006). Além de todas essas vantagens, os resultados em solução nutritiva podem ser correlacionados aos de campo.

5 SINTOMAS DA TOXIDEZ DE ALUMÍNIO

Em solos ácidos, um fator relevante é a alta solubilidade de metais pesados, e o Al se avoluma por prevalecer nas soluções presentes nesse tipo de ambiente e toxidez aos vegetais. As raízes apresentam engrossamento e amarelamento nas pontas, degeneradas, tortuosas, com ramificações secundárias, escuras em parte pela oxidação de compostos fenólicos e sem pelos absorventes. Além disso, quando expostas ao cátion, há desintegração dos tecidos da epiderme e de porções externas do córtex nos ápices das raízes, ficando as células enrugadas e em casos de maior gravidade colapsadas. Há também redução no tamanho da coifa e desarranjo do tecido meristemático, além de formação de protoxilema e endoderme em regiões próximas ao ápice radicular com altos teores de lignina. Na parte aérea, por sua vez, há acúmulo de fenóis solúveis, maior nas plantas sensíveis, que podem ser resultantes da ligação entre alumínio e boro. (FOY, 1974; BEN et al., 1976; CODOGNOTTO et al., 2002; PEIXOTO et al., 2007). Os trabalhos de Miguel et al (2008) em *Brachiaria ruzizensis* demonstraram alguns desses sintomas. Os autores relataram que o aumento nas doses de alumínio (0, 15, 30, 45 e 60 ppm) provocou decréscimos significativos para as variáveis: incrementos do crescimento da parte aérea e do número de perfilhos, matéria verde da parte aérea e das raízes e matéria seca da parte aérea e matéria seca das raízes. No entanto, o incremento do sistema radicular foi mais elevado nas maiores concentrações de alumínio, o que contraria a tendência geral nos estudos envolvendo tolerância ao alumínio. Porém, as raízes das plantas estudadas apresentavam-se amareladas, grossas, quebradiças e pouco

volumosas.

As folhas quando tratadas com Al podem ficar amareladas pela interferência na biossíntese de clorofila, arroxeadas nas bainhas e margens do limbo e apresentar atrofiamento pela deficiência de fósforo, ou enrolarem suas folhas jovens, colapsar o ápice e o pecíolo da planta, confundindo com os sintomas de deficiência de cálcio. O decréscimo nos teores de clorofila deve depender da espécie, do cultivar, tempo de exposição e concentração de Al na solução nutritiva. (FOY, 1974; BEN et al., 1976; CODOGNOTTO et al., 2002; PEIXOTO et al., 2007). Com o aumento do pH, o alumínio passa a não prejudicar tanto o crescimento vegetal, uma vez que se complexifica com outros elementos, o que é relatado por Schindwein et al. (2003).

Em leguminosas, como a alfafa, por exemplo, concentrações altas de alumínio diminuem a eficiência da nodulação e fixação de nitrogênio atmosférico, podendo causar injúrias de forma direta na planta hospedeira, diminuir a sobrevivência das células livres de rizóbios ou até interferir em vários estágios do processo de fixação. (GOMES et al., 2002; FERNANDES, 2006).

6 EFEITOS FISIOLÓGICOS E BIOQUÍMICOS DO ALUMÍNIO

As plantas ao serem afetadas pelo cátion tóxico apresentam com frequência sintomas de déficit nutricional (fósforo, potássio, cálcio, magnésio e molibdênio), uma vez que ele interfere no processo de absorção, translocação e transporte de nutrientes. (SIVAGURU; HORST, 1998; FREITAS et al., 2006).

Ao contrário, plantas tolerantes têm a garantia de um bom desenvolvimento do sistema radicular, o que permite a obtenção de nutrientes e água em maiores profundidades durante períodos secos, quando as cultivares sensíveis não sobreviveriam. Além disso, altas concentrações de Al interferem no metabolismo do nitrogênio, elemento importante na síntese de aminoácidos. (CAMARGO; ALMEIDA, 1983; SPHEAR; SOUZA, 2004).

A deficiência de nutrientes essenciais ou combinações que afetem a disponibilidade deles provocam distúrbios no metabolismo, evidenciados no decréscimo do teor de proteínas, clorose nas folhas além de outras anormalidades. Em particular, no fósforo, elemento de extrema importância para os vegetais encontrado no DNA e RNA, é proposto que ele possa se tornar menos solúvel para as plantas por se ligar ao alumínio, formando aluminofosfatos. Em contrapartida, o excesso também é prejudicial, uma vez que o aumento da concentração de fósforo somada à de Al acentuam os sintomas de toxicidade. (EPSTEIN, 1975; CAMARGO; FELÍCIO, 1987; BASSO et al., 2003; BASSO et

al., 2007).

A precipitação de P é reforçada por Diniz e Calbo (1990), os quais visualizaram sintomas maiores em cultivares que receberam esse elemento via solução nutritiva, em comparação com os pulverizados, que apresentaram maiores teores em matéria seca.

Na presença do alumínio, o crescimento inicial e o desenvolvimento do sistema radicular, idade da planta, tempo de exposição, pH e temperatura foram afetados pela concentração de sais e fósforo na solução. Isso porque, com o aumento da concentração de sais na solução, os efeitos do Al^{+3} , que inibem o crescimento radicular, foram diminuídos devido à redução de sua atividade iônica.

As altas concentrações de Al em solução, além de serem tóxicas para a maioria das plantas, por afetar normal das raízes, bloqueando os mecanismos de aquisição e transporte de água e nutrientes essenciais, pode causar severas alterações citológicas. Essas anomalias acarretam em menor crescimento das raízes, o que é explicado por problemas de alongamento e divisão celular. Sendo assim, além de impedir o crescimento do sistema radicular, quando aliados a períodos de veranico, reduzem de forma drástica a produtividade dos vegetais em solos ácidos, o que inviabiliza o cultivo. (EPSTEIN, 1975; CAMARGO; OLIVEIRA, 1981; DOMINGUES, 1999; PATERNIANI; FURLANI, 2002; FERNANDES, 2006; HARTWIG et al., 2007).

7 MECANISMOS DE TOLERÂNCIA AO ALUMÍNIO

Baseando nos teores de Al na parte aérea e no sistema radicular, as plantas podem ser divididas segundo Foy et al. (1978) em três grandes grupos de tolerância:

1) O teor de Al nas folhas não é significativamente diferente para plantas tolerantes e susceptíveis, sendo menores nas raízes das primeiras. Neste grupo estão presentes cultivares de trigo, cevada, soja e feijão.

2) Baixo teor do elemento na parte aérea e alta nas raízes, sendo o arroz seu representante.

3) Há maior concentração de Al na parte aérea em relação às raízes. Um exemplo são as plantas presentes nas florestas tropicais de clima úmido.

A tolerância ao alumínio é explicada por dois mecanismos: no primeiro, denominado mecanismo de exclusão, o alumínio é impedido de chegar aos seus sítios de toxicidade nas plantas, uma vez que elas liberam, por suas raízes, ácidos orgânicos como o malato, citrato e oxalato que o complexificam estavelmente

(quelação). Isto impede sua absorção, evitando a interação com componentes celulares ou até a penetração no simplasto radicular. Exemplificando tal mecanismo estão os genótipos tolerantes de sorgo IS 7173C CMSxS604, que evitaram a translocação do Al até o protoplasma do tecido radicular impedindo, desta forma, a inibição da divisão celular. Como consequência ocorreu o aprofundamento das raízes em camadas com alta saturação de Al. (SILVA et al., 1984; ABICHEQUER et al., 2003; MARIANO et al., 2005; FERNANDES, 2006).

O outro, conhecido como mecanismo interno ou de reparo, possibilitou a penetração do elemento na célula, tendo a sua ação fitotóxica neutralizada por enzimas ou ainda, isolada no interior do vacúolo, local onde ocorre a complexação dos cátions. Além destes, outros mecanismos bioquímicos têm sido propostos, pois conferem às plantas condição de inativar ou armazenar o alumínio nas folhas em formas não tóxicas. (SILVA et al., 1984; ABICHEQUER et al., 2003; MARIANO et al., 2005; FERNANDES, 2006).

Acredita-se, ainda, que o cátion trivalente em condições de acidez apresente múltiplos sítios de ação. Neste sentido, o principal seria o apoplasto, o qual se ligaria à parede celular e à camada externa da membrana plasmática, unindo-se a grupos carboxílicos e a material péctico. Esta união acarretaria em efeitos nas propriedades físicas que diminuem a extensibilidade da parede celular e a permeabilidade da membrana, afetando o crescimento normal das plantas. Possivelmente, ocorre uma reação entre o alumínio e as cadeias de ácido poligalacturônico das paredes das células jovens, formando compostos pécticos diferentes pelo deslocamento do cálcio que acarreta em perda da elasticidade e menor volume celular. Na região meristemática da ponta da raiz há um número elevado de células com dois núcleos, demonstrando paralisação da divisão celular. (MALAVOLTA, 1980; LOPEZ, 1989).

Nesse processo, as plantas apresentam a capacidade de alterar o pH da rizosfera, conseguindo, assim, elevá-lo, reduzir a solubilidade e a assimilação, embora a alteração não esteja relacionada a estudos realizados em café. Essa condição está ligada à nutrição nitrogenada, uma vez que quando o N é suprido na forma de nitrato, os vegetais apresentam uma tendência de aumentar o pH por ser ele absorvido por um mecanismo simporte do tipo H^+/NO_3^- , que tem por característica modificar o potencial hidrogeniônico ao retirar prótons do meio externo. Comprovando essa tendência, cultivares de arroz consomem mais prótons (H^+) com nitrogênio na forma de nitrato. Dessa forma, a cultivar tolerante consegue ajustar de maneira mais eficiente o seu balanço de prótons, reduzindo a absorção de alumínio e tolerando sua presença em solução nutritiva

(BRACCINI et al., 2000; MENDONÇA et al., 2005; FREITAS et al., 2006).

Em pH baixo há redução nos índices de matéria seca e fresca das raízes, bem como da parte aérea, quando aumentada à concentração de Al na solução. Cultivares sensíveis das mesmas espécies diminuem ou até não alteram o pH da solução nutritiva, ficando expostas a maiores concentrações do elemento químico em questão. As possíveis causas da redução do pH na rizosfera são as liberações de H^+ resultantes da maior absorção de cátions, em relação a ânions; produção e hidrólise de CO_2 , pela respiração radicular e troca protônica associada a grupos carboxílicos; além da liberação de prótons por microrganismos associados à raiz. (WILKINSON, 1989; FOY, 1974; NOLLA et al., 2007).

Na presença do Al^{+3} , essas plantas secretam mucilagem, que eleva o pH na região apical da raiz e apresenta alta capacidade de ligação, explicada pelas reações de troca com cargas negativas do ácido poligalacturônico, o principal constituinte da mucilagem. Tal material é sintetizado em sua maioria pelo complexo de Golgi das células mais externas da coifa. Dentre os ácidos orgânicos exsudados, o citrato é o mais efetivo por ser um ânion tricarboxilado que forma quelatos mais estáveis com o alumínio trivalente. Além do citrato, outros exsudados como os ácidos cítrico e málico são capazes de amenizar os efeitos causados pela toxidez. (FOY, 1974; ZONTA et al., 2003; HARTWIG et al., 2007).

8 CONTROLE GENÉTICO DA TOLERÂNCIA À TOXIDEX DE ALUMÍNIO

Poucos genes controlam esta herança em plantas, a qual é condicionada em cevada por um gene dominante sendo o seu alelo denominado Alp (REID, 1970). Prestes et al. (1975), localizaram no cromossomo 5D da variedade de trigo Atlas 66 um gene que controla a resposta ao alumínio. Por outro lado, Brondani e Paiva (1996), trabalhando com linhagens de milho, pela análise RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism) relatam haver regiões no cromossomo 2 relacionadas com locos do caráter.

Em arroz, por sua vez, a herança é oligogênica e determinada por alelos dominantes que conferem a característica para as cultivares de trigo BH -1146 a 10 ppm e Atlas-66 a 6 ppm, com pequena tolerância a 10 ppm, sendo os genes diferentes em cada uma delas. (SILVA, 1979; CAMARGO, 1981; FERREIRA et al., 1999).

Em contrapartida, os resultados de Camargo (1984) sugerem que os alelos que condicionam o caráter em arroz nos cultivares IAC-165, IAC-47, IAC-1246 e IAC-25 exibem um comportamento parcialmente recessivo. Por

sua vez, aqueles que conferem sensibilidade em IR-8, IAC-899 e CICA-4 mostraram dominância parcial. Ao efetuar o cruzamento envolvendo IAC-165 x IR-8, IR-8 x IAC-165, CICA-4 x IAC-47 e IAC-47 x CICA-4, o autor relata que a presença ou ausência de sensibilidade das cultivares de arroz em questão está relacionada a genes existentes no núcleo. Ao encontrar altos valores de herdabilidade, (porcentagem de variação fenotípica que é de origem genética e instrumento valioso na previsão do progresso genético), demonstra que grande parte da variabilidade encontrada nas populações oriundas dos cruzamentos entre as cultivares tolerantes e sensíveis foi de origem genética.

Camargo et al. (1992), ao encontrarem valores médios e altos de herdabilidade para altura e comprimento do sistema radicular de 3 híbridos de milho, demonstraram que grande parte da variabilidade genética para altura das plantas e toxicidade ao Al deve-se a genes que apresentam comportamento aditivo, sendo a tolerância para aveia governada e herdável por um par de alelos com ação gênica de dominância. (SANCHEZ-CHACÓN et al., 2002).

9 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A toxidez por alumínio é um fator importante que limita a produtividade das diversas culturas, incluindo as pastagens, nas diversas Regiões do Brasil. Os solos predominantes nessas Regiões são os Latossolos ácidos com baixa capacidade de troca catiônica, alta saturação de alumínio e reduzida disponibilidade de fósforo.

O principal efeito dos níveis tóxicos de alumínio vem sendo considerado o reduzido crescimento radicular de plantas sensíveis, uma vez que esse elemento afeta o alongamento e a divisão celular. Em tais condições, as plantas não conseguem obter água e nutrientes do subsolo adequadamente, pelo seu enraizamento superficial, o que as tornam menos produtivas e mais susceptíveis à seca.

Uma alternativa para recuperar a fertilidade desses solos é a incorporação profunda de corretivos e fertilizantes. Entretanto, as técnicas atualmente disponíveis para este fim são dificultadas, ou por não ser conhecida uma metodologia que permita controlar adequadamente o alumínio permutável na parte subsuperficial dos solos, por consequência dos custos dos corretivos e de sua aplicação, ou ainda pela grande extensão de áreas formadas por solos apresentando problemas de acidez em grau considerável.

Em virtude disso, a opção que tem sido considerada mais promissora, a fim de contornar esse problema é a exploração do potencial genético das cultivares, pois sabe-se que espécies e variedades diferem amplamente na tolerância ao excesso de alumínio. A identificação e a seleção de genótipos tolerantes trarão, inevitavelmente, vantagens, independente do grau de tecnologia utilizado.

Artigo recebido em: 25/08/2009
Aceito para publicação: 12/05/2010

REFERÊNCIAS

ABICHEQUER, A. D.; BOHNEN, H.; ANGHINONI, I. Absorção, translocação e utilização de fósforo por variedades de trigo submetidas à toxidez de alumínio. **Revista Brasileira de Ciências do Solo**, Viçosa, v. 27, n. 2, p. 373-378, 2003.

AMARAL, A. S.; ANGHINONI, I.; HINRICHS, R.; BERTOL, I. Movimentação de partículas de calcário no perfil de um cambissolo em plantio direto. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 28, p. 359-367, 2004.

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. **Revista Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 63, p. 167-177, 2003.

BASSO, L. H. M.; LIMA, G. P. P.; GONÇALVES, A. N.; VILHENA, S. M. C.; PADILHA, C. C. F. Efeito do alumínio no conteúdo de poliaminas livres e atividade da fosfatase ácida durante o crescimento de brotações de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla* cultivadas in vitro. **Revista Scientia Florestalis**, Piracicaba, n. 75, p. 9-18, 2007.

BATAGLIA, O. C.; CAMARGO, C. E. O.; OLIVEIRA, O. F.; NAGAI, V.; RAMOS, V. J. Resposta da calagem de três cultivares de trigo com tolerância diferencial ao alumínio. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 9, p. 129-147, 1985.

BEN, J. R.; MORELLI, M.; ESTEFANEL, E. Influência da calagem na toxidez de alumínio para plantas de cevada. **Revista do Centro de Ciências Rurais**, Campinas, v. 6, n. 2, p. 177-189, 1976.

BRACCINI, M. D. L.; MARTINEZ, H. E. P.; BRACCINI, A. L.; MENDONÇA, S. M. Avaliação do pH da rizosfera de genótipos de café em resposta à toxidez de alumínio no solo. **Bragantia**, Campinas, v. 59, n. 1, p. 83-88, 2000.

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

CAMARGO, C. E. O. Melhoramento do trigo, Hereditariedade da tolerância à toxicidade ao alumínio. **Bragantia**, Campinas, v. 40, n. 2, p. 33-45, 1981.

CAMARGO, C. E. O.; OLIVEIRA, O. F. Efeito de diferentes concentrações de

sais em solução nutritiva na tolerância de cultivares de trigo à toxicidade ao alumínio. **Bragantia**, Campinas, v. 40, n. 8, p. 93-100, 1981.

CAMARGO, C. E. O. Evidência Genética da Tolerância ao Alumínio em Arroz. **Bragantia**, Campinas, v. 43, n. 1, p. 95-110, 1984.

CAMARGO, C. E. O.; FELÍCIO, J. C. Tolerância de cultivares de trigo, triticale e centeio em diferentes níveis de alumínio em solução nutritiva. **Bragantia**, Campinas, v. 43, n. 1, p. 9-16, 1987.

CAMARGO, C. E. O.; ALMEIDA, O. B. Tolerância de cultivares de arroz a diferentes níveis de alumínio em solução nutritiva. **Bragantia**, Campinas, v. 42, n. 17, p. 191-201, 1983.

CAMARGO, C. E. O.; PEREIRA-FILHO, A. W. P.; ROCHA-JÚNIOR, L. S. Melhoramento do trigo: XXVII, Estimativas de variância, herdabilidade e correlações em populações híbridas para produção de grãos, tolerância a toxicidade ao alumínio e altura das plantas. **Bragantia**, Campinas, v. 51, n. 1, p. 21-30, 1992.

CANÇADO, G. M. A.; CARNEIRO, N. P.; CARNEIRO, A. A.; PURCINO, A. A. C.; GUIMARAES, C. T.; ALVES, V. M. C.; PARENTONI, S. N.; SOUZA, I. R. P.; PAIVA, E. Novas Perspectivas para adaptação de Culturas ao Cerrado. **Biotecnologia, Ciência e Desenvolvimento**, Brasília, n. 23, p. 55-61, 2001.

CIOTTA, M. N.; BAYER, C.; ERNANI, P. R.; FONTOURA, S. M. V.; WOBETO, C.; ALBUQUERQUE, J. A. Manejo da calagem e os componentes da acidez de Latossolo em Plantio Direto. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 28, p. 317-326, 2004.

CODOGNOTTO, L. M.; SANTOS, D. M. M.; LEITE, I. C.; MARIN, A.; MADALENO, L. L.; KOBORI, N. N.; BANZATTO, D. A. Efeito do alumínio nos teores de clorofilas de plântulas de feijão-mungo e labe-labe. **Revista Ecosystema**, Espírito Santo do Pinhal, v. 27, n. 2, p. 27-39, 2002.

DINIZ, V. P. M.; CALBO, M. E. R. Efeito da aplicação foliar de fósforo sobre a toxidez de alumínio em plantas de tomate. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Campinas, v. 2, n. 2, p. 57-61, 1990.

DOMINGUES, A. M. G. **Tolerância das plantas ao alumínio**. 1999. 54 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Instituto de Iniciação Científica Tropical, Centro de Estudos de Produção e Tecnologia Agrícolas, Lisboa, 1999.

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

EPSTEIN, E. **Nutrição Mineral das plantas**: princípios e perspectivas. ed. São Paulo: Ed. da Universidade de São Paulo, 1975.

FAGERIA, N. K. **Solos Tropicais e Aspectos Fisiológicos das Culturas**. 425p. Brasília: EMBRAPA – DPU, 1989.

FERNANDES, M. S. **Nutrição mineral de plantas**, 432p. Viçosa: SBCS, 2006.

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 Dialética. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 34, n. 4, p. 615-621, 1999.

FOY, C. D. Effects of aluminum on plant growth. In: CARSON, E. W. Ed. **The plant root and its environment**. Charlottesville: University Press of Virginia, 1974. p. 601-642.

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

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. **Revista Ciência Rural**, Santa Maria, v. 36, n. 1, p. 72-79, 2006.

GOMES, F. T.; BORGES, A. C.; NEVES, J. C. L.; FONTES, P. C. R. Nodulação, fixação de nitrogênio e produção de matéria seca de alfafa em resposta a doses de calcário, com diferentes relações cálcio: magnésio. **Revista Ciência Rural**, Santa Maria, v. 32, n. 2, p. 925-930, 2002.

HARTWIG, I.; OLIVEIRA, A. C.; CARVALHO, F. I. F.; BERTAN, I.; JOSÉ SILVA, J. A. G.; SCHMIDT, D. A. M.; VALÉRIO, I. P.; MAIA, L. C.; FONSECA, D. A. R.; REIS, C. E. R. Mecanismos associados à tolerância ao alumínio em plantas. **Semina: Ciências Agrárias**, Londrina, v. 28, n. 2, p. 219-228, 2007.

LOPEZ, T. G. **Estúdio de la compartimentación celular em plantas modelo sometidas a estrés por alumínio**. 1989. 101 f. Tese (Doutorado em Ciências)

- Universitat Autònoma de Barcelona, Barcelona, 1989.

MALAVOLTA, E. **Elementos de Nutrição Mineral de Plantas**. São Paulo: Editora agronômica Ceres Ltda. 1980. 251 p.

MALAVOLTA, E.; PRATES, H. S.; CASALE, H.; LEÃO, H. C. Seja o doutor dos seus citros. **Informações agronômicas**, n. 65, p. 1-9, 1994.

MARIA, I. C.; ROSSETTO, R.; AMBROSANO, E. J.; CASTRO, O. M. Efeito da adição de diferentes fontes de cálcio no movimento de cátions em colunas de solo. **Revista Scientia Agrícola**, Piracicaba, v. 50, n. 1, p. 87-98, 1993.

MARIANO, E. D.; JORGE, R. A.; KELTJENS, W. G.; MENOSSI, M. Metabolism and root exudation of organic acid anions under aluminium stress, **Brazilian Journal Plant Physiology**, Campinas, v. 17, n. 1, p. 157-172, 2005.

MARTINS, C. A.; SOUZA SOBRINHO, F.; GOMES, F. T.; CÓSER, A. C.; ALVES, D. B.; ALMEIDA, M.; CUNHA, R. A.; MIGUEL, P. S. B.; ARAÚJO, J. P. M. Tolerância de genótipos de capim-elefante ao alumínio em solução. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE CIÊNCIA DO SOLO, 4., Petrolina. **Anais...** Petrolina, 2006a. 4p. 1CD ROM.

MARTINS, C. A.; SOUZA SOBRINHO, F.; GOMES, F. T.; CÓSER, A. C.; MACHADO, V. S.; FERNANDES, N. R. A.; ALVES, F. C. T.; ALVES, D. B.; ALMEIDA, M. Resposta da *Brachiaria brizantha* a diferentes concentrações de alumínio e valores de pH em solução nutritiva. In: FERTBIO, 27., Bonito, 2006. **Anais...** Bonito, 2006b. 1 CD ROM.

MASCARENHAS, H. A. A.; TANAKA, R. T. Crescimento em vasos, de cultivares de soja e de trigo em função da saturação de Alumínio. **Revista Scientia Agrícola**, Piracicaba, v. 52, n. 2, p. 257- 262, 1995.

MENDONÇA, R. J.; CAMBRAIA, J.; OLIVA, M. A.; OLIVEIRA, J. A. Capacidade de cultivares de arroz de modificar o pH de soluções nutritivas na presença de alumínio. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 40, n. 5, p. 447-452, 2005.

MIGUEL, P. S. B.; ROCHA, W. S. D.; SOUZA SOBRINHO, F.; MARTINS, C. E.; GOMES, F. T.; CARVALHO, C. A.; OLIVEIRA, A. V.; BORGES, R. A.; ARAÚJO, J. P. M.; ALMEIDA, F.; DUARTE, L. H & CAMPOS, F. P. Seleção de progênies de *Brachiaria ruziziensis* à toxidez por alumínio em solução nutritiva. In: CONGRESSO MINAS LEITE, 10., Juiz de Fora, 2008. **Anais...** Juiz de Fora, 2008.

1 CDROM.

NOLLA, A.; SCHLINDWEIN, J. A.; ANGHINONI, I. Crescimento, morfologia radicular e liberação de compostos orgânicos por plântulas de soja em função da atividade de alumínio na solução do solo de campo natural. **Revista Ciência Rural**, Santa Maria, v. 37, n.1, p. 97-101, 2007.

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.

PEIXOTO, P.H. P; PIMENTA, D. S.; CAMBRAIA, J. Alterações morfológicas e acúmulo de compostos fenólicos em plantas de sorgo sob estresse de alumínio. **Bragantia**, Campinas, v. 66, n.1, p.17-25, 2007.

PRESTES, A. M.; KONZAK, C. F.; HENDRIX, J. W. An improved seedling culture method for screening wheat for tolerance to toxic levels of aluminum. **Agronomy Abstracts**, Madison, 1975. p. 60.

REID, D. A. Genetic control of reaction to aluminium in winter barley. In: MILAN, R. A. **Barley Genetics II**. Pullman: Washington State University Press, 1970. p. 405-413.

SANCHEZ-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, v. 35, n. 9, p. 1797-1808, 2002.

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

SILVA, W. J. Seleção de milho tolerante ao alumínio. In: REUNIÃO DA SOCIEDADE DE GENÉTICA, 13., Jaboticabal. **Anais...** Jaboticabal, 1979. 7p.

SILVA, J. B. C.; NOVAIS, R. F.; SEDIYAMA, C. S. Identificação de genótipos de sorgo tolerantes a toxicidade de alumínio. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 8, p. 77-83, 1984.

SIVAGURU, M.; HORST, W. J. The Distal Part of the Transition Zone Is the Most Aluminum-Sensitive Apical Root Zone of Maize. **Plant Physiology**, Rockville, v.

116, p. 155–163, 1998.

SPHEAR, C. R.; SOUZA, L. A. C. Tempo de exposição e fonte de cálcio na seleção de soja tolerante ao alumínio em hidroponia. **Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento**. Embrapa, 2004, 16p.

WILKINSON, H. F. Nutrient movement in the vicinity of plant roots. In: FAGERIA, N. K. **Solos Tropicais e Aspectos Fisiológicos das Culturas**. Brasília: EMBRAPA – DPU, 1989. p. 420.

ZONTA, E.; CHAGAS, K. A.; COMETTI, N. N.; CASTRO, R. N.; PEREIRA, M. G.; FERNANDES, M. S. Tolerância ao alumínio em arroz de sequeiro: exsudação de ácidos orgânicos e crescimento radicular. **Agronomia**, Seropédica, v. 37, n. 1, p. 46-49, 2003.

