MECANISMO DE TOLERÂNCIA INTERNA DAS PLANTAS AO ALUMÍNIO

Leandro Rampim[1], Maria do Carmo Lana[2]

[1]Doutorando do Programa de Pós-Graduação em Agronomia - Produção Vegetal, Universidade Estadual do Oeste do Paraná – UNIOESTE, campus Marechal Cândido Rondon, PR. [2]Professor Associado-C da Universidade Estadual do Oeste do Paraná – UNIOESTE, campus Marechal Cândido Rondon, PR.
Correspondência para: Leandro Rampim - rampimleandro@yahoo.com.br.

RESUMO

A ocorrência de alumínio (Al) em concentrações tóxicas no solo é considerada como a principal causa da baixa fertilidade dos solos do cerrado no Brasil, visto que o Al é um constituinte das partículas de argila do solo. O efeito negativo da acidez do solo e da toxidez por Al na produção agrícola tem sido menos frequente em sistema de plantio direto, com ausência de resposta das culturas tanto à calagem quanto a gessagem, fato relacionado à complexação de Al pelos ácidos orgânicos. Os mecanismos de tolerância internos são aqueles em que o Al entra no simplasto e a tolerância é encontrada pela formação de quelatos no citossol, compartimentalização no vacúolo, ligação do alumínio a proteínas e atuação de enzimas tolerantes ao Al. A tolerância ao Al é geneticamente controlada e as espécies de plantas diferem significativamente quanto ao grau dessa tolerância. Devido à complexidade da fitotoxicidade do Al e dos mecanismos de tolerância apresentados pelas plantas há necessidade de investigação científica mais aprofundada para a obtenção de cultivares tolerantes, com o intuito de elevar a produtividade dos solos com presença de Al.

Palavras-chave: gesso; calagem; simplasto; fitotoxicidade; cultivares tolerantes ao Al.

INTERNAL MECHANISM OF TOLERANCE TO THE ALUMINUM ON THE PLANTS

ABSTRACT

The occurrence of toxic Al concentrations in the soil is considered the main cause of low fertility of cerrado soils in Brazil, since as the Al is a component of soil clay particules. The negative effect of soil acidity and Al toxicity in agricultural production has been less common in no tillage, and observed the lack of crop response to liming as much as the gypsum, being related to complexation of Al with organic acids. The internal tolerance mechanisms are those in which Al enters the symplast and tolerance is found for the formation of chelates in the cytosol, compartmentalization in the vacuole, aluminum bound to proteins and evolution of Al-tolerant enzymes. The tolerance to Al is genetically controlled and plant species differ significantly in the degree of tolerance. Due to the complexity of Al phytotoxicity and tolerance mechanisms displayed by plants, further scientific research is desired for obtaining tolerant cultivars to raise the productivity of soils with Al.

Keywords: gypsum, liming, symplast; phytotoxicity; cultivars tolerant to Al.

INTRODUÇÃO

A baixa fertilidade dos solos do cerrado é um problema complexo, estando relacionado à presença de Al, acidez e sazonalidade das chuvas, os quais prejudicam o desenvolvimento das plantas. Desta forma é necessário o desenvolvimento de mais pesquisas para manter a evolução da produção agrícola brasileira, conforme vêm ocorrendo na última década (CONAB, 2011). Entretanto, a ocorrência de Al em concentrações tóxicas no solo é considerada como a principal causa deste problema em muitas situações (BLAMEY et al., 1992). Em solos tropicais e subtropicais úmidos, com altas precipitações pluviométricas, nutrientes solúveis como cálcio, magnésio e potássio são lixiviados; assim como a mineralização da matéria orgânica resulta na liberação de nitrato e hidrogênio, além do efeito de fertilizantes, ocasionando a diminuição do pH. Desta forma, com o aumento da acidez do solo, também aumenta a quantidade de Al^{+3} em solução (BOHMEN, 1995), prejudicando as culturas.

O alumínio é constituinte das partículas de argila do solo, ocorrendo a sua migração para a fração trocável ou para a solução em solos com pH abaixo de 5,0. A prática da calagem pode diminuir ou até eliminar, na camada arável, os efeitos nocivos do alumínio, que podem permanecer no subsolo, impedindo que as raízes das plantas penetrem até uma maior profundidade. Em muitos casos, com a ausência de chuvas, a presença do alumínio no subsolo, além de causar um dano direto, aumenta os efeitos da seca, afetando sensivelmente, em muitos anos, a produção de grãos (CAMARGO et al., 1998; MISTRO et al., 2001). Desta forma é oportuna a utilização de cultivares com tolerância à toxicidade ao alumínio ou a adição de gesso para eliminar o Al em profundidade (ROTH et al., 1986; VITTI et al., 2008; RAMPIM et al., 2011).

Contudo, o efeito negativo da acidez do solo e da toxidez por Al na produção agrícola tem sido menos frequente em sistema de plantio direto (SPD), e neste caso, tem-se observado a ausência de resposta das culturas tanto à calagem (ALLEONI et al., 2005; CAIRES et al., 2006) como ao gesso (SILVA et al., 1984; ZAMBROSI et al., 2007). A redução da toxicidade do Al encontrada no SPD está associada a sua complexação com ácidos orgânicos (FRANCHINI et al., 2003; ZAMBROSI et al., 2007; NEIS et al., 2010).

Segundo Menosso et al. (2000) menores taxas de crescimento de raízes em genótipos de soja, em níveis crescentes de alumínio, estão associados a menores taxas de absorção de cálcio, sem contudo ser possível diferenciar os genótipos tolerantes ao alumínio. Todavia, em arroz, a cultivar

tolerante ao Al foi mais eficiente na absorção e na redução de nitrato, o que indica que esses processos são componentes importantes na tolerância ao Al (JUSTINO et al., 2006). O Al tóxico também reduziu significativamente a absorção de nitrato pelas plantas em trabalho envolvendo adubação azotada de plântulas de triticale sob toxicidade de alumínio (DOMINGUES, 2010). Por outro lado, concentrações de 10 mg L^{-1} de Al^{3+} e 100 mg L^{-1} de ácido giberélico (AG_3) são adequadas para identificar precocemente genótipos de trigo com diferentes níveis de tolerância ao alumínio tóxico (SILVA, 2006).

Em experimento realizado com genótipos de trigo no sudoeste paulista em condições de solo ácido, foi observado que os genótipos mais produtivos possuem plantas mais altas, espigas mais compridas com grãos mais pesados, além de serem os mais tolerantes nas concentrações de 2 a 6 mg L^{-1} de Al em solução nutritiva (SILVA, 2011a). Não obstante, a seleção de genótipos de *Lotus corniculatus (*cornichão), em solução nutritiva contendo 100 µmol l^{-1} de Al e 200 µmol L^{-1} de cálcio foi eficiente na obtenção de genótipos com maior tolerância ao alumínio, com destaque para o UFRGS F_2 e Draco como o mais sensível (JANKE et al., 2010). Villa et al. (2009) realizaram a seleção fenotípica de porta-enxertos de videira para tolerância ao alumínio, ou seja, seleção dos genótipos baseada no desenvolvimento em solução nutritiva contendo diferentes níveis de Al, compreendidos entre 0 e 40 mg L^{-1}

Desta forma, a absorção e o acúmulo do Al em diferentes partes da planta afetam células e suas organelas em nível morfológico, citogenético e fisiológico, prejudicando seu desenvolvimento principalmente na parte radicular (KUMAR et al., 1995; WAGATSUMA et al., 1995).

O Al se liga preferencialmente aos componentes da parede celular, por ser um ligante metálico, o qual apresenta alta afinidade por grupos carboxila e fosfato, além da preferência por doadores de oxigênio (ZHANG; TAYLOR, 1991). No entanto, há resultados de pesquisa que demonstram que o Al é transportado para dentro das células, pela membrana plasmática da raiz, após um período de exposição do tecido radicular ao Al (LAZOF et al., 1994).

Espécies vegetais como trigo sarraceno *(Fagopyrum esculentum)* e chá (*Camellia sinensis* L.) apresentam mecanismos de tolerância ao Al, através da capacidade de inativação e armazenamento de Al em formas não tóxicas nas folhas. Por outro lado, os distúrbios induzidos por Al em rotas metabólicas ainda são desconhecidos, assim como a relação desses distúrbios com as mudanças nas concentrações de ácidos

orgânicos em raízes que estão sob estresse de Al (MARIANO et al., 2005).

1 - MECANISMOS DE TOLERÂNCIA

Os mecanismos de tolerância ao Al podem ser agrupados em duas categorias. O mecanismo de tolerância baseado no apoplasto é chamado de mecanismo de tolerância externo (exclusão ou sítio de detoxificação) e o mecanismo de tolerância interno, ocorre através da imobilização no simplasto. Os mecanismos de exclusão são aqueles onde o Al é impedido de atravessar a membrana plasmática e entrar no simplasto, podendo incluir imobilização na parece celular, permeabilidade seletiva da membrana plasmática, indução de barreira de pH na rizosfera pela própria planta, exsudação de quelatos ligantes, exsudação de fosfatos e efluxo de Al. Contudo, segundo Echart e Cavalli-Molina (2001) sabe-se que as plantas podem ser tolerantes, por serem capazes de suportar altos níveis de Al no simplasto ou por se desintoxicarem do mesmo após sua entrada na célula. Desta forma, os mecanismos de tolerância interna são aqueles em que o Al entra no simplasto e a tolerância é encontrada pela formação de quelatos no citossol, compartimentalização no vacúolo, ligação do alumínio a proteínas e atuação de enzimas tolerantes ao Al (TAYLOR, 1991).

2 - MECANISMOS DE TOLERÂNCIA INTERNA

Formação de quelatos no citosol.

O aumento na produção de ácidos orgânicos por cultivares tolerantes pode ter papel importante na redução da fitotoxidez do Al no citossol (MARSCHNER, 2011). Lee e Foy (1986) relataram que raízes de cultivares tolerantes de *Phaseolus vulgaris, Triticum aestivum e Zea mays* mostraram maior concentração de citrato e malato do que raízes de cultivares sensíveis, ambas na presença e ausência de Al. Em trabalho realizado logo após a emergência da cultura de milho, a avaliação da detoxificação interna de Al pelos ácidos orgânicos também verificou a presença de citrato e malato na variedade tolerante (PINTRO et al., 1995). Este aumento da concentração de ácidos orgânicos propicia a formação de quelatos no citossol, impedindo a fitotoxicidade devido a presença de Al no simplasto em plantas tolerantes. Desta maneira, mais de 100 espécies de plantas acumulam Al nas partes internas sem demonstrar sintomas de toxidez (BARCELÓ; POSCHENRIRDER, 2002).

Um problema gerado pela formação de quelatos de Al é a indicação de que concentrações de ácidos orgânicos nas folhas e raízes declinam sob condições de estresse por alumínio, ao ponto que este declínio é

mais acentuado nas cultivares sensíveis (LEE; FOY, 1986). Provavelmente a habilidade das plantas em manter concentrações de ácidos orgânicos, tanto ao evitar a interrupção da síntese de ácidos orgânicos ou evitar a degradação destes ácidos em presença de Al, pode ter papel importante na tolerância; no entanto, não é claro se este processo atua como um mecanismo de tolerância primário (BRACINI et al., 2000).

A formação de quelatos no citosol confere às plantas capacidade de inativar e de armazenar o Al em formas não tóxicas nas folhas. Os distúrbios induzidos por Al em rotas metabólicas ainda são desconhecidos, assim como a relação destas anomalias com as mudanças nas concentrações de ácidos orgânicos em raízes que estão sob estresse de Al. Altas concentrações internas de ácidos orgânicos nas raízes nem sempre levam a taxas elevadas de exsudação desses compostos, mesmo quando a variabilidade espacial da concentração e da exsudação ao longo do eixo radicular é considerada. Certamente, o Al induz grande permeabilidade de ácidos orgânicos em células jovens da raiz (MARIANO, 2005).

Foy (1986) observou que a concentração de Al nas plantas pode chegar a níveis superiores a 1000 mg kg^{-1} de Al nas folhas. A ocorrência de altas concentrações de Al sugere que o acúmulo deste elemento nas plantas ocorre a partir de um mecanismo evoluído para absorver e translocar o Al das raízes até as folhas. Ma e Hiradate (2000) desenvolveram um modelo para explicar a absorção, translocação e acumulação de Al nas folhas de trigo sarraceno *(Fagopyrum esculentum)*, segundo o qual, após a passagem do Al pela membrana plasmática através de proteínas transportadoras, este íon é quelatizado pelo oxalato, pois está presente em alta concentração no citossol. Tal processo ocorre sem causar danos às plantas (MA; MIYASAKA, 1998).

A elucidação dos mecanismos que definem o comportamento diferencial entre genótipos de soja quanto à toxidez de Al facilita a utilização tanto da variabilidade genética existente como daquela produzida através de transformação genética. No trabalho executado por Menosso et al. (2001), com solução contendo 50 mg L^{-1} de Ca e 0,0 e 0,2 mg L^{-1} de Al, com pH inicial de 4,76, houve maior crescimento de raízes nas cultivares tolerantes, não ocorrendo alterações do pH da solução que tivessem relação com a tolerância das cultivares ao alumínio. Neste trabalho, a presença do Al reduziu o conteúdo dos ácidos cítrico, lático, succínico, oxálico e málico, em ambos os grupos de cultivares avaliados, porém com maior redução no grupo das cultivares sensíveis, sendo que o ácido cítrico foi encontrado em maior quantidade nas cultivares tolerantes. A capacidade das

cultivares de soja FT-1 e FT-6 (Veneza) de alterar o conteúdo de ácidos orgânicos não-voláteis, principalmente o ácido cítrico que pode complexar o Al, indica que este mecanismo pode ser importante para a tolerância a esse elemento.

Recentemente foi detectado que a tolerância ao Al^{3+} na cultura da soja, cultivar CD 214RR pode estar relacionada ao armazenamento de Al no vacúolo (MARSCHNER, 2011), fato evidenciado pelo aumento de Al no teor foliar (RAMPIM et al., 2011).

Compartimentalização no vacúolo

O Al pode ser isolado em sítios, tal como o vacúolo, o qual pode ser insensível ao Al, mesmo que as evidências indiquem que a compartimentalização de Al seja deficiente (TAYLOR, 1988), demonstrando a interferência do vacúolo no auxílio à tolerância das plantas ao Al. Todavia, também foi observado seqüestro de Al no vacúolo através da formação de complexos de Al com oxalato (SHEN et al., 2002).

Jensen et al (1989) observaram decréscimo na solubilidade do fosfato inorgânico concentrado no vacúolo de *Fagus sylvatica* (faia) em presença de Al, que pode refletir a precipitação de complexos insolúveis de Al-fosfatos no vacúolo. Entretanto, uma hipótese alternativa para queda do fósforo (P) vacuolar seria a indução de deficiência de P em presença de Al.

Tice et al. (1992) ao avaliarem raízes de trigo expostas por 48 horas ao Al, utilizando coloração com *morin*, não detectaram Al em vacúolos de células da extremidade da raiz, nem em cultivares sensíveis de trigo nem em cultivares tolerantes. Diferentemente, Barceló et al. (1996) em trabalho realizado com microanálises de raio-X, observaram depósitos densos de elétrons em vacúolos da ponta de raízes extraídas de plântulas de milho acondicionadas em Al^{3+} por 24 a 120h, caracterizando a presença de Al. Além disso, estes autores detectaram Al associado a concentrações elevadas de P, não encontrando no entanto diferenças entre cultivares, ao ponto que não foi possível estabelecer relação entre a concentração de Al nos vacúolos e o índice de tolerância ao Al, o qual é baseado no crescimento das raízes.

Alumínio ligado a proteínas

Taylor (1988) indicou que as plantas podem possuir metais ligados a proteínas, as quais detoxificam estes metais do citossol. Contudo, a ocorrência de Al ligado a proteínas é menor. Aniol (1984) relatou que a tolerância de cultivares de *Triticum aestivum* aumentou no pré-tratamento com Al, sendo que tal efeito estava mais presente na

cultivar tolerante, sugerindo a ocorrência de Al ligado a proteína**.**

O teor proteico e a expressão gênica foram avaliados em ápices de raiz primária de plântulas de milho expostas ao Al. Os resultados demonstraram que o teor proteico ao longo do ápice da raiz da linhagem de milho tolerante não foi afetado pelo Al, mas decresceu na linhagem sensível, havendo decréscimo na expressão de proteínas. Isto sugere que algumas destas proteínas possam ter papel importante na tolerância das plantas aos metais, atuando como peptídeos ligantes. Assim, a manutenção da expressão proteica é um componente importante da tolerância das plantas ao Al (SOUZA et al., 2002). Basu et al. (1994) também identificaram duas proteínas no ápice de raízes de cultivar de trigo tolerante ao Al, induzidas pela exposição ao Al durante 24 – 96 horas. Essas mesmas proteínas não foram encontradas no ápice radicular da cultivar sensível.

Entretanto, a questão levantada em relação a esta hipótese está relacionada a forma de Al presente no citossol, principalmente como espécie aniônica [$Al(OH)_4$] ou neutra [$Al(OH)_3.3H_2O$]. Por meio dessas formas não se pode esperar uma proteína ligada ao Al para adquirir alguma semelhança a cátions ligados a proteínas (TAYLOR, 1988; TAYLOR, 1991).

Atuação de enzimas tolerantes ao Al

Rengel e Robison (1989) observaram uma inibição competitiva na absorção do Mg na presença do Al, aumentando o Km para absorção de Mg. Este efeito era maior na cultivar sensível do que na cultivar tolerante de *Lolium multiflorum* (trevo), indicando que a enzima transportadora da cultivar tolerante apresentava maior afinidade (baixo Km) por Mg em condições de estresse por Al. Tal fato demonstra que no caso de plantas tolerantes ao Al, a ocorrência de menor concentração de Mg no solo é suficiente para atender a necessidade de Mg como cofator das enzimas transportadoras, ao ponto que na presença de Al as enzimas não sofrem prejuízos metabólicos.

Alteração da composição de ácidos graxos

Estudos recentes tem encontrado interferência do Al na composição de ácidos graxos nas plantas. Em experimento realizado por Peixoto e Cambraia (2009) foi detectada a influência do Al sobre a composição de ácidos graxos em raízes de duas cultivares de sorgo [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] com tolerância diferencial ao Al. Após a exposição das plantas ao Al, as raízes foram coletadas para a extração dos lipídios e determinação de sua composição em ácidos graxos. Observou-se que o Al modifica a

proporção relativa dos ácidos esteárico, oléico e linolênico nas duas cultivares de sorgo, sendo que os teores dos ácidos esteárico e oléico aumentaram apenas na cultivar de sorgo BR006R, a qual é tolerante ao Al.

3 – GENÉTICA NA TOLERÂNCIA

De acordo com Camargo (1981), a utilização de cruzamentos entre quatro genótipos de trigo apresentando diferentes reações à toxicidade de Al em condição de solo ácido, demonstrou-se haver genes, ou blocos de genes, que teriam um comportamento de dominância em concentrações mais baixas de Al. Esta dominância é quebrada à medida que a concentração de alumínio aumenta. Assim a expressão genética da tolerância ao alumínio é também influenciada pela severidade do estresse. Os cultivares IAC-24 e Anahuac representaram um largo espectro de diversidade genética para a tolerância à toxicidade de alumínio em soluções nutritivas (CAMARGO et al., 1999).

A seleção e o melhoramento visando tolerância ao alumínio são procedimentos valiosos para aumentar a produção de milho (*Zea mays* L.) em solos ácidos. Foram realizadas comparações utilizando três variáveis: produção de grãos, altura de planta e dias até florescimento, de forma que as populações apresentaram comportamento semelhante nos locais de alta produtividade, e as diferenças entre as tolerantes e suscetíveis ficaram mais evidentes a medida que houve aumento da toxidez por alumínio (GIAVENO; MIRANDA FILHO, 2002), demonstrando que a tolerância está relacionada a blocos de genes.

Espécies de plantas diferem significativamente na tolerância ao excesso de Al disponível em solos ácidos ou em soluções nutritivas. Entre os cereais, a espécie mais tolerante é o centeio, seguido pela aveia, trigo e cevada (GALLEGO; BENITO, 1997). Segundo Silva et al. (2010), linhagens de trigo duro selecionadas pelo programa de melhoramento do Instituto Agronômico de Campinas (IAC) são tolerantes ao alumínio, enquanto que cultivares-controle oriundas de introduções do Centro Internacional de Melhoramento de Milho e Trigo (CIMMYT, México) são altamente sensíveis ao alumínio. Cultivares de trigo de alto potencial produtivo, porte baixo, resistentes ao acamamento e tolerantes ao alumínio tóxico do solo são importantes para o desenvolvimento da triticultura (CAMARGO et al., 2000). Desta forma, os genótipos tolerantes ao alumínio podem ser empregados como fontes genéticas nos programas de melhoramento (MISTRO et al., 2001).

Bitencourt (2011) constatou a possibilidade de utilizar genitores visando o

desenvolvimento de populações segregantes para estudos de herança e mapeamento de genes e/ou locos relacionados à tolerância ao alumínio em capim braquiária. Quanto ao melhoramento de plantas, nos últimos 40 anos, tem sido realizado esforços na busca de genótipos de milho com tolerância ao alumínio. A compreensão da variabilidade existente através da distância genética entre genótipos serve como base para a definição de cruzamentos que possibilitem a obtenção de ganho genético (CONCEIÇÃO et al., 2010). Desta maneira, é possível constatar que a tolerância ao Al é geneticamente controlada, sendo poligênica na maioria das espécies comerciais.

A análise genética em diferentes espécies de cereais mostrou que a tolerância ao Al 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 (GALLEGO; BENITO, 1997).

É importante ressaltar que na maioria das espécies ocorrem vários mecanismos de tolerância ao Al, sejam estes de tolerância interna e/ou externa, principalmente pelo fato de ser comprovado haver blocos gênicos envolvidos na tolerância. Com isto, é possível compreender o fato das espécies possuírem níveis de tolerância ao Al, pois conforme aumenta-se a concentração de Al na solução/solo reduz-se a tolerância das plantas, ou seja, conforme aumenta-se a concentração de Al ocorre saturação dos mecanismos de tolerância, iniciando-se o processo de toxidez às plantas.

4 - PESQUISAS RECENTES SOBRE ALUMÍNIO

SANTOS et al. (2011a) conduziram um trabalho com o objetivo de selecionar e caracterizar genótipos de *Lotus corniculatus* com respostas contrastantes à toxidez por alumínio utilizando quatro cultivares (São Gabriel, San Gabriel, Draco, Estanzuela) e uma população (UFRGS), os quais foram submetidos a duas seleções consecutivas em solos com 30-35% de saturação por alumínio. Os indivíduos selecionados foram comparados ao germoplasma de origem por avaliação agronômica e os genótipos selecionados pela tolerância ao alumínio tóxico (UFRGS) foram, de modo geral, superiores aos germoplasmas originais; enquanto aqueles selecionados pela sensibilidade, parecem ter sido selecionados pelo menor vigor, pois foram inferiores ao germoplasma original, mesmo em situações de ausência de alumínio tóxico. A realização de testes a campo e a multiplicação de sementes destes genótipos é importante para posterior uso em áreas que apresentem limitação ao Al.

Em trabalho realizado por Bitencourt et al. (2011) objetivou-se avaliar a

tolerância ao alumínio de cinco genótipos de *Urochloa decumbens* (D24, CD24-2, CD24-27, CD24-45 e D62) e cinco de *Urochloa ruziziensis* (R30, R44, R46, R50 e R125) em cultivo hidropônico durante 21 dias com solução 1 (200 µM $CaCl_2$, pH 4,2) e solução 2 (200 µM $CaCl_2$ + 200 µM $AlCl_3$, pH 4,2). Foram encontradas médias de comprimento da raiz principal na ausência e na presença de alumínio semelhantes estatisticamente para D62 (*Urochloa decumbens* cv. Basilisk), CD24-45 e R46 e para o diâmetro da raiz principal também foram semelhantes para CD24-2, CD24-27 e D62. Contudo, o genótipo D62 foi o único classificado como tolerante ao alumínio e o R50, o único sensível. Tais resultados podem ser utilizados na escolha de genitores, estudos de herança e mapeamento de genes e/ou locos relacionados à tolerância ao alumínio em *Urochloa.*

Santos et al. (2011b) analisaram a diversidade genética de 14 materiais de *Lotus corniculatus* L. por meio de marcadores microssatélites, com quatro cultivares e uma população de *L. corniculatus*. O resultado da análise de agrupamento com base nos índices de similaridade mostrou a formação de três grupos: um englobando germoplasmas e genótipos selecionados para sensibilidade ao alumínio e outros dois formados por genótipos selecionados visando tolerância ao alumínio tóxico. O uso de marcadores microssatélites permite a distinção de genótipos oriundos de programa de seleção visando tolerância à toxidez por alumínio (SANTOS et al., 2011c).

Em trabalho realizado por Conceição et al. (2010) com o objetivo de estudar o caráter "tolerância ao alumínio" em milho, avaliaram híbridos comerciais tolerantes e sensíveis ao Al com descendentes em F_3, os quais foram obtidos de 10 híbridos F_1, que forneceram sementes F_2 e foram autofecundadas e avançadas até famílias F_3. As hibridações entre linhagens obtidas de famílias distantes, originadas de cruzamentos distintos, apresentaram desempenho superior e apresentam-se como promissoras para ganhos em tolerância ao alumínio, sendo que os caracteres rendimento e número de espigas por planta são indicados para selecionar linhagens superiores de milho.

O trigo duro (*Triticum durum* Desf.) é utilizado para o preparo de massas e no Brasil ainda não ocorre seu cultivo extensivo, principalmente, em decorrência de problemas com sua adaptação aos solos ácidos, devido aos níveis tóxicos de alumínio. Desta forma, visando estimar a herança da tolerância à toxicidade de alumínio, Guercio e Camargo (2011) efetuaram cruzamentos entre um genótipo de trigo duro tolerante (P33) e um sensível (IAC-1003) para a obtenção do híbrido em geração F1 e

gerações seguintes. Os genótipos foram testados a tolerância à toxicidade de alumínio em soluções nutritivas contendo 2 mg L^{-1} de Al^{3+}, através da medida da raiz primária central comparando com a solução nutritiva completa. Com o trabalho verificou-se que o genótipo P33 diferiu do IAC-1003 por um par de alelos dominantes para a tolerância ao alumínio nas soluções nutritivas, ou seja, é possível usar o genótipo P33 como fonte de tolerância ao alumínio em programas de melhoramento de trigo duro.

Em estudo realizado para avaliar a adaptabilidade e estabilidade de 18 linhagens e duas cultivares de trigo quanto à produção de grãos, altura de plantas e tolerância ao alumínio em solos ácidos e corrigidos, no período de 2006 a 2008, verificou-se que as linhagens 13 e 17, tolerantes a 8 e 10 mg L^{-1} de Al^{3+}, apresentaram adaptabilidade e estabilidade ampla para produção de grãos, maior massa de cem grãos e resistência ao acamamento. A cultivar IAC-370 e a linhagem 6, tolerantes a 4 e 8 mg L^{-1} de Al^{3+}, foram responsivas à melhoria do ambiente. Os genótipos 13 e 17 foram os mais tolerantes na presença de 2 a 6 mg L^{-1} de Al^{3+} em solução nutritiva e foram os mais produtivos em solo ácido (SILVA et al., 2011b).

Não obstante, em trabalho com hidroponia realizado por Portaluppi et al. (2010), avaliaram-se concentrações de Al^{3+} entre 0,5 (cevada), 2 e 6 (triticale), 6 e 10 (centeio) e 2 mg L^{-1} (trigo e *Aegilops tauschii*). Os autores concluíram que existe relação direta entre a tolerância/sensibilidade e resistência/suscetibilidade ao alumínio para os genótipos de trigo, cevada, triticale e centeio, tanto em cultivo hidropônico quanto em campo. Desta forma a seleção inicial de cereais de inverno em cultivo hidropônico é uma ferramenta de apoio eficiente aos programas de melhoramento genético para tolerância ao alumínio.

A germinação das sementes pode ser fortemente influenciada pelas condições ambientais, afetando o estabelecimento de comunidades vegetais. Yamashita e Guimarães (2011) estudaram o efeito tóxico da presença de alumínio no substrato durante a germinação de sementes de *Conyza*. A germinação foi reduzida pela presença de alumínio no substrato, havendo decréscimos significativos a partir de 1,5 $cmol_c$ dm^{-3} para as sementes de ambas as espécies, enquanto a velocidade de germinação foi prejudicada a partir da menor concentração de alumínio testada (0,5 $cmol_c$ dm^{-3}), demonstrando que as sementes de *Conyza canadensis* e *C. bonariensis* são sensíveis à presença de alumínio no substrato de germinação.

Silva et al. (2011) observaram os efeitos de níveis de cálcio no crescimento do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L. cv. Talismã) cultivado em solução nutritiva, na presença

de alumínio. As plantas de feijoeiro foram cultivadas durante 45 dias com doses crescentes de cálcio, nas concentrações de 0; 25; 50; 100 e; 200 mg dm^{-3} e dose única de alumínio a 15 mg dm^{-3}. O nível de 100 mg dm^{-3} de cálcio, favoreceu o desenvolvimento do sistema radicular e da parte aérea das plantas de feijoeiro inibindo a toxidez de alumínio.

De forma semelhante, na cultura do arroz, o Si fornecido ao solo contribuiu para amenizar a toxidez por Al tanto em cultivar tolerante (BRS Talento) quanto em cultivar sensível (Guarani), porém houve acréscimo em produtividade apenas no cultivar BRS Talento. Também houve correlação positiva para produtividade de grãos e teor de Si nas folhas para o cultivar BRS Talento. Entretanto, o teor de Al nas folhas correlacionou-se com a produtividade de forma negativa, além do fato de ter ocorrido correlação negativa entre os teores de Si e Al nas folhas, indicando a existência de interação entre Si e Al em plantas de arroz (FREITAS et al., 2012).

Acrescenta-se o caso das plantas medicinais, que desempenham papel importante na saúde pública, especialmente em países em desenvolvimento, e entre elas *Cunila galioides* Benth., que é uma planta nativa de ocorrência no sul do Brasil. Os flavonoides presentes em quantidades significativas em algumas espécies de *Cunila* sp. possuem diversas propriedades, sendo que seu teor pode ser afetado por estresse de alumínio. A população de *Cunila galiodes* proveniente de André Rocha foi a mais tolerante à adição de 30 mg L^{-1} de Al^{3+} em solução, enquanto que a população de Bom Jardim da Serra foi a mais sensível. A concentração de flavonoides aumentou significativamente nas populações tolerantes ao alumínio, indicando uma relação entre a tolerância ao Al^{3+} e a produção de flavonoides, o que pode ser interessante do ponto de vista medicinal (MOSSI et al., 2011).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Embora um volume de conhecimento tenha sido construído, o entendimento da fisiologia da tolerância ao alumínio em plantas cultivadas é ainda rudimentar. Progressos na definição dos sítios primários da toxicidade ao Al requerem o desenvolvimento de novas técnicas capazes de detectar a entrada do Al no apoplasto e no simplasto num período relativamente curto.

É necessário o desenvolvimento de técnicas que permitam verificar a ocorrência, assim como medir a atividade de canais permeáveis a ácidos orgânicos nas membranas plasmáticas das células da parte apical da raiz. O Al provavelmente necessita interagir com algum componente da membrana plasmática para promover o

efluxo de ácidos orgânicos, mas, ao mesmo tempo, a membrana precisa ser protegida dos efeitos tóxicos do Al.

Estudos do controle genético da tolerância ao Al tornam-se extremamente importantes para a continuidade dos programas de melhoramento que visam produzir cultivares economicamente viáveis para solos ácidos como já vem sendo realizado com a cultura da soja. A identificação de marcadores moleculares ligados a genes de tolerância ao Al auxiliará nos programas de melhoramento uma vez que poderão contribuir para incrementar a eficiência do processo através de seleção assistida. Em adição, há a necessidade de executar a transferência genética de genes de tolerância ao Al em culturas de elevado interesse econômico.

Devido à complexidade da fitotoxicidade do Al e dos mecanismos de tolerância apresentados pelas plantas, bem como da interação com diferentes fatores do solo, esse problema, além de ser um desafio para a biologia molecular vegetal, tem que ser alvo de cooperação entre cientistas de solo, melhoristas de plantas, bioquímicos vegetais e fitopatologistas, para possibilitar a separação dos sintomas de toxidez por Al dos sintomas de doenças.

Recentemente, foi identificado que alguns fungos micorrízicos são capazes de detoxificar o Al na rizosfera através da exudação de ácidos orgânicos.

Sem dúvida, uma abordagem multidisciplinar é essencial para a elucidação dos vários aspectos envolvidos na fitotoxicidade do Al e para a obtenção de cultivares tolerantes, e ao mesmo tempo permitir melhor aproveitamento dos solos ácidos, ricos em Al, que representam um sério problema no Brasil. Visto que tal situação pode ser manejada e revertida com a aplicação de gesso, em que a adição de cálcio ao permite reduzir a disponibilidade de Al^{3+}, e consequentemente proporciona redução na saturação por Al, fato que favorece o desenvolvimento de espécies e/ou cultivares suscetíveis ao Al. Acrescenta-se a isto, a necessidade de alta relação de Ca/Al e Mg/Al no solo, visto que proporciona maior nível de Ca e Mg no tecido foliar, minimizando os danos da presença de alumínio, sobretudo realizar manejos que permitam incrementar matéria orgânica no sistema de plantio direto.

REFERÊNCIAS

ALLEONI, L.R.F.; CAMBRI, M.A.;CAIRES, E.F. Atributos químicos de um Latossolo de cerrado sob plantio direto, de acordo com doses e formas de aplicação de calcário. **Revista Brasileira de Ciências do Solo**, v. 29, n. 6, p. 923-934, 2005. http://dx.doi.org/10.1590/S0100-06832005000600010

ANIOL, A. Induction of aluminum tolerance in wheat seedlings by low doses of aluminum in the nutrient solution. **Plant Physiology**, v. 76, n. 3, p. 551-555,1984. http://dx.doi.org/10.1104/pp.76.3.551

BARCELÓ, J.; POSCHENRIEDER, C. Fast root growth responses, root exudates, and internal detoxification as clues to the mechanisms of aluminium toxicity and resistance: a review. **Environmental and Experimental Botany**, v. 48, n. 1, p. 75-92, 2002. http://dx.doi.org/10.1016/S0098-8472(02)00013-8

BARCELÓ, J.; POSCHENRIEDER, C.H.; VÁZQUEZ, M.D. Aluminum phytotoxicity. **Fertilizer Research**, v. 43, n. 3 ,p. 217-223, 1996.

BASU, A.; BASU, U.; TAYLOR, G.J. Induction of microsomal membrane proteins in rootes of aluminum-resistant cultivar of *Trititum aestivum* L. under conditions of aluminum stress. **Plant Physiology,** v. 104, n. 3, p. 1007-1013, 1994. doi:10.1104/pp.104.3.1007

BITENCOURT, G.A. Aluminum tolerance on genotypes of signal grass. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 40, n. 2, p. 245-250, 2011. http://dx.doi.org/10.1590/S1516-35982011000200003

BLAMEY, F.P.C.; ROBINSON, N.J.; ASHER, C.J. Interspecific differences in aluminium tolerance in relation to root cation-exchange capacity. **Plant and Soil**, v. 146, p. 77-82, 1992.

BOHNEN, H. Acidez e calagem. In: GIANELLO, C., BISSANI, C.A., TEDESCO, M.J. (eds.) **Princípios de fertilidade de solo.** Porto Alegre: Dep. de Solos. Fac. de Agronomia. UFRGS, 1995. p. 51-76.

BRACCINI, M.C.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**, v. 59, n. 1, p. 83-88, 2000. http://dx.doi.org/10.1590/S0006-87052000000100013

CAIRES, E.F.; GARBUIO, F.J.; ALLEONI, L.R. F.; CAMBRI, M.A. Calagem superficial e cobertura de aveia preta antecedendo os cultivos de milho e soja em sistema de plantio direto. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 30, n. 1, p. 87-98, 2006. http://dx.doi.org/10.1590/S0100-06832006000100010

CAMARGO, C.E.O.; FERREIRA-FILHO, A.W.P.; FELICIO, J.C. Estimativas de herdabilidade e correlações quanto à produção de grãos e outras características agronômicas em populações de trigo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira,** v. 35, n. 2, p. 369-379, 2000. http://dx.doi.org/10.1590/S0100-204X2000000200016

CAMARGO, C.E.O.; FERREIRA FILHO, A.W.P. Tolerância ao alumínio e características agronômicas em populações híbridas de trigo: estimativas de variância, herdabilidade e correlações. **Scientia Agricola**, v. 56, n. 2, p. 449-457, 1999. http://dx.doi.org/10.1590/S0103-90161999000200027

CAMARGO, C.E.O.; FERREIRA FILHO, A.W.P.; FREITAS, J.G. Avaliação de genótipos de centeio, triticale, trigo comum e trigo duro quanto à tolerância ao alumínio em solução nutritiva. **Scientia Agricola**, v. 55, n. 2, p. 227-232, 1998. http://dx.doi.org/10.1590/S0103-90161998000200010

CAMARGO, C.E.O. Melhoramento do trigo: I. Hereditariedade da tolerância ao alumínio tóxico. **Bragantia**, v. 40, n. 1, p. 33-45, 1981. http://dx.doi.org/10.1590/S0006-87051981000100004

CONAB - Companhia Nacional de Abastecimento. Acompanhamento da safra Brasileira: grãos, nono levantamento junho 2011/ Companhia Nacional de

Abastecimento, Brasília: Conab, 2011. Disponível em: <http://www.conab.gov.br/OlalaCMS/uploads/arquivos/11_06_09_08_50_47_graos_-_boletim_junho-2011.pdf>. Acesso em: 25 jun. 2011.

CONCEICAO, L.D.H.C.S.; DOERR, L.M.W.; BARBOSA NETO, J.F. Seleção para tolerância ao alumínio em milho com base em parâmetros genéticos e análise multivariada. **Bragantia,** v. 69, n.4, p. 807-814, 2010. http://dx.doi.org/10.1590/S0006-87052010000400005

DOMINGUES, A.M. Adubação azotada de plântulas de triticale sob toxicidade de alumínio. **Revista de Ciências Agrárias**, v. 33, n. 2, p. 40-52, 2010.

ECHART, C.L.; CAVALLI-MOLINA, S. Fitotoxicidade do alumínio: efeitos, mecanismo de tolerância e seu controle genético. **Ciência Rural,** v. 31, n. 3, p. 531-541. 2001. http://dx.doi.org/10.1590/S0103-84782001000300030

FOY, C.D. Physiological effects of hydrogen, aluminium and manganese toxicities in acid soil. In: Adams, F. (ed). **Soil acidity and liming**. 2th ed. Madison, USA: ASA, CSSA, and SSSA, 1986. p.57–97. Agronomy Monograph 12.

FRANCHINI, J.C.; HOFFMANN-CAMPO, C.B.; TORRES, E.; MIYAZAWA, M.; PAVAN, M.A. Organic composition of green manures during growth and its effect on cation mobilization in an acid oxisol. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v. 34, p. 2045-2058, 2003. DOI:10.1081/CSS-120023237

FREITAS, L.B.; FERNANDES, D.M.; MAIA, S.C. M. Interação silício e alumínio nas plantas de arroz de terras altas cultivadas em solo com alumínio. **Revista Brasileira de Ciências do Solo**, v. 36, n. 2, p. 507-515, 2012. http://dx.doi.org/10.1590/S0100-06832012000200020

GALLEGO, F.J., BENITO, C. Genetic control of aluminium tolerance in rye (*Secale cereale* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, v. 92, n. 6, p. 688-695, 1997.

GIAVENO, C.D.; MIRANDA FILHO, J.B. Métodos de seleção de plântulas de milho no campo em relação à tolerância ao alumínio. **Scientia Agricola**, v. 59, n. 4, p. 807-810, 2002. http://dx.doi.org/10.1590/S0103-90162002000400028

GUERCIO, A.M.F.; CAMARGO, C.E.O. Herança da tolerância à toxicidade de alumínio em trigo duro. **Bragantia**, v. 70, n.4, p. 775-780, 2011. http://dx.doi.org/10.1590/S0006-87052011000400007

JANKE, A.; DALL'AGNOL, M.; SANTOS, A. M.; BISSANI, C.A. Seleção de populações de *Lotus corniculatus* L. com maior tolerância ao alumínio em solução nutritiva. **Revista Brasileira de Zootecnia,** v. 39, n.11, p. 2366-2370, 2010. http://dx.doi.org/10.1590/S1516-35982010001100008

JENSEN, P.; PETTERSONS, S.; DRAKENBERG, T.; ASP, H. Aluminum effects on vacuolar phophorus in roots of beech (*Fagus sylvatica* L.). **Journal of Plant Physiology**, v. 134, p. 37-42, 1989. http://dx.doi.org/10.1016/S0176-1617(89)80199-3

JUSTINO, G.C.; CAMBRAIA, J.; OLIVA, M.A.; OLIVEIRA, J.A. Absorção e redução de nitrato em duas cultivares de arroz na presença de alumínio. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 41, n. 8, p. 1285-1290, 2006. http://dx.doi.org/10.1590/S0100-204X2006000800011

KUMAR, P.B.A.N.; DUSHENKOV, V.; MOTTO, H. Phytoextraction: the use of plants to remove heavy metals from soils.

Environmental Science Technology, v. 29, n. 5, p. 1232-1238, 1995. DOI: 10.1021/es00005a014

LAZOF, D.B.; GOLDSMITH, J.G.; RUFTY, T.M. Rapid uptake of aluminum into cells of intact soybean root tips. A microanalytical study using secondary ion mass spectromatry. **Plant Physiology**, v. 106, n. 3, p. 1107-1114, 1994. doi:10.1104/pp.106.3.1007

LEE, E.H.; FOY, C.D. Aluminum tolerances of two snapbean cultivars related to organic acid content evaluated by high-permormance liquid chromatography. **Journal of Plant Nutrition,** v. 9, n. 12, p. 1481-1498, 1986. DOI:10.1080/01904168609363544

MA, J.F.; HIRADATE, S. Form of aluminium for uptake and translocation in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench.). **Planta**, v. 211, p. 355–360, 2000.

MA, Z.; MIYASAKA, S.C. Oxalate exudation by taro in response to Al. **Plant Physiology,** v.118, n. 3, p.861-865, 1998. doi:10.1104/pp.118.3.861

MARIANO, E.D.; JORGE, R.A.; KELTJENS, W. G. Metabolismo e exsudação de ânions de ácidos orgânicos sob estresse de alumínio. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 17, n.1, p. 157-172, 2005. http://dx.doi.org/10.1590/S1677-04202005000100013

MARSCHNER, P. **Marschner's mineral nutrition of higher plants**. 3th ed. Adelaide, Australia: School of Agriculture, Food and Wine, 2011. p.649.

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**, v. 36, n. 11, p. 1339-1345, 2001. http://dx.doi.org/10.1590/S0100-204X2001001100003

MENOSSO, O.G.; COSTA, J.A.; ANGHINONI, I.; BOHNEN, H. Tolerância de genótipos de soja ao alumínio em solução. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 35, n.11, p. 2157-2166, 2000. http://dx.doi.org/10.1590/S0100-204X2000001100006

MISTRO, J.C.; CAMARGO, C.E.O.; PETTINELLI-JUNIOR, A. Avaliação de genótipos de trigo, de diferentes origens, em relação à toxicidade de alumínio. **Bragantia**, v. 60, n. 3, p. 177-184, 2001. http://dx.doi.org/10.1590/S0006-87052001000300004

MOSSI, A.J.; PAULETTI, G.F.; ROTA, L.; ECHEVERRIGARAY, S.; BARROS, I.B.I.; OLIVEIRA, J.V.; PAROUL, N.; CANSIAN, R.L. Efeito da concentração de alumínio sobre o crescimento e produção metabolitos secundários em três quimiotipos da planta medicinal *Cunila galioides* Benth. **Brazilian Journal of Biology**, v. 71, n. 4, p. 1003-1009, 2011. http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842011000500020

NEIS, L.; PAULINO, H.B.; SOUZA, E.D.; REIS, E. F.; PINTO, F.A. Gesso agrícola e rendimento de grãos de soja na região do sudoeste de Goiás. **Revista Brasileira de Ciências do Solo**, v. 34, n. 2, p. 409-416, 2010. http://dx.doi.org/10.1590/S0100-06832010000200014

PORTALUPPI, R.; BRAMMER, S.P.; MAGALHÃES, J.V.; COSTA, C.T.; JUNIOR, A.N.; JUNIOR, J.P.S. Tolerância de genótipos de Cereais de Inverno ao Alumínio em cultivo hidropônico e em campo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 45, n. 2, p. 178-185, 2010. http://dx.doi.org/10.1590/S0100-204X2010000200009

PEIXOTO, P.H.P.; CAMBRAIA, J. Composição de ácidos graxos em raízes de sorgo sob estresse de alumínio. **Bragantia**, v. 68, n.1, p. 29-33, 2009.

http://dx.doi.org/10.1590/S0006-87052009000100004

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

RAMPIM, L.; LANA, M.C.; FRANDOLOSO, J.F.; FONTANIVA, S. Atributos químicos do solo e resposta do trigo e da soja ao gesso em sistema de semeadura direta. **Revista Brasileira de Ciências do Solo**, v. 35, n. 5, p. 1687-1698, 2011. http://dx.doi.org/10.1590/S0100-06832011000500023

RENGEL, Z.; ROBINSON, D.L. Competitive Al inibition of net Mg uptake by intact Lolium multiflorum roots. **Plant Physiology,** v. 91, n. 4, p. 1407-1413, 1989. doi:10.1104/pp.91.4.1407

ROTH, C.H.; PAVAN, M.A.; CHAVES, J.C.D.; MEYER, B.; FREDE, H.G. Efeito das aplicações de calcário e gesso sobre a estabilidade de agregados e infiltrabilidade de água em um Latossolo Roxo cultivado com cafeeiros. **Revista Brasileira de Ciências do Solo**, v. 10, n. 2, p. 163-166, 1986.

SANTOS, A.M.; DALL'AGNOL, M.; JANKE, A.; BISSANI, C.A.; SANTOS, L.C.; LEÃO, M.L. Caracterização de Espécies diploides de Lotus em ressposta à toxidez por alumínio. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 40, n. 5, p.978-984, 2011a. http://dx.doi.org/10.1590/S1516-35982011000500006

SANTOS, A.M.; DALL'AGNOL, M.; JANKE, A.; BISSANI, C.A.; SANTOS, L.C.; LEÃO, M.L. Construção e Avaliação Agronômica de genótipos de cornichão com respostas contrastantes à toxidez por Alumínio. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 40, n. 12, p. 2690-2698, 2011b. http://dx.doi.org/10.1590/S1516-35982011001200011

SANTOS, A.M.; DALL'AGNOL, M.; JANKE, A.; BORTOLINI, F.; HUBER, K.G.C. Análise da Diversidade Genética de cornichão com o uso de marcadores microssatélites. **Revista Brasileira de Zootecnia,** v. 40, n. 6, p. 1188-1194, 2011c. http://dx.doi.org/10.1590/S1516-35982011000600005

SHEN, R.; MA, J.F.; KYO, M.; IWASHITA, T. Compartmentation of aluminium in leaves of an Al-accumulator, *Fagopyrum esculentum* Moench. **Planta**, v. 215, n. 3, p. 394–398, 2002.

SILVA, S.A.; BUCKER MORAES, W.; SOARES DE SOUZA, G. Doses de cálcio no crescimento do feijoeiro cultivado em solução nutritiva, na presença de alumínio. **Idesia**, v. 29, n. 3, p. 53-58, 2011a. doi: 10.4067/S0718-34292011000300008

SILVA, A.H.; CAMARGO, C.E.O.; FERREIRA FILHO, A.W.P.; FELÍCIO, J.C.; RAMOS JÚNIOR, E.U. Desempenho agronômico de linhagens de trigo em diferentes ambientes no Sudoeste paulista. **Bragantia,** v. 70, n.2, p. 262-270, 2011b. http://dx.doi.org/10.1590/S0006-87052011000200003

SILVA, A.H.; CAMARGO, C.E.O.; RAMOS JUNIOR, E.U. Potencial de genótipos de trigo duro para produtividade e caracteres agronômicos no Estado de São Paulo. **Bragantia**, v. 69, n. 3, p. 535-546, 2010. http://dx.doi.org/10.1590/S0006-87052010000300004

SILVA, S.A. Toxicidade do alumínio e efeito do ácido giberélico em linhas quase isogênicas de trigo com o caráter permanência verde e maturação sincronizada. **Ciência Rural**, v. 36, n. 3, p. 765-771, 2006. http://dx.doi.org/10.1590/S0103-84782006000300007

SILVA, J.B.C.; NOVAIS, R.F.; SEDIYAMA, C.S. Identificação de genótipos de sorgo tolerantes à toxicidade de alumínio. **Revista Brasileira de Ciências do Solo**, v. 8, n. 1, p. 77-83, 1984.

SOUZA, I.R.P.; ALVES, V.M.C.; PARENTONI, S.N. Alterações no teor protéico e na atividade da peroxidase em resposta ao alumínio em ápice de raiz de linhagens de milho tolerante e sensível. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 14, n. 3, p. 219-224, 2002. http://dx.doi.org/10.1590/S1677-04202002000300006

TAYLOR, G.J. Current views of the aluminum stress response; The physiological basis of tolerance. **Plant Biochemistry and Physiology**. v. 10, n. 1, p. 57-93, 1991.

TAYLOR, G.J. The physiology of aluminum tolerance in higher plants. **Communication in Soil Science and Plant Analysis,** v. 19, n. 7-12, p. 1179-1194, 1988. DOI: 10.1080/00103628809368004

TICE, K.R.; PARKER, D.R.; De MASON, D.A. Operationally defined apoplastic and symplastic aluminum fractions in root tips of aluminum-intoxicated wheat. **Plant Physiology**, v. 100, n. 1, p. 309-318, 1992. doi:10.1104/pp.100.1.309

VILLA, F.; ALVARENGA, Â.A.; PASQUAL, M. Seleção fenotípica de porta-enxertos de videira para tolerância ao alumínio, cultivados em solução nutritiva. **Ciência e Técnica Vitivinícola**, v. 24, n. 1, p. 25-32, 2009.

VITTI, C.G.; LUZ, P.H.C.; MALAVOLTA, E.; DIAS, A.S.; SERRANO, C.G.E. **Uso do gesso em sistemas de produção agrícola.** Piracicaba: GAPE, 2008. 104p.

YAMASHITA, O.M.; GUIMARAES, S.C. Germinação de sementes de *Conyza canadensis* e *C. bonariensis* em função da presença de alumínio no substrato. **Ciência Rural**, v. 41, n. 4, p. 599-601, 2011. http://dx.doi.org/10.1590/S0103-84782011000400008

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

ZAMBROSI, F.C.B.; ALLEONI, L.R.F.; CAIRES, E.F. Aplicação de gesso agrícola e especiação iônica da solução de Latossolo sob sistema plantio direto. **Ciência Rural,** v. 37, n. 1, p. 110-117, 2007. http://dx.doi.org/10.1590/S0103-84782007000100018

ZHANG, G.; TAYLOR, G.J. Effects of biological inhibitors on kinetics of aluminum uptake by excised roots and purified cell wall material of aluminum-tolerant and aluminum-sensitive cultivars of *Triticum aestivum* L. **Journal of Plant Physiology,** v. 138, p. 533-539, 1991. http://dx.doi.org/10.1016/S0176-1617(11)80236-1+

Recebido para publicação em 26/09/2011
Revisado em 21/09/2012
Aceito em 04/02/2013