

RENILTON JOAQUIM DE MENDONÇA

**EFEITO DO ALUMÍNIO E DE DIFERENTES PROPORÇÕES DE
NO₃⁻/NH₄⁺ SOBRE O CRESCIMENTO E OS TEORES DE
P, K, Ca E Mg EM DOIS CULTIVARES DE ARROZ**

Tese apresentada à
Universidade Federal de Viçosa,
como parte das exigências do
Curso de Fisiologia Vegetal,
para obtenção do título de
"Magister Scientiae".

VIÇOSA
MINAS GERAIS - BRASIL
MARÇO - 2001

RENILTON JOAQUIM DE MENDONÇA

**EFEITO DO ALUMÍNIO E DE DIFERENTES PROPORÇÕES DE
NO₃/NH₄⁺ SOBRE O CRESCIMENTO E OS TEORES DE
P, K, Ca E Mg EM DOIS CULTIVARES DE ARROZ**

Tese apresentada à
Universidade Federal de Viçosa,
como parte das exigências do
Curso de Fisiologia Vegetal,
para obtenção do título de
"Magister Scientiae".

APROVADA: 6 de Março de 2001

Prof. Juraci Alves de Oliveira
(Conselheiro)

Prof. Marco Antônio Oliva Cano
(Conselheiro)

Prof. Paulo Roberto Mosquim

Prof. Marco Aurélio Pedron e Silva

Prof. José Cambraia
(Orientador)

À Deus (Ele é a razão da minha vida), por esta oportunidade.

Aos meus pais, Nelson e Lenir.

Às minhas irmãs, Denise e Marise.

Ao meu irmão, Nelsinho.

À minha noiva, Mariana.

Dedico este trabalho.

"O temor do Senhor é o princípio do saber,
mas os loucos desprezam a sabedoria e o ensino."

Provérbios 1:7

AGRADECIMENTO

Agradecer é um ato de consideração e carinho por todas àquelas pessoas que, de alguma forma, contribuíram para a concretização de um trabalho e em especial, é o reconhecimento de que toda ajuda, por menos que seja, comporá um somatório engrandecedor.

Desta forma, gostaria de expressar, com palavras, a minha gratidão, a tudo e a todos que, nas mais variadas contribuições, contribuíram para a realização deste trabalho, e em particular, esta tese não seria escrita sem a colaboração, incentivo e o apoio de algumas pessoas e instituições, tais como:

- À Universidade Federal de Viçosa – UFV, pelo Curso oferecido.
- À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES, pela concessão da bolsa de estudo.
- À Comissão Orientadora da Tese:
 - Prof. José Cambraia, meu orientador, e acima de tudo amigo, com respeito, admiração e gratidão.
 - Prof. Juraci Alves de Oliveira e Prof. Marco Antônio Oliva Cano, meus conselheiros, pela colaboração e pelas preciosas correções.
- Aos meus professores, pelos ensinamentos, pelas orientações e pela agradável convivência:
 - Prof. Fábio Murillo Da Matta,

- Prof. George Henrique Kling de Moraes,
- Prof. Paulo Roberto Mosquim,
- Prof. Raimundo Santos Barros,
- Prof. Renato Sant'Anna.
- Aos meus amigos, Ademar, Cristiano, Eduardo, Eduardo Freitas, Fabianno, Leandro, Márcio, Natalício, Palmerindo, Silvério.
- A todos os meus colegas de curso, de modo especial, a Ana, Antônio, Carlos André, Fábio, Nelson, Silvane, Ubaldo.
- A todos os funcionários e professores do Departamento de Biologia Vegetal e do Laboratório de Biofísica.
- Ao técnico José Antônio Bhering.
- **À Deus**, por mais este objetivo alcançado.

Recebam meus sinceros agradecimentos

BIOGRAFIA

RENILTON JOAQUIM DE MENDONÇA, filho de Nelson Joaquim de Mendonça e Lenir Maria de Mendonça, nasceu em 06 de abril de 1973, em Anápolis, Goiás.

Ingressou no Curso de Agronomia, na Universidade Federal de Lavras (UFLa), em julho de 1993, diplomando-se Engenheiro Agrônomo em novembro de 1998.

Em abril de 1999, iniciou-se o Curso de Mestrado em Fisiologia Vegetal, na Universidade Federal de Viçosa (UFV), defendendo tese em março de 2001.

CONTEÚDO

	Página
EXTRATO.....	x
ABSTRACT.....	xii
1.INTRODUÇÃO.....	1
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	8
2.1. Obtenção do material vegetal.....	8
2.2. Efeito do Al sobre o crescimento e sobre a liberação de H^+ para a solução nutritiva, sob diferentes proporções de $NO_3^-:NH_4^+$	9
2.3. Efeito do Al sobre a composição mineral.....	10
2.4. Determinação da taxa média de absorção líquida de P, K, Ca e Mg.....	10
2.5. Determinação do índice de eficiência de utilização de P, K, Ca e Mg.....	11
2.6. Delineamento experimental.....	11
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	12
3.1. Efeito do Al sobre o crescimento das plantas e sobre a liberaçãc de H^+ para a solução nutritiva, sob diferentes proporções de $NO_3^-:NH_4^+$	12
3.2. Efeito do Al sobre os teores de Al, P, K, Ca e Mg.....	20

3.3. Efeito do Al sobre a taxa média de absorção líquida e sobre c índice de eficiência de utilização de P, K, Ca e Mg.....	27
4. RESUMO E CONCLUSÕES.....	31
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	33
APÊNDICE.....	42

LISTA DE QUADROS

	Página
Quadro 1. Efeito do Al sobre o crescimento de dois cultivares de arroz, sob diferentes proporções de $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$	13
Quadro 2. Efeito do Al sobre a liberação diária de H^+ para a solução nutritiva, por unidade de peso do sistema radicular de dois cultivares de arroz, sob diferentes proporções de $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$	19
Quadro 3. Efeito do Al sobre os teores de Al nas raízes e parte aérea de dois cultivares de arroz.....	21
Quadro 4. Efeito do Al sobre os teores de P, K, Ca e Mg nas raízes de dois cultivares de arroz.....	24
Quadro 5. Efeito do Al sobre os teores de P, K, Ca e Mg na parte aérea de dois cultivares de arroz.....	26
Quadro 6. Efeito do Al sobre as taxas média de absorção líquida de P, K, Ca e Mg de dois cultivares de arroz.....	28
Quadro 7. Efeito do Al sobre os índices de eficiência de utilização de P, K, Ca e Mg de dois cultivares de arroz.....	29
Quadro 1A. Resumo da análise de variância do efeito do Al sobre o comprimento das raízes e da parte aérea de plantas de arroz, sob diferentes proporções de $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$	43

Quadro 2A. Resumo da análise de variância do efeito do Al sobre a produção de matéria seca das raízes e da parte aérea de plantas de arroz, sob diferentes proporções de $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$	44
Quadro 3A. Resumo da análise de variância do efeito do Al sobre a liberação diária de H^+ para a solução nutritiva, por unidade de peso do sistema radicular de plantas de arroz, sob diferentes proporções de $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$	45
Quadro 4A. Resumo da análise de variância do efeito do Al sobre os teores de Al nas raízes e na parte aérea e sobre a porcentagem de Al retido nas raízes de plantas de arroz.....	45
Quadro 5A. Resumo da análise de variância do efeito do Al sobre os teores de P, K, Ca e Mg nas raízes de plantas de arroz.....	46
Quadro 6A. Resumo da análise de variância do efeito do Al sobre os teores de P, K, Ca e Mg na parte aérea de plantas de arroz....	46
Quadro 7A. Resumo da análise de variância do efeito do Al sobre as taxas médias de absorção líquida de P, K, Ca e Mg de plantas de arroz.....	47
Quadro 8A. Resumo da análise de variância do efeito do Al sobre os índices de eficiência de utilização de P, K, Ca e Mg de plantas de arroz.....	47

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Efeito do Al sobre a liberação diária de H^+ para a solução nutritiva, por dois cultivares de arroz, sob diferentes proporções de $NO_3^-:NH_4^+$	16

EXTRATO

MENDONÇA, Renilton Joaquim de, M.S., Universidade Federal de Viçosa, março, 2001. **Efeito do alumínio e de diferentes proporções de $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ sobre o crescimento e os teores de P, K, Ca e Mg em dois cultivares de arroz.** Orientador: José Cambraia. Conselheiros: Juraci Alves de Oliveira e Marco Antonio Oliva Cano.

Este trabalho teve como objetivo analisar alguns aspectos da tolerância ao Al em dois cultivares de arroz: Maravilha (sensível: CNA-6843-1) e Fernandes (tolerante: CNA-1158), em solução nutritiva. Num primeiro experimento, plantas dos dois cultivares foram expostas ao Al em soluções nutritivas com diferentes proporções de $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ e avaliados os efeitos do Al sobre o crescimento das plantas e sobre a liberação de H^+ para a solução nutritiva. Independente da proporção $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$, tanto o comprimento quanto a produção de matéria seca de raízes e parte aérea diminuíram na presença de Al, nos dois cultivares, principalmente no sensível. O cultivar tolerante mostrou-se mais eficiente no consumo de H^+ quando o N disponível estava exclusivamente na forma nítrica. O sensível, entretanto, mostrou-se mais eficiente na liberação de H^+ para a solução nutritiva quando o N foi fornecido sob duas formas ou exclusivamente na forma amoniacal. Num segundo experimento, as plantas dos dois cultivares foram expostas a duas concentrações de Al e avaliados seus efeitos sobre os teores, as

taxas de absorção líquida e os índices de eficiência de utilização de alguns elementos minerais, nas duas partes das plantas. Na presença de Al as plantas apresentaram teores mais elevados deste elemento nas duas partes da planta, principalmente nas raízes. O cultivar tolerante mostrou-se mais eficiente na retenção deste elemento nas raízes. Na presença de Al, observou-se redução nos teores de todos os elementos minerais estudados, tanto nas raízes como na parte aérea, exceto no de Ca nas raízes e no de K na parte aérea, do cultivar tolerante. De modo geral, as reduções nos teores destes elementos minerais foram mais intensas no cultivar sensível, nas duas partes das plantas. As taxas de absorção líquida, sofreram reduções crescentes com os níveis de Al na solução nutritiva, tendo o cultivar tolerante apresentado, de modo geral, taxas mais elevadas para todos os elementos minerais estudados. O efeito do Al sobre os índices de eficiência de utilização dos elementos minerais estudados foi variado. No cultivar tolerante, observou-se aumento nos índices de eficiência de utilização de P, Ca e Mg, permanecendo inalterado o de K. No cultivar sensível, os índices de eficiência de utilização de P e K diminuíram, o de Ca permaneceu inalterado e o de Mg aumentou. Na ausência de Al os cultivares não diferiram entre si quanto a estes índices, mas na presença deste elemento, seus valores foram, de modo geral, mais elevados no cultivar tolerante.

ABSTRACT

MENDONÇA, Renilton Joaquim de, M.S., Universidade Federal de Viçosa, march, 2001. **Effect of aluminum and different $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ proportions on the growth and P, K, Ca and Mg contents in two rice cultivars.** Adviser: José Cambraia. Committee members: Juraci Alves de Oliveira and Marco Antonio Oliva Cano.

The objective of this work was to study some aspects of Al tolerance in two rice cultivars: Maravilha (sensitive: CNA-6843-1) and Fernandes (tolerant: CNA:1158), grown in nutrient solution. In a first experiment, plants of the two cultivars were exposed to Al in nutrient solutions with different $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$ proportions and the Al effects on plant growth and on H^+ exudation to the nutrient solution were evaluated. Independent of the $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$ proportion, both the length and dry matter yield of roots and shoots decreased in Al presence, in both cultivars, mainly in the sensitive. The tolerant cultivar showed higher efficiency in the H^+ consumption in nutrient solution with the N exclusively in the nitric form. The sensitive, however, showed higher efficiency in the exudation of H^+ to the nutrient solution, when N was supplied in both N forms or exclusively in the ammonium form. In a second experiment, plants of both cultivars were exposed to two Al concentrations and its effects on the contents, on the net absorption rates and on the use efficiency indices of some mineral

elements, were evaluated in both parts of the plants. In Al presence the plants exhibited increased contents of these element in both parts of the plant, mainly in the roots. The tolerant cultivar was more efficient in the Al retention in the roots than the sensitive one. In Al presence, the contents of all mineral elements decreased in both roots and shoots, except the content of Ca in the roots and of K in the shoots, of the tolerant cultivar. In general, the reductions in the mineral contents were stronger in the sensitive cultivar, in both parts of the plants. The net absorption rates reductions increased with Al levels in the nutrient solution. The tolerant cultivar, in general, exhibited higher absorption rates of all mineral elements studied. Aluminum effect on the use efficiency indices was quite variable. In the tolerant cultivar, the use efficiency indices of P, Ca and Mg increased and of K remained unaffected. In the sensitive cultivar, the use efficiency indices of P and K decreased, of Ca remained unaffected and of Mg increased. In Al absence there was no difference between cultivars with respect to these indices, but in the presence of this element, the tolerant cultivar showed higher values.

1. INTRODUÇÃO

O arroz (*Oryza sativa* L.) é um dos mais importantes cereais cultivados, sendo alimento diário para mais de 70 % da população mundial. Com o aumento populacional e, conseqüentemente, aumento na demanda por este cereal e com a escassez crescente de solos de boa qualidade para seu cultivo, parece inevitável a utilização de solos com características adversas, como por exemplo, terras ácidas altamente esgotadas de sais minerais (JAN e PETTERSSON, 1995). No Brasil, o plantio de culturas importantes já está ocorrendo em grande parte dos solos sob cerrado, que se caracteriza pela existência de problemas de deficiência e, ou toxidez nutricional, baixa capacidade de retenção de água e baixa atividade de microorganismos benéficos, resultando numa menor produtividade (FAGERIA e STONE, 1999).

Níveis elevados de alumínio(Al) tem sido considerado um dos fatores limitantes mais importantes ao cultivo de plantas em solos ácidos (LAZOF et al., 1994; ISHIKAWA e WAGATSUMA, 1998), incluindo os solos sob cerrado do Brasil central (FAGERIA e ZIMMERMANN, 1979). Segundo KOCHIAN (1995), o Al tem prejudicado mais de 40 % das terras agriculturáveis em todo o mundo. É um dos metais mais abundante na crosta terrestre, presente quase sempre, na forma de alumino-silicatos, que facilmente libera Al^{3+} , um íon fitotóxico, aumentando, assim, o problema da acidez do solo (MOFFAT, 1999).

Após ter sido liberado pela dissolução das argilas, por efeito de vários fatores do solo, o Al pode tornar-se disponível para as raízes em concentrações elevadas, que resultam em vários tipos de injúrias nas plantas (RINCÓN e GONZALES, 1992; KOCHIAN, 1995). Na solução do solo, apresenta-se sob diferentes formas, dependendo do pH e de outros fatores do solo. Em valores de pH abaixo de 5,0 a forma predominante e, aparentemente mais tóxica, é a forma de íon trivalente positivo (Al^{3+}) (MARSCHNER, 1995).

O Al, tão logo absorvido pelas plantas, tende a se acumular preferencialmente no ápice radicular (LLUGANY et al., 1994; SAMUELS et al., 1997), promovendo inibição do alongamento radicular. Isto tem sido interpretado, por alguns pesquisadores, um indicativo de ser esta região, o sítio principal da ação inibitória do Al sobre o crescimento radicular (BENNET et al., 1985; DELHAIZE et al., 1993). Além disso, o ápice radicular parece possuir um papel na percepção da presença do Al e no desencadeamento de mecanismos de tolerância (TAYLOR, 1995 e RENGEL, 1996). Em estudo mais recente, foi verificado que, o Al além de induzir maior produção de calose no ápice radicular de cultivares de feijão (MASSOT et al., 1999), induziu, também, a formação de calose na interface entre a parede celular e a membrana plasmática, principalmente ao longo do plasmodesma, bloqueando-o e, interrompendo, assim, a comunicação intercelular. SIVAGURU et al. (2000) acreditam que essa seja a principal causa da redução no alongamento radicular de cultivares de trigo.

Dentre as várias alterações morfológicas e fisiológicas que ocorrem em plantas de arroz quando expostas a níveis tóxicos de Al, uma das mais importantes parece ser a destruição da membrana plasmática de tecidos jovens (HECHT-BUCHHOLZ e FOY, 1981). Segundo WAGATSUMA et al. (1987), pelo fato do arroz ser uma espécie considerada tolerante ao Al, a influência deste elemento se restringe às porções mais externas da raiz e ao ápice radicular. Acredita-se que nessa e em outras espécies tolerantes ao Al, a integridade da membrana plasmática das células do ápice radicular, possa ser preservada por apresentar menor capacidade de ligar o Al (WAGATSUMA et al., 1995). Esses autores acreditam que o Al, ao se ligar à membrana plasmática, promove sua

desintegração, vazamento de K e o desenvolvimento de anormalidades morfológicas no ápice radicular.

Estudos mostram que a toxidez do Al manifesta-se, inicialmente, no meristema e na região de alongamento celular, com reflexos imediatos na taxa de crescimento radicular (BENNET e BREEN, 1991; KOCHIAN, 1995). Após exposições mais prolongadas do sistema radicular de plantas de arroz, a toxidez se manifesta por meio de um conjunto de sintomas que expressa o efeito contínuo deste íon sobre o crescimento do sistema radicular, da parte aérea e na absorção e utilização de nutrientes (FAGERIA et al., 1989). Tais sintomas incluem reduções no peso da massa seca, no número e no comprimento das raízes, freqüentemente associados a um aumento no raio médio e no volume radicular (FAHL et al., 1982; SIVAGURU e PALIWAL, 1993a).

Além de afetar o alongamento e a divisão celular do meristema apical das raízes, o Al também reduz a absorção de água e de nutrientes minerais (MARSCHNER, 1995). Em níveis tóxicos, ele modifica profundamente a nutrição mineral das plantas (CALBO e CAMBRAIA, 1980; CAMBRAIA et al., 1983). A absorção de Ca e Mg, normalmente, diminui na presença de níveis elevados de Al no meio de cultivo, embora algumas culturas tenham conseguido manter adequados os teores destes dois elementos nas diversas partes da planta. Nos casos em que se observou efeito do Al, a absorção destes dois elementos parece decrescer por causa de uma inibição competitiva do processo de absorção de Ca (HUANG et al., 1992) e de Mg (RENGEL e ROBINSON, 1989a), pelo bloqueio do canal de Ca (RENGEL e ELLIOTT, 1992) e, por redução na adsorção de Ca e Mg na espaço livre de Donnan (RENGEL e ROBINSON, 1989b). Além desses elementos, o Al interfere, também, com a absorção e, ou utilização de vários outros minerais, dentre eles K e P. Alguns estudos têm demonstrado efeito inibitório do Al sobre a abertura do canal de K em células dos pêlos radiculares (NICHOL et al., 1991; GASSMANN e SCHROEDER, 1994). MALKANTHI et al. (1995), no entanto, não encontraram efeito inibitório e, às vezes, até mesmo um efeito estimulante do Al sobre a absorção de K. Alguns autores (MATSUMOTO e YAMAMAYA, 1986; WAGATSUMA et al.,

1987) sugerem que a absorção de K e, até mesmo a de P, estariam sendo inibidas por fatores secundários, como a destruição da estrutura radicular ou, também pela inibição da atividade da ATPase da membrana celular das raízes. SIVAGURU e PALIWAL (1993b), entretanto, acreditam que o Al provoca a precipitação do P no sistema radicular, provavelmente no apoplasto, reduzindo, assim, a absorção e o acúmulo desse mineral na parte aérea de cultivares sensíveis.

Existe grande interesse em se conhecer o(s) possível(eis) mecanismos bioquímico(s) e, ou fisiológico(s) de tolerância das plantas ao Al. Este conhecimento possibilitará não apenas a obtenção de variedades ou cultivares que sejam ao mesmo tempo mais tolerantes e mais produtivos mas, possibilitará, também, o estabelecimento de condições ótimas de produção da planta, mesmo na presença de níveis elevados desse metal. Existe, atualmente, grande número de publicações abordando os mais variados aspectos da toxicidade de Al e da tolerância das plantas a este elemento. As bases fisiológicas e bioquímicas da ação fitotóxica e da tolerância ao Al, entretanto, permanecem bastante obscuras. Parte da dificuldade em se chegar ao mecanismo de tolerância das plantas ao Al tem sido atribuída à complexa química deste elemento tanto nos solos quanto nas plantas (KINRAIDE, 1991). Apesar disso, vários mecanismos de tolerância ao Al têm sido sugeridos e, em geral, incluem: mecanismos de exclusão e mecanismos de tolerância interna (TAYLOR, 1991; KOCHIAN, 1995; DELHAIZE e RYAN, 1995). No primeiro caso, a redução e, ou eliminação dos efeitos tóxicos do Al se dá no apoplasto ou na rizosfera, e no segundo, no simplasma. As plantas que possuem o mecanismo de exclusão evitam a entrada de Al no simplasma, controlando sua passagem pela membrana plasmática. Por outro lado, as plantas que possuem o mecanismo de tolerância interna são capazes de imobilizar e, ou compartimentalizar o Al, tornando-o não tóxico para as plantas, mesmo após este ter entrado no simplasma (TAYLOR, 1991). Várias hipóteses explicativas da tolerância das plantas, baseados na exclusão do Al, têm sido aventadas e as principais são: capacidade da parede celular adsorver o Al, impedindo sua absorção, capacidade da membrana plasmática de promover o efluxo do Al absorvido para o meio externo, capacidade das plantas de elevar o pH do meio

externo, provocando a precipitação do Al e produção e liberação de ácidos orgânicos, capazes de complexar o Al na solução externa, mantendo-o numa forma inócua. Apesar de haver poucas evidências experimentais para os mecanismos de tolerância interna, eles também têm sido sugeridos e incluem: complexação do Al no citossol por ácidos orgânicos, compartimentalização do Al nos vacúolos, ligação do Al por certas “proteínas ligantes” (fitoquelatinas) e síntese de enzimas mais tolerantes ao Al, isto é, capazes de manter sua atividade enzimática mesmo na presença deste íon (TAYLOR, 1991; KOCHIAN, 1995).

O arroz é capaz de se adaptar a diferentes tipos de ambiente, incluindo solos de baixa fertilidade e, ou com problema de toxidez de Al. Hoje, está bem estabelecido que existe entre os cultivares de arroz ampla variação quanto à tolerância ao Al (HOWELER, 1991), sendo uma das culturas de grande importância econômica, que mais se destaca pela sua elevada tolerância a este elemento.

O(s) mecanismo(s) de tolerância ao Al em plantas de arroz, contudo, à semelhança do que acontece com outras espécies, permanece praticamente desconhecido. Uma das hipóteses que têm sido aventadas para a explicação da maior tolerância ao Al de certos cultivares de arroz tem sido a maior capacidade destes cultivares absorverem mais e, ou utilizarem melhor o P, sob condições de estresse. Cultivares tolerantes ao Al absorvem significativamente mais P do que os sensíveis, indicando estar a tolerância do arroz ao Al intimamente associada com a eficiência destas plantas absorverem P (FAGERIA et al., 1988; SIVAGURU e PALIWAL, 1993b). Em cultivares tolerantes de arroz foram encontrados teores mais elevados, não só de P, como também de K, Ca e Mg (HOWELER e CADAVID, 1976; SIVAGURU e PALIWAL, 1993b), indicando que esses cultivares possam ter maior eficiência na absorção de minerais, de modo geral, sob toxidez de Al. A correlação entre produção de matéria seca de arroz e absorção e eficiência no uso de P, entretanto, foi maior do que entre a produção de matéria seca e a absorção e eficiência no uso de Ca ou de Mg, portanto, é possível que a tolerância ao Al, em arroz, seja determinado pela eficiência na absorção e uso de P (FAGERIA et al., 1988). Segundo FURLANI e

FURLANI (1991), entretanto, os teores mais elevados destes nutrientes podem ser resultantes de maior crescimento e aprofundamento do sistema radicular das variedades tolerantes, que exploraria maior volume de solo e não necessariamente em razão de um aumento na eficiência de absorção e, ou uso destes minerais.

Além de apresentarem uma absorção mais eficiente da maioria dos elementos minerais, cultivares tolerantes de arroz parecem ser capazes de elevar mais o pH do meio de cultivo do que cultivares sensíveis (SIVAGURU e PALIWAL, 1993b), promovendo a precipitação do Al na rizosfera ou no apoplasto (FOY, 1988), evitando assim a ação tóxica desse elemento. Esta capacidade das plantas de elevar o pH da rizosfera, além da natureza específica dos cultivares, depende de vários fatores, dentre eles a nutrição nitrogenada. Quando o N é suprido na forma de NO_3^- , as plantas tendem a elevar o pH do meio, em razão deste ânion ser absorvido predominantemente pelo simporte H^+/NO_3^- , e a apresentarem teores mais elevados de cátions. Por outro lado, quando o N é suprido na forma de NH_4^+ , além de redução do pH no meio, uma vez que este cátion é absorvido por canal iônico, sem o consumo de H^+ , as plantas absorverão mais ânions do que cátions (MARSCHNER, 1995), o que poderia sugerir, também, menor absorção de Al.

Trabalho de KELTJENS (1987), entretanto, mostrou que à medida em que se diminuiu a proporção $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$, observou-se aumento no teor de Al na parte aérea, com conseqüente redução no comprimento das raízes e no peso de massa seca, tanto das raízes quanto da parte aérea de cultivares de sorgo. Aparentemente, ao se aumentar a absorção de NH_4^+ , aumenta-se, também, a concentração celular deste cátion, reduzindo a fosforilação do ATP e, conseqüentemente, aumentando a permeabilidade da membrana plasmática e a concentração de Al nas plantas.

Tem sido atribuído ao Ca um efeito protetor contra a ação fitotóxica do Al. MATSUMOTO et al. (1992) acreditam que este efeito protetor possa estar relacionado com a prevenção de danos causados pelo Al nas membranas celulares. Aparentemente, os dois elementos (Ca e Al) podem se ligar reversível

e competitivamente ao mesmo sítio nas membranas celulares. Maior teor de Ca pode deslocar o Al e vice-versa. Segundo esta idéia, uma planta capaz de absorver e manter maiores teores de Ca seria mais tolerante ao Al. Em arroz, foram encontrados teores mais elevados de Ca na parte aérea do cultivar tolerante e, teores mais elevados de Al na parte aérea do cultivar sensível (SIVAGURU e PALIWAL, 1993b), corroborando essa idéia. Por outro lado, JAN (1991) encontrou cultivares de arroz sensíveis ao Al, que acumulavam mais Ca em sua parte aérea do que cultivares tolerantes, e concluiu que o transporte de Ca das raízes para a parte aérea não tinha sido afetado pelo Al, nestes cultivares. Mas, de modo geral, aceita-se hoje que maior capacidade de retenção de Al nas raízes é uma das características de plantas tolerantes ao Al (JAN e PETTERSSON, 1993).

Assim, apesar da grande quantidade de pesquisas realizadas na tentativa de elucidar os mecanismos de tolerância das plantas ao Al, eles permanecem essencialmente obscuros. No que concerne ao arroz, a situação é praticamente a mesma e, pior ainda, que neste caso grande parte dos resultados permanecem controversos.

Este trabalho teve como objetivo, pois, estudar o efeito do Al sobre o crescimento, sobre os teores, as taxas de absorção líquida e a eficiência de utilização de alguns elementos minerais e sobre a capacidade das plantas em modificar o pH da solução nutritiva, na tentativa de entender alguns aspectos da tolerância diferencial de dois cultivares de arroz.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Obtenção do material vegetal

Sementes de dois cultivares de arroz (*Oryza sativa* L.) com tolerância diferencial ao Al, sendo um tolerante (Fernandes: CNA-1158) e outro sensível (Maravilha: CNA-6843-1) a este íon, gentilmente fornecidos pelo Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAP), Goiânia, GO, foram utilizadas em todos os experimentos.

As sementes, selecionadas quanto a tamanho e forma, foram tratadas com ácido sulfúrico (H_2SO_4) 50 % por 15 min., lavadas em água de torneira, esterilizadas superficialmente, por tratamento com hipoclorito de sódio 2 % por 15 minutos e lavadas, novamente, em água corrente e em água desmineralizada. As sementes foram, então, colocadas para germinar em cartuchos de papel “germtest” (pH neutro), mergulhados em vasos de plástico contendo 1,6 L de solução nutritiva de Clark (CLARK, 1975), pH 4,0, com um quinto de força iônica, sob aeração contínua. Nos primeiros sete dias de germinação, os cartuchos de papel foram cobertos com saco plástico preto para simular os efeitos de uma câmara úmida. Após esse período, os sacos plásticos foram retirados e as plântulas ficaram por mais três dias nos cartuchos, antes de serem utilizadas nos ensaios.

A obtenção das plântulas e os experimentos foram conduzidos em sala de crescimento com temperatura controlada ($25 \pm 1^\circ C$), fluxo de fótons fotossintéticos de $215 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ e fotoperíodo de 16 h.

2.2. Efeito do Al sobre o crescimento e sobre a liberação de H^+ para a solução nutritiva, sob diferentes proporções de $NO_3^-:NH_4^+$

Plântulas dos dois cultivares de arroz, obtidas conforme descrito no item 2.1, após uma seleção, procurando manter a uniformidade e medido o comprimento da raiz seminal (maior raiz), foram transplantadas para vasos de polietileno pintados externamente de preto contendo 1,6 L de solução nutritiva de Clark, pH 4,0 (CLARK, 1975), modificada para fornecer o nitrogênio recomendado (8 mmol L^{-1}): 100 % na forma de nitrato; 87,5 % na forma de nitrato e 12,5 % na forma de amônio (proporção recomendada por CLARK (1975)); 50 % na forma de nitrato e 50 % na forma de amônio e 100 % na forma de amônio. Os tratamentos consistiram na aplicação de Al na concentração de 0 e 1,50 mM, na forma de $\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3 \cdot 18\text{H}_2\text{O}$. A quantidade de H^+ liberados e, ou consumidos foi calculada por titulação com HCl 0,1 N ou NaOH 0,1 N padronizados, ajustando-se o pH da solução nutritiva sempre para 4,0. As soluções nutritivas foram renovadas a cada 7 dias e, após 15 dias de cultivo, o experimento foi encerrado. As plantas foram, então, colhidas, lavadas em água corrente e enxaguadas em água desmineralizada. No caso das raízes, elas foram lavadas em água corrente, depois lavadas com HCl 0,1 N por 15 minutos, lavadas novamente em água corrente e, finalmente, enxaguadas em água desmineralizada. Determinou-se o comprimento da raiz seminal ou, seja, da maior raiz e da parte aérea e o peso da matéria seca das duas partes das plantas, após secagem em estufa a 70°C , até peso constante.

2.3. Efeito do Al sobre a composição mineral

Plântulas dos dois cultivares de arroz, obtidas conforme descrito no item 2.1, após uma seleção, procurando manter a uniformidade e medido o comprimento da raiz seminal (maior raiz), foram transplantadas para vasos de polietileno pintados externamente de preto contendo 1,6 L de solução nutritiva de Clark, pH 4,0 (CLARK, 1975), modificada para conter as seguintes concentrações de Al: 0, 0,75 e 1,50 mM, sob a forma de $\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3 \cdot 18\text{H}_2\text{O}$. O pH

da solução nutritiva foi, diariamente, ajustado para 4,0 pela adição de HCl 0,1 N ou NaOH 0,1 N e as soluções nutritivas renovadas a cada 7 dias. Após 20 dias de exposição ao Al, as plantas foram colhidas, lavadas em água corrente e enxaguadas em água desmineralizada. No caso das raízes, elas foram lavadas em água corrente, depois lavadas em HCl 0,1 N 15 minutos, lavadas novamente em água corrente e, finalmente, enxaguadas em água desmineralizada. Determinou-se o peso da matéria seca das duas partes da planta após secagem em estufa a 70 °C, até peso constante. Após a mineralização das amostras com uma mistura nítrico-perclórica (ALLAN, 1969), os teores de Al e P, foram determinados por espectrofotometria do visível, pelo método de aluminona (WANG e WOOD, 1973) e pelo método de LINDEMAN (1958), respectivamente, e os demais elementos minerais, K, Ca e Mg por espectrofotometria de absorção atômica.

2.4. Determinação da taxa média de absorção líquida de P, K, Ca e Mg

A taxa média de absorção dos elementos minerais por unidade de peso de matéria seca de raízes foi calculada para P, K, Ca e Mg por meio da fórmula proposta por WELBANK (1962):

$$TAL = \left[\frac{(M_2 - M_1)}{(T_2 - T_1)} \right] \cdot \left[\frac{(\ln W_2 - \ln W_1)}{(W_2 - W_1)} \right]$$

Em que: M_2 e M_1 = conteúdo total do nutriente encontrado na parte aérea e sistema radicular nos tempos T_2 (dias de cultivo) e T_1 (0, início da exposição ao Al), respectivamente.

W_2 e W_1 = peso da massa seca das raízes, nos tempos T_2 e T_1 , respectivamente.

2.5. Determinação do índice de eficiência de utilização de P, K, Ca e Mg

A eficiência de utilização dos elementos minerais P, K, Ca e Mg foi avaliada por meio do índice de eficiência de utilização (IEU), conforme proposto por SIDDIQI e GLASS (1981):

$$IEU = \frac{(MS_{total})^2}{\text{Conteúdo total do elemento}}$$

2.6. Delineamento experimental

Os experimentos foram dispostos segundo esquemas fatoriais, no delineamento inteiramente casualizado, com três repetições. Os resultados foram submetidos a análise de variância sendo as médias comparadas pelo teste de Tukey, a 5 % de probabilidade.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1. Efeito do Al sobre o crescimento das plantas e sobre a liberação de H⁺ para a solução nutritiva, sob diferentes proporções de NO₃⁻:NH₄⁺

O comprimento da raiz seminal ou da maior raiz e o comprimento da parte aérea, nos dois cultivares de arroz, independente da proporção NO₃⁻/NH₄⁺, foram reduzidos pela presença do Al (Quadro 1). Por outro lado, independente da presença de Al, à medida que se reduziu a proporção NO₃⁻:NH₄⁺ na solução nutritiva, também se observou redução no comprimento das raízes e da parte aérea, nos dois cultivares. Corroborando esses resultados, SANTAMARIA et al. (1999), também, encontraram correlação linear e positiva entre o comprimento radicular de algumas culturas, dentre elas o aipo, e a concentração de NO₃⁻ na solução nutritiva. GRAUER e HORST (1990), também, encontraram resultados semelhantes com plantas de centeio sob condições similares e atribuíram a severa inibição do alongamento radicular à forte toxicidade dos H⁺ acumulados no meio de cultivo, à medida que se aumentou a concentração de NH₄⁺. Aparentemente, isto acontece porque na presença dessa fonte de N, há uma diminuição na atividade do simporte H⁺/NO₃⁻, resultando, assim, em acúmulo de H⁺ no meio de cultivo.

Quadro 1. Efeito do Al sobre o crescimento de dois cultivares de arroz, sob diferentes proporções de NO₃⁻:NH₄⁺

CULTIVAR	Al	Proporção NO ₃ ⁻ / NH ₄ ⁺	COMPRIMENTO		MATÉRIA SECA	
			Raízes	Parte aérea	Raízes	Parte aérea
	<i>mM</i>	%	<i>cm</i>		<i>g</i>	
Tolerante	0	100 / 0	30,7Aa ¹	36,9Aa	0,21Aa	0,47Aa
		87,5 / 12,5	31,0Aa	34,5Aa	0,15Ba	0,45Aa

		50 / 50	28,1Ba	33,1Aa	0,11Ca	0,42ABa
		0 / 100	24,3Ca	29,1Ba	0,07Da	0,31Ba
	1,5	100 / 0	28,5Ab	31,0Ab	0,19Ab	0,37Ab
		87,5 / 12,5	25,2Bb	30,5Ab	0,16Ba	0,34ABb
		50 / 50	21,0Cb	25,6Bb	0,09Cb	0,24Bb
		0 / 100	19,0Cb	24,3Bb	0,06Da	0,23Ba
Sensível	0	100 / 0	27,4Aa	32,2Aa	0,15Aa	0,30Aa
		87,5 / 12,5	24,7Ba	29,5ABa	0,10Ba	0,23Aa
		50 / 50	22,7Ba	28,7ABa	0,08Ba	0,20Aa
		0 / 100	23,0Ba	27,4Ba	0,07Ba	0,21Aa
	1,5	100 / 0	19,5Ab	21,0Ab	0,08Ab	0,13Ab
		87,5 / 12,5	19,5Ab	18,5ABb	0,05Bb	0,12Ab
		50 / 50	19,2Ab	15,3BCb	0,05Bb	0,10Ab
		0 / 100	15,7Bb	14,5Cb	0,03Bb	0,10Ab

¹ Médias, nas colunas, seguidas pelas mesmas letras maiúsculas entre as proporções de $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$ para cada nível de Al e minúsculas entre níveis de Al para cada proporção de $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$, no mesmo cultivar, não diferem estatisticamente ao nível de 5 %, pelo teste de Tukey.

Verificou-se, também, que à medida que se diminuiu a proporção $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ na solução nutritiva, paralelamente à redução no comprimento da maior raiz, observou-se que as plantas dos dois cultivares acumularam mais Al nas raízes (dados não mostrados). Correlações negativas entre taxa de alongamento radicular e o conteúdo de Al nas raízes têm sido observadas em outras culturas, como o sorgo (CAMBRAIA et al., 1991) e o milho (CAMBRAIA e CAMBRAIA, 1995), indicando que não apenas o acúmulo de H^+ (GRAUER e

HORST, 1990) mas, também, a maior absorção de Al compromete o crescimento radicular.

Independente da presença de Al ou da proporção $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$, o comprimento da maior raiz do cultivar tolerante foi quase sempre maior do que no cultivar sensível, exceto na ausência de Al e com o N fornecido exclusivamente na forma amoniacal, no qual não se observou diferença significativa entre os cultivares. Por outro lado, as reduções no comprimento da maior raiz causadas pela presença do Al na solução nutritiva foram ligeiramente mais intensas no cultivar sensível, para todas as proporções $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$ da solução nutritiva, exceto para a com 50 % de NO_3^- e 50 % de NH_4^+ .

Independente da presença de Al e da proporção $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$ na solução nutritiva, o comprimento da parte aérea foi geralmente maior no cultivar tolerante do que no cultivar sensível, exceto na ausência de Al e com o N fornecido exclusivamente na forma amoniacal (Quadro 1). A presença de Al na solução nutritiva, por sua vez, independente da proporção $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$, promoveu a redução no comprimento da parte aérea, nos dois cultivares, tendo as reduções sido sempre mais intensas no cultivar sensível. As reduções causadas pelo Al no comprimento da parte aérea foram, quase sempre, maiores nas soluções nutritivas que apresentavam certa quantidade de NH_4^+ , independente da proporção, e tenderam a aumentar com o aumento da concentração de NH_4^+ , principalmente no cultivar sensível.

De modo geral, as respostas das plantas em termos de crescimento da parte aérea foram similares às das raízes, em todos os tratamentos aplicados.

As reduções na produção de matéria seca, tanto nas raízes quanto na parte aérea, causadas pelo Al, à semelhança do que aconteceu quanto ao comprimento das raízes e da parte aérea, tenderam a se intensificar com o aumento da concentração de NH_4^+ na solução nutritiva, principalmente nas raízes do cultivar sensível (Quadro 1). De modo semelhante e, corroborando com os resultados do presente trabalho, reduções na produção da matéria seca de milho (SMITH et al., 1990), sorgo (TRAORE e MARANVILLE, 1999) e aipo (SANTAMARIA et al., 1999), também, foram encontradas, à medida que se

reduziu a proporção $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$ na solução nutritiva. Os cultivares de arroz sofreram reduções que variaram de 10 a 57 % na produção de matéria seca das raízes e de 21 a 57 % na produção de matéria seca da parte aérea, causadas pelo Al. O cultivar tolerante apresentou, geralmente, maior produção de matéria seca nas raízes e na parte aérea do que o cultivar sensível, independente da proporção $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$ e da presença de Al, exceto quanto à produção de matéria seca das raízes na ausência de Al e com o N fornecido exclusivamente na forma amoniacal. As reduções na produção de matéria seca das raízes e da parte aérea, causadas pelo Al, foram sempre mais elevadas no cultivar sensível do que no cultivar tolerante, independente da proporção $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$.

Em solução nutritiva contendo o N exclusivamente na forma nítrica observou-se, na ausência de Al, tendência de alcalinização do meio de cultivo, pelos dois cultivares, sendo essa elevação causada mais fortemente pelo cultivar tolerante (Figura 1). Na presença de Al, a produção de OH ou a reabsorção dos H^+ caiu acentuadamente, passando para valores aproximadamente iguais a 10 % do controle (ausência de Al), nos dois cultivares. À medida que se adicionou e aumentou a concentração de NH_4^+ no meio de cultivo, observou-se tendência das plantas dos dois cultivares, ao contrário, liberar H^+ para a solução nutritiva. Isso se deve, ao fato de que quando, expostas à soluções que contém NH_4^+ , qualquer que seja sua proporção em relação ao NO_3^- , as plantas passam a absorver preferencialmente aquele cátion, pelo menos, até seu esgotamento completo ou quase completo

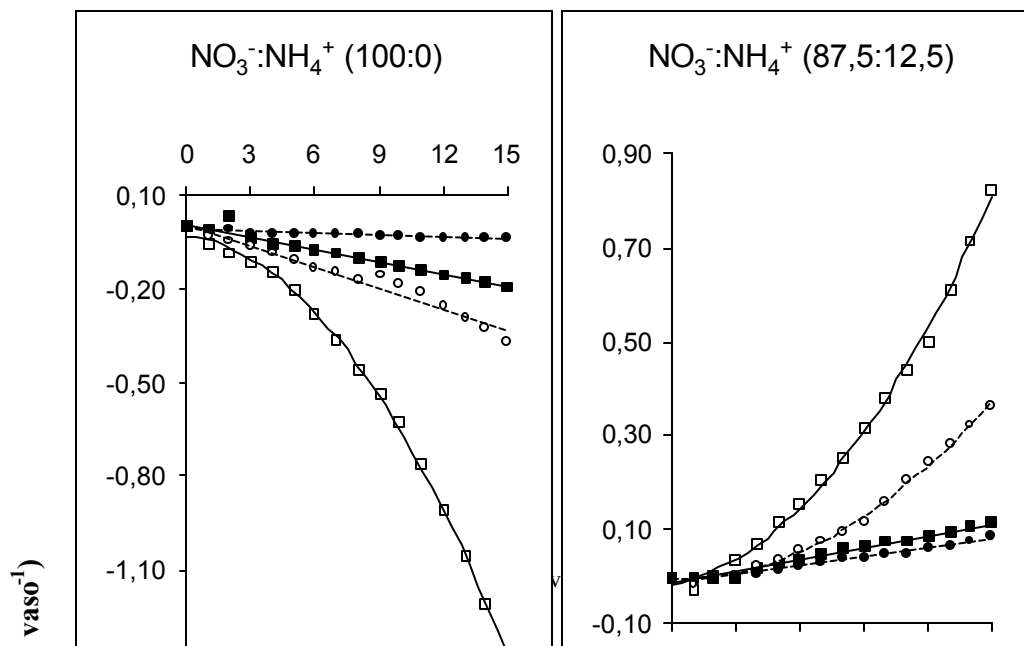


Figura 1. Efeito do Al sobre a liberação diária de H^+ para solução nutritiva, por dois cultivares de arroz, sob diferentes proporções de $NO_3^-:NH_4^+$: Tolerante s/ Al; Tolerante c/ Al; O Sensível s/ Al e Sensível c/ Al.

da solução nutritiva (FLEMING, 1983; BERNARDO et al., 1984). Segundo esses mesmos autores, no início, observa-se uma queda no pH da solução nutritiva até que todo o NH_4^+ seja consumido e, a partir daí o pH da solução nutritiva começa a se elevar. No presente trabalho essa fase de elevação no pH não foi observada, talvez porque o tempo de tratamento das plantas não foi suficiente para chegar ao esgotamento do NH_4^+ presente no meio de cultivo. Esta preferência, pela absorção de NH_4^+ , comparativamente à de NO_3^- deve-se ao fato desse cátion ser absorvido por meio de um canal iônico sem gasto direto de

energia, enquanto a absorção de NO_3^- , usualmente, requer quantidade apreciável de energia. Como, neste caso, não há retorno de uma quantidade proporcional de H^+ ao simplasma, como no simporte H^+/NO_3^- , ocorrerá acúmulo de H^+ no meio de cultivo, causando a queda do pH da solução nutritiva (MARSCHNER, 1995; SANTAMARIA et al., 1999).

O cultivar tolerante, quando exposto a 100 % de NO_3^- , elevou mais o pH, isto é, retirou mais prótons da solução nutritiva que o cultivar sensível. A maior elevação do pH, causada por este cultivar, parece ter sido devida à sua maior capacidade de absorver NO_3^- e, em razão desta maior absorção, houve, também, maior absorção de vários elementos minerais (dados não mostrados), propiciando maior produção de matéria seca de raízes e parte aérea e, também, maior comprimento dessas duas partes da planta. Segundo ENGELS e MARSCHNER (1993), todos esses íons que são absorvidos acompanhando a absorção de nitrato são necessários para a manutenção da neutralidade elétrica da célula vegetal. Este mesmo cultivar, quando cultivado em solução nutritiva contendo NH_4^+ , em qualquer proporção, ou até mesmo como única fonte de N, foi, também, o que promoveu a liberação de maior quantidade de prótons por planta. Como as plantas deste cultivar, produziram mais matéria seca tanto nas raízes quanto na parte aérea, e desenvolveram um sistema radicular maior e com raízes mais compridas (Quadro 1), é provável que esta maior capacidade de consumir e, ou liberar prótons seja resultante deste seu maior crescimento, mesmo na presença de Al.

Na tentativa de verificar se esta hipótese era verdadeira, calculou-se, pelo menos em termos médios, a capacidade das plantas dos dois cultivares consumirem ou liberarem prótons por unidade de peso de matéria seca radicular (Quadro 2).

Exceto nas soluções contendo o N exclusivamente na forma nítrica, observou-se liberação de prótons que foi crescente com a concentração de NH_4^+ na solução nutritiva, nos dois cultivares. Na presença de N exclusivamente na forma nítrica o cultivar tolerante consumiu mais prótons do que o cultivar sensível e na presença de NH_4^+ , qualquer que fosse a proporção, o cultivar

sensível liberou mais prótons para a solução nutritiva. Talvez por isso, tanto o comprimento quanto a produção de matéria seca, pelas duas partes deste cultivar tenham sido mais prejudicados do que do cultivar tolerante.

O Al alterou intensamente o balanço de prótons nas plantas e, portanto, seu acúmulo nas soluções nutritivas em que se cultivou os dois cultivares de arroz, independente da proporção de $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$. Em soluções nutritivas contendo N exclusivamente na forma de NO_3^- observou-se redução de 84 e 88 % na capacidade das plantas alcalinizarem o meio de cultivo, pelos cultivares tolerante e sensível, respectivamente. Em soluções nutritivas, em que o NH_4^+ estava presente, qualquer que fosse sua proporção, o Al reduziu, em média, em 79 e 41 % a capacidade das plantas acidificarem o meio de cultivo, pelos cultivares tolerante e sensível, respectivamente. A redução causada pelo Al no primeiro caso foi mais drástica porque praticamente todo o N estava sendo absorvido por um processo ativo mediado pelo simporte H^+/NO_3^- (ANTUNES e NUNES, 1997). Em solução nutritiva contendo concentrações crescentes de NH_4^+ , a importância deste sistema de transporte vai diminuindo, na medida em que a utilização do canal para NH_4^+ vai aumentando. Assim, a análise do efeito do Al em soluções mistas, contendo NO_3^- e NH_4^+ , torna-se muito complexa uma vez que as plantas podem estar utilizando os dois sistemas de transporte. Em solução nutritiva contendo o N exclusivamente na forma de NO_3^- , provavelmente, apenas o simporte H^+/NO_3^- estava mediando a absorção

Quadro 2. Efeito do Al sobre a liberação diária de H^+ para solução nutritiva, por unidade de peso do sistema radicular de dois cultivares de arroz, sob diferentes proporções de $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$

CULTIVAR	Al	Proporção $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$	H^+
Tolerante	<i>mM</i>	%	$\mu\text{moles g}^{-1} \text{dia}^{-1}$
	0	100 / 0	-381,1Db
		87,5 / 12,5	271,3Ca
		50 / 50	326,1Ba
		0 / 100	726,0Aa

	1,5	100 / 0	-59,4Da
		87,5 / 12,5	42,2Cb
		50 / 50	68,9Bb
		0 / 100	192,1Ab
Sensível	0	100 / 0	-294,8Db
		87,5 / 12,5	328,6Ca
		50 / 50	425,4Ba
		0 / 100	1041,8Aa
	1,5	100 / 0	-35,3Da
		87,5 / 12,5	201,2Cb
		50 / 50	323,6Bb
		0 / 100	422,7Ab

¹ Médias, nas colunas, seguidas pelas mesmas letras maiúsculas entre as proporções de $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$ para cada nível de Al e minúsculas entre níveis de Al para cada proporção de $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$, no mesmo cultivar, não diferem estatisticamente ao nível de 5 %, pelo teste de Tukey.

deste ânion e, nesta condição, estima-se que o cultivar tolerante estava retornando ao simplasma (juntamente com o N absorvido) 29,3 e 68,3 % mais prótons que o cultivar sensível, na ausência e na presença de Al, respectivamente. Isto indica que o sistema de aquisição de NO_3^- no cultivar tolerante pode ser mais eficiente do que no cultivar sensível, especialmente na presença de Al.

Por outro lado, considerando-se que a aquisição do NH_4^+ , em solução nutritiva contendo apenas esse íon, estava sendo feita exclusivamente por um canal de cátions monovalentes e, que a H^+ -ATPase continuou a bombear prótons para o meio externo, estima-se que o cultivar sensível estava deixando de retornar ao simplasma 43,5 e 120 % menos H^+ do que o tolerante, na ausência e

na presença de Al, respectivamente. Isto indica que o cultivar sensível foi mais eficiente em absorver o NH_4^+ que o tolerante, mas acumulou em maior intensidade um sub-produto (excesso de prótons), que pode apresentar certo grau de toxicidade às raízes.

Tudo indica que o Al, realmente afeta a aquisição de N pelas plantas e, indiretamente, modifica o balanço de prótons das soluções nutritivas. Aparentemente, além de avaliações da quantidade de prótons liberados, há necessidade de verificação do seu modo de ação sobre o simporte H^+/NO_3^- , sobre o canal de NH_4^+ e, sobre a atividade da H^+ -ATPase.

3.2. Efeito do Al sobre os teores de Al, P, K, Ca e Mg.

Os teores de Al, tanto nas raízes quanto na parte aérea, aumentaram com o aumento dos níveis de Al na solução nutritiva (Quadro 3). Na ausência de Al na solução nutritiva, os cultivares não diferiram entre si quanto aos de Al, tanto nas raízes quanto na parte aérea, mas na presença de Al na solução nutritiva, os teores deste elemento foram sempre maiores no cultivar sensível e a diferença entre os cultivares na parte aérea aumentou com o incremento nos níveis de Al na solução nutritiva. Nas raízes foram observados aumentos nos teores de Al de 5 e 6,9 vezes no cultivar tolerante e sensível, respectivamente, quando as plantas foram submetidas a 0,75 mM de Al. A exposição das plantas a um nível de Al na solução nutritiva duas vezes mais elevado, entretanto, não resultou em aumento adicional estatisticamente significativo nos teores deste elemento nas raízes. Na parte aérea, observou-se aumento nos teores de Al no cultivar tolerante apenas nas plantas submetidas ao nível mais alto de Al, enquanto no sensível este aumento já se tornou significativo à partir de 0,75 mM de Al.

Quadro 3. Efeito do Al sobre os teores de Al nas raízes e na parte aérea e sobre a porcentagem de Al retido nas raízes de dois cultivares de arroz

CULTIVAR	Al	Teor de alumínio	
		Raízes	Parte aérea
	<i>mM</i>	<i>mg g⁻¹</i>	
Tolerante	0	0,51Ba ¹	0,12Ba
	0,75	2,55Ab	0,13Bb
	1,50	2,75Ab	0,25Ab
Sensível	0	0,45Ba	0,13Ca
	0,75	3,10Aa	0,22Ba
	1,50	3,27Aa	0,82Aa

¹ Médias, nas colunas, seguidas pelas mesmas letras maiúsculas entre níveis de Al para cada cultivar e minúsculas entre cultivares para cada nível de Al não diferem estatisticamente ao nível de 5 % pelo teste de Tukey.

Os teores de Al, nas plantas expostas a níveis tóxicos deste elemento, do cultivar sensível foram, em média, cerca de 1,2 e 2,7 vezes maiores nas raízes e na parte aérea, respectivamente, comparativamente ao cultivar tolerante. Alguns estudos mostram que genótipos sensíveis podem acumular cerca de 3 a 8 vezes mais Al que genótipos tolerantes (TICE et al., 1992).

Teores elevados de Al e, ou acúmulo mais intenso em certos locais ou órgãos têm sido utilizados como indicativo de tolerância diferencial entre os genótipos. Resultados conflitantes, entretanto, têm sido relatados na literatura. O trabalho de RINCÓN e GONZALES (1992), por exemplo, mostrou que certo cultivar de trigo sensível ao Al acumulou mais Al em seu ápice radicular (2 mm terminais da raiz) que o cultivar tolerante. Mas, WALLACE et al. (1982) e ZHANG e TAYLOR (1989) trabalhando, também, com cultivares de trigo observaram pequena ou nenhuma diferença nos teores de Al entre os genótipos, talvez por que tenha utilizado em sua análise química o sistema radicular inteiro e, não definiu partes da raiz, como o ápice radicular.

O tipo de amostra, o método de análise, a intensidade do tratamento (tempo de exposição e concentração de Al) e a própria resposta da planta, dentre outros fatores, podem estar relacionados com as eventuais diferenças encontradas na literatura. Em face disto, RINCÓN e GONZALES (1992) sugerem que, nos casos de seleção de plantas para tolerância ao Al, o teor deste elemento em amostras tomadas do sistema radicular como um todo, pode não ser um bom indicador. Eles sugerem a utilização de tecidos meristemáticos dos ápices radiculares, como indicador mais preciso para o comportamento diferencial entre cultivares.

Na presença de níveis tóxicos de Al, além de manter os teores deste elemento mais baixos nas duas partes das plantas analisadas, o cultivar tolerante reteve, proporcionalmente, mais Al nas raízes que o cultivar sensível, principalmente no nível mais elevado do tratamento. Neste nível de Al, as percentagens de retenção nas raízes foram: 91,7 e 80,0 % no cultivar tolerante e no sensível, respectivamente (Quadro 3). Aparentemente, em função de resultados como este, eficiência de retenção de Al nas raízes tem sido considerada importante característica das plantas tolerantes ao Al (HOWELER, 1991), inclusive em cultivares de arroz (JAN e PETTERSSON, 1993 e 1995).

Os teores de todos os elementos minerais analisados decresceram na presença do nível mais alto de Al, nas raízes dos dois cultivares, exceto o de Ca no cultivar tolerante, que permaneceu inalterado (Quadro 4).

A concentração de 0,75 mM de Al na solução nutritiva causou, no cultivar tolerante, decréscimo apenas no teor de Mg, enquanto no cultivar sensível o decréscimo ocorreu nos teores de K e Mg. Nesta concentração de Al, o teor de P aumentou no cultivar tolerante e, permaneceu inalterado no cultivar sensível. Na concentração de 1,50 mM de Al, observou-se decréscimo nos teores de todos os elementos minerais nos dois cultivares, exceto no de Ca, no cultivar tolerante. Os decréscimos nesta concentração de Al, entretanto, se intensificaram em relação ao nível de 0,75 mM apenas nos teores de P e K no cultivar tolerante e, nos teores de P, K e Ca no cultivar sensível. Os cultivares não diferiram entre si quanto ao teor de P, independente do nível de Al na solução nutritiva. Na

ausência de Al, o cultivar sensível apresentou teor mais elevado de K do que o cultivar tolerante, mas não se observaram diferenças significativas quanto aos teores de Ca e Mg. Já, na presença de Al, o cultivar tolerante apresentou teores mais altos de K, Ca e Mg do que o cultivar sensível, especialmente no nível mais elevado de Al na solução nutritiva.

Como se observou, também, aumento na produção de matéria seca de raízes no cultivar tolerante no tratamento com 0,75 mM de Al (0,27 g) o aumento no teor de P observado neste mesmo tratamento (Quadro 4) pode estar indicando não apenas maior precipitação de alumínio na forma de fosfato no apoplasto mas, também menor efeito fitotóxico do Al e, ou melhor utilização de P pelas plantas deste cultivar. Corroborando esta idéia, trabalho de SIVAGURU e PALIWAL (1993b) mostra que a tolerância de certas variedades de arroz ao Al pode estar relacionada à sua capacidade de absorver e metabolizar P, sob estresse de Al. Resultados semelhantes foram encontrados por JAN (1991), o qual concluiu que parte da alta tolerância ao Al pode ser devido à capacidade das plantas manterem, ao mesmo tempo, altos teores de P e baixos teores de Al na parte aérea, disponibilizando, assim, maiores teores de P para o metabolismo vegetal. PELLET et al. (1996) sugerem, ainda, que cultivares tolerantes seriam capazes de exsudar fosfato pelos ápices radiculares, promovendo precipitação e, conseqüentemente, redução do efeito fitotóxico do Al, na rizosfera.

Quadro 4. Efeito do Al sobre os teores de P, K, Ca e Mg nas raízes de dois cultivares de arroz

CULTIVAR	Al	Teores			
		P	K	Ca	Mg
	<i>mM</i>	<i>mg g⁻¹</i>			
Tolerante	0	7,6Ba ¹	15,2Ab	1,3Aa	1,3Aa
	0,75	8,8Aa	15,4Aa	1,1Aa	1,0Ba
	1,50	6,5Ca	7,1Ba	1,1Aa	0,9Ba

Sensível	0	8,3Aa	18,1Aa	1,1Aa	1,1Aa
	0,75	8,2Aa	14,0Bb	0,9Aa	0,5Bb
	1,50	5,8Ba	6,4Cb	0,3Bb	0,4Bb

¹ Médias, nas colunas, seguidas pelas mesmas letras maiúsculas entre níveis de Al para cada cultivar e minúsculas entre cultivares para cada nível de Al não diferem estatisticamente ao nível de 5 % pelo teste de Tukey.

O Al, reconhecidamente inibidor da absorção da maioria dos cátions (GASSMANN e SCHROEDER, 1994; JONES et al., 1998), provavelmente, está provocando reduções nos teores de K, no sistema radicular dos cultivares de arroz ora em estudo, pelo bloqueio dos canais de influxo de K (GASSMANN e SCHROEDER, 1994). Segundo KASAI et al. (1992) o Al não apenas inibe o influxo, mas também estimula o efluxo de K em raízes de aveia, o que, em parte, pode justificar as diminuições nos teores de K aqui observados, principalmente no cultivar sensível.

Os teores de Ca e Mg foram mais afetados no cultivar sensível que no tolerante. A redução na absorção destes dois cátions parece resultante de uma inibição competitiva pelos sítios de absorção, (HUANG et al., 1992; RENGEL e ROBINSON, 1989a), não podendo ser descartada a hipótese de um bloqueio dos canais de cátions divalentes (RENGEL e ELLIOT, 1992).

Os teores de P, K, Ca e Mg na parte aérea também decresceram no nível mais alto de Al na solução nutritiva, exceto o de K no cultivar tolerante (Quadro 5).

Os teores de P e K foram sempre mais elevados no cultivar tolerante do que no cultivar sensível, independente do nível de Al na solução nutritiva. Na presença de Al o teor de P no cultivar tolerante sofreu redução apenas no nível de 1,50 mM de Al, enquanto no cultivar sensível a redução foi significativa à partir de 0,75 mM de Al. Aparentemente, os menores teores de P encontrados na parte aérea do cultivar sensível parecem ser resultantes de precipitação desse elemento na forma de fosfato de alumínio, que ocorre nas raízes, que, em consequência

resultará em menor translocação para parte aérea (SIVAGURU e PALIWAL, 1993b).

No cultivar tolerante não foi observada redução no teor de K, na presença de Al. Ao contrário, observou-se até mesmo pequeno aumento (9 %) quando as plantas foram submetidas à 0,75 mM de Al. No cultivar sensível observou-se redução no teor de K mas, apenas no nível de 1,50 mM de Al. Foi observado, também, aumento no teor de K na parte aérea, com outros cultivares de arroz quando plantas foram submetidas a uma concentração de Al considerada baixa (10 ppm), mas ocorreu redução drástica sob alta concentração de Al (60 ppm) (FAGERIA e CARVALHO, 1982).

Como no presente trabalho, CALBO e CAMBRAIA (1980) também obtiveram reduções no teor de K na parte aérea significativamente maiores em cultivar de sorgo sensível comparativamente ao cultivar tolerante.

No cultivar tolerante, o teor de Ca sofreu forte redução, mas apenas no nível mais elevado de Al, enquanto no cultivar sensível ela já ocorreu no nível de 0,75 mM, mas não se intensificou no nível mais elevado de Al. O cultivar tolerante apresentou teores de Ca mais elevados que o cultivar sensível, exceto no nível mais elevado de Al, no qual não se observou diferença entre eles.

Quadro 5. Efeito do Al sobre os teores de P, K, Ca e Mg na parte aérea de dois cultivares de arroz

CULTIVAR	Al	Teores			
		P	K	Ca	Mg
	<i>mM</i>				
Tolerante	0	10,0Aa ¹	27,6Ba	2,5Aa	4,6Aa
	0,75	10,3Aa	30,0Aa	2,6Aa	3,0Ba
	1,50	5,3Ba	27,6Ba	1,2Ba	2,1Ca
Sensível	0	9,0Ab	21,1Ab	2,2Ab	4,8Aa
	0,75	7,4Bb	20,3Ab	1,2Bb	3,0Ba
	1,50	4,4Cb	16,2Bb	1,0Ba	1,4Cb

¹ Médias, nas colunas, seguidas pelas mesmas letras maiúsculas entre níveis de Al para cada cultivar e minúsculas entre cultivares para cada nível de Al não diferem estatisticamente ao nível de 5 % pelo teste de Tukey.

JAN (1991), trabalhando com arroz, observou que as plantas apresentavam teores de Ca mais elevados na parte aérea do que nas raízes, concluindo que a translocação desse mineral, das raízes para a parte aérea, tinha sido pouco afetada pelo Al. Por outro lado, no presente estudo, em geral, as reduções nas concentrações desse mineral na parte aérea, causadas pelo Al, foram mais intensas do que nas raízes. Esta maior redução dos teores de Ca na parte aérea pode estar relacionada a uma menor disponibilidade de Ca nos vasos do xilema das plantas sob estresse de Al, comprometendo o transporte a longa distância desse elemento das raízes para a parte aérea. Além disso é provável que o baixo carregamento de Ca no floema possa limitar a redistribuição do Ca na planta (MARSCHNER, 1995).

Os teores de Mg decresceram com o aumento da concentração de Al na solução nutritiva, nos dois cultivares. Os cultivares diferiram quanto ao teor de Mg, apenas no nível mais alto de Al, tendo o tolerante sofrido uma redução de 54,3 % e o sensível de 70,8 %, respectivamente. Esta redução no teor de Mg parece ser resultante da competição do Al com esse cátion, por sítios de absorção nas raízes, o que afetaria a aquisição e a distribuição dele na planta (KOCHIAN, 1995).

3.3. Efeito do Al sobre a taxa média de absorção líquida e sobre o índice de eficiência de utilização de P, K, Ca e Mg

O Al não apenas influenciou nos teores de P, K, Ca e Mg, mas também reduziu as taxas médias de absorção líquida de todos eles nos dois cultivares (Quadro 6). As taxas médias de absorção líquida de todos os minerais estudados foram, quase sempre, maiores no cultivar tolerante do que no cultivar sensível,

independente do nível de Al, exceto a de Mg em plantas tratadas com 0,75 mM de Al, em que não se observou diferença significativa entre os cultivares. Dentre todos os elementos estudados o Ca e o Mg foram os elementos minerais que sofreram as mais fortes reduções em suas taxas médias de absorção líquida, especialmente no cultivar sensível. Nos dois níveis de Al estudados, o efeito do Al foi sempre significativamente maior no cultivar sensível. Isto já era esperado, uma vez que o efeito do Al tinha sido mais intenso na produção de matéria seca (Quadro 1) e nos teores destes minerais nas raízes e na parte aérea desse cultivar (Quadro 4 e 5).

Em outros cultivares de arroz, a taxa média de absorção líquida de K não foi afetada pelo Al no cultivar sensível e, no cultivar tolerante foi observado até mesmo um aumento na taxa média de absorção líquida desse mesmo mineral, na presença de Al (JAN e PETTERSSON, 1995). A resposta diferente, obtida por esses autores, em relação ao presente trabalho, parece ser resultante da menor concentração (0,14 mM) de Al utilizada por eles. As taxas médias de absorção líquida de P e Ca, encontradas por esses mesmos autores, reduziram, no cultivar sensível mas não foram afetadas no cultivar tolerante. A taxa média de absorção líquida de Mg foi a mais reduzida, independente do cultivar, conforme verificado no presente estudo.

Quadro 6. Efeito do Al sobre as taxas médias de absorção líquida de P, K, Ca e Mg de dois cultivares de arroz

CULTIVAR	Al	Taxa média de Absorção Líquida			
		P	K	Ca	Mg
	<i>mM</i>	<i>μmol g⁻¹ dia⁻¹</i>			
Tolerante	0	253Aa ¹	525Aa	44Aa	132Aa
	0,75	194Ba	399Ba	31Ba	60Ba
	1,50	112Ca	360Ca	16Ca	46Ca
Sensível	0	199Ab	359Ab	32Ab	115Ab

0,75	134Bb	260Bb	13Bb	53Ba
1,50	74Cb	172Cb	8Cb	20Cb

¹ Médias, nas colunas, seguidas pelas mesmas letras maiúsculas entre níveis de Al para cada cultivar e minúsculas entre cultivares para cada nível de Al não diferem estatisticamente ao nível de 5 % pelo teste de Tukey.

Na ausência de Al o índice de eficiência de utilização de P, K, Ca e Mg foram estatisticamente iguais nos dois cultivares (Quadro 7). Na presença de Al, o índice de eficiência de utilização de P não sofreu modificações no nível 0,75 mM de Al, mas aumentou no nível mais elevado de Al no cultivar tolerante, enquanto no cultivar sensível decresceu aproximadamente na mesma intensidade nos dois níveis de Al. O índice de eficiência de utilização do K não foi afetado no cultivar tolerante mas decresceu no cultivar sensível na mesma intensidade nos dois níveis de Al estudados. O índice de eficiência de utilização de Ca não foi influenciado pelo Al no cultivar sensível mas aumentou no cultivar tolerante, apenas no nível mais elevado de Al. Finalmente, o índice de eficiência de utilização de Mg aumentou a partir do nível de 0,75 mM de Al, mantendo-se estável no nível mais elevado de Al, no cultivar tolerante. No cultivar sensível, o aumento ocorreu apenas no nível mais elevado de Al.

A eficiência de utilização, conforme definido por LONERAGAN e ASHER (1967) e SPEAR et al. (1978), é um indicativo da eficiência da planta em utilizar algum mineral em relação a produção de biomassa. Como no cultivar tolerante observou-se aumento no índice de eficiência de utilização para todos elementos exceto para o K, enquanto no cultivar sensível observou-se decréscimo, exceto para Ca e Mg que não foi afetado ou também aumentou, respectivamente, fica evidente sua maior eficiência na utilização de todos os elementos minerais estudados.

Quadro 7. Efeito do Al sobre o índice de eficiência de utilização de P, K, Ca e Mg de dois cultivares de arroz

CULTIVAR	Al	Índice de Eficiência de Utilização			
		P	K	Ca	Mg
	<i>mM</i>		$g^2 mmol^{-1}$		
Tolerante	0	3,2Ba ¹	1,5Aa	17,4Ba	6,0Ba
	0,75	3,0Ba	1,4Aa	17,7Ba	9,4Aa
	1,50	4,2Aa	1,3Aa	26,0Aa	10,1Aa
Sensível	0	2,9Aa	1,6Aa	16,6Aa	4,9Ba
	0,75	1,9Bb	1,0Bb	18,0Aa	4,7Bb
	1,50	2,3Bb	1,0Bb	16,2Ab	7,3Ab

¹ Médias, nas colunas, seguidas pelas mesmas letras maiúsculas entre níveis de Al para cada cultivar e minúsculas entre cultivares para cada nível de Al não diferem estatisticamente ao nível de 5 % pelo teste de Tukey.

Alguns estudos com arroz, mostram que plantas tolerantes ao Al apresentaram maiores teores de P, K, Ca e Mg (HOWELER e CADAVID, 1976; MUGWIRA et al., 1980). Informações como estas, entretanto, não significam que tais plantas sejam efetivamente mais eficientes na absorção e utilização destes elementos minerais. Muitas vezes estes maiores teores de minerais são apenas a resultante de maior crescimento e aprofundamento do sistema radicular e de maior exploração do solo (FURLANI e FURLANI, 1991). Esses autores acreditam que a tolerância ao Al e, pelo menos, a eficiência no uso de P são características independentes.

5. RESUMO E CONCLUSÕES

Neste trabalho foram estudados os efeitos do Al sobre o comprimento e a produção de matéria seca das raízes e da parte aérea e sobre a produção e liberação de prótons (H^+) para a solução nutritiva sob diferentes proporções $NO_3^- : NH_4^+$ e sobre os teores nas duas partes das plantas, as taxas médias de absorção líquida e os índices de eficiência de utilização de alguns elementos minerais,

utilizando dois cultivares de arroz com tolerância diferencial ao Al, sendo um tolerante (Fernandes: CNA-1158) e outro sensível (Maravilha: CNA-6843-1) ao Al.

O crescimento das plantas, avaliado tanto pelo comprimento quanto pela produção de matéria seca das raízes e da parte aérea, diminuiu acentuadamente na presença de Al, independente da proporção $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$, nos dois cultivares, principalmente no cultivar sensível.

O cultivar tolerante produziu raízes mais compridas e numerosas que o sensível, na presença ou na ausência de Al e, em consequência, consumiu sempre mais H^+ na presença exclusiva de NO_3^- e menos H^+ nas soluções contendo o N exclusivamente na forma de NH_4^+ ou em diferentes proporções de $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$. Por unidade de peso, o cultivar tolerante ainda consumiu mais H^+ em solução nutritiva contendo exclusivamente NO_3^- como fonte de N, mas, também, consumiu mais H^+ nas soluções com diferentes proporções de $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$, ou contendo o N exclusivamente na forma de NH_4^+ .

Ao aumentar as concentrações de Al na solução nutritiva, observou-se aumento nos teores de Al, tanto nas raízes quanto na parte aérea, tendo o cultivar sensível acumulado mais Al nas duas partes da planta. O cultivar tolerante mostrou-se mais eficiente na retenção do Al nas raízes.

Ao se aumentar os níveis de Al na solução nutritiva, de modo geral, observou-se redução nos teores dos elementos minerais nas raízes, exceto o de Ca no cultivar tolerante, sendo que as reduções mais fortes ocorreram no cultivar sensível. Na parte aérea, também, observou-se redução nos teores de todos os elementos minerais estudados, após tratamento das plantas com Al, exceto o de K que permaneceu inalterado no cultivar tolerante. Os efeitos do Al na parte aérea, também, foram mais fortes no cultivar sensível.

As taxas médias de absorção líquida de todos os elementos minerais estudados foram reduzidas, nos dois cultivares, à medida que se aumentou os níveis de Al no meio de cultivo, sendo as reduções mais fortes no cultivar sensível. O cultivar tolerante, de modo geral, apresentou maiores taxas de

absorção líquida para todos os elementos minerais, independente da presença do Al.

Observou-se efeitos variados do Al sobre os índices de eficiência de utilização dos elementos estudados. Os índices de eficiência de utilização de P, Ca e Mg aumentaram, enquanto o de K permaneceu inalterado, no cultivar tolerante. No cultivar sensível diminuíram os índices de eficiência de utilização de P e K, o de Ca permaneceu inalterado e o de Mg aumentou. Na ausência de Al na solução nutritiva, os cultivares não diferiram quanto ao índice de eficiência de utilização de qualquer elemento mineral estudado, mas o cultivar tolerante mostrou-se mais eficiente na absorção de todos eles, à medida que se aumentou os níveis de Al na solução nutritiva.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALLAN, J.E. **The preparation of agricultural samples for analysis by atomic absorption spectroscopy.** Walnut Creek, Califórnia, USA, Varian Techtron, 1969. 15 p. (Boletim 12/69).

ANTUNES, A. M. G., NUNES, M. A. Effects of aluminum on nutrients solution pH and nitrate/ammonium uptake by triticale. **J. plant Nutr.**, v. 20, n. 10, p. 1391-1401, 1997.

- BENNET, R. J., BREEN, C. M. The aluminum signal: new dimensions to mechanisms of aluminum tolerance. **Plant Soil**, v. 134, p. 153-166, 1991.
- BENNET, R. J., BREEN, C. M., FEY, M. V. The primary site of aluminum injury in the root of *Zea mays* L. **South Afr. J. Plant Soil**, v. 2, p. 8-17, 1985.
- BERNARDO, L. M., CLARK, R. B., MARANVILLE, J. W. Nitrate/ammonium ratio effects on nutrient solution pH, dry matter yield, and nitrogen uptake of sorghum. **J. Plant Nutr.**, v. 7, n. 10, p. 1389-1400, 1984.
- CALBO, A. G., CAMBRAIA, J. Efeito do alumínio sobre a composição mineral de dois cultivares de sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench). **Rev. Ceres**, v. 27, n. 152, p. 369-378, 1980.
- CAMBRAIA, J., CAMBRAIA, M. C. Avaliação de híbridos de milho quanto à tolerância ao alumínio, em solução nutritiva. **Rev. Ceres**, v. 42, n. 241, p. 297-307, 1995.
- CAMBRAIA, J., FILHO, J. P. L., ESTEVÃO, M. M., OLIVA, M. A. Efeito do alumínio sobre os teores de Mg, Fe, Mn e Cu em sorgo. **Rev. Ceres**, v. 30, n. 167, p. 45-54, 1983.
- CAMBRAIA, J., SILVA, M. A., CANO, M. A. O., SANT'ANNA, R. Método simples para a avaliação de cultivares de sorgo quanto a tolerância ao alumínio. **Rev. Bras. Fisiol. Veg.**, v. 3, n. 2, p. 87-95, 1991.
- CLARK, J. Characterization of phosphatase of intact maize roots. **J. Agric. Food Chem.**, v. 23, p. 458-460, 1975.
- DELHAIZE, E., RYAN, P. R. aluminum toxicity and tolerance in plants. **Plant Physiol**, v. 107, p. 315-321, 1995.
- 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 Physiol.**, v. 103, n. 3, p. 685-693, 1993.
- ENGELS, C., MARSCHNER, H. Influence of the form of nitrogen supply on root uptake and translocation of cations in the xylem exudate of maize (*Zea mays* L.). **J. Exp. Bot.**, v. 44, p. 1695-1701, 1993.
- FAGERIA, N. K., CARVALHO, J. R. P. Influence of aluminum in nutrient solutions on chemical composition in upland rice cultivars. **Plant Soil**, v. 69, p. 31-44, 1982.
- FAGERIA, N. K., WRIGHT, R. J., BALIGAR, V. C. Rice cultivars response to aluminum in nutrient solution. **Commun. In Soil Sci. Plant Anal.**, v. 19, n. 7-12, p. 1133-1142, 1988.
- FAGERIA, N. K., BALIGAR, V. C., WRIGHT, R. J. The effects of aluminum on growth and uptake of Al and P by rice. **Pesq. Agropec. Brasil.**, v. 24, n. 6, p. 677-682, 1989.
- FAGERIA, N. K., STONE, L. F. **Manejo da acidez dos solos de cerrado e de várzea do Brasil**. Santo Antônio de Goiás, GO, Embrapa, 1999. 42p.
- FAGERIA, N. K., ZIMMERMANN, F. J. P. Seleção de cultivares de arroz para tolerância à toxidez de alumínio em solução nutritiva. **Pesq. Agropec. Brasil.**, v. 14, p. 141-147, 1979.
- FAHL, J. I., CARELLI, M. L. C., DEUBER, R., NOGUEIRA, S. S. S., HIROCE, R. Influência do alumínio no crescimento e na nutrição mineral de cultivares de arroz. **R. Bras. Ci. Solo**, v. 6, p. 203-208, 1982.
- FLEMING, A. L. Ammonium uptake by wheat varieties differing in Al tolerance. **Agron. J.**, v. 75, p. 726-730, 1983.
- FOY, C. D. Plant adaptation to acid, aluminum toxic soils. **Commun Soil. Sci. Plant Anal.**, v. 19, p. 959-987, 1988.

- FURLANI, P. R., FURLANI, A. M. C. Tolerância a alumínio e eficiência a fósforo em milho e arroz: características independentes. **Bragantia**, v. 50, n. 2, p. 331-340, 1991.
- GASSMANN, W., SCHROEDER, J. I. Inward-rectifying K⁺ channels in root hairs of wheat. A mechanisms for aluminum-sensitive low affinity K⁺ uptake and membrane potential control. **Plant Physiol**, v. 105, p. 1399-1408, 1994.
- GRAUER, U. E., HORST, W. J. Effect of pH and nitrogen source on aluminium tolerance of rye (*Secale cereale* L.) and yellow lupin (*Lupinus luteus* L.). **Plant Soil**, v. 127, p. 13-21, 1990.
- HECHT-BUCHHOLZ, C., FOY, C. D. Effect of aluminium toxicity on root morphology of barley, p. 343-345. In: BROUWER, R. (ed.) **Develop. Plant Soil Sci.**, v. 4, Structure and Function of Plant Roots. Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht, Netherlands. 1981.
- HOWELER, R. H. Identifying plants adaptable at low pH conditions, p. 885-904. In: WRIGHT, R. J.; BALIGAR, V. C. e MURRMANN, R. P. (eds.) **Plant-soil interactions at low pH**. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands. 1991.
- HOWELER, R. H., CADAVID, L. F. Screening of rice cultivars for tolerance to Al-toxicity in nutrient solutions as compared with a field screening method. **Agron. J.**, v. 68, n. 4, p. 551-555, 1976.
- HUANG, J. W., GRUNES, D. L., KOCHIAN, L. V. Aluminum effects on the kinetics of calcium uptake into cells of the wheat root apex: quantification of calcium fluxes using a calcium-selective vibrating microelectrode. **Planta**, v. 188, p. 414-421, 1992.
- ISHIKAWA, S., WAGATSUMA, T. Plasma membrane permeability of root-tips cells following temporary exposure to Al ions is a rapid measure of Al tolerance among plant species. **Plant Physiol**, v. 39, n. 5, p. 516-525, 1998.
- JAN, F. Aluminum effects on growth, nutrient net uptake and transport in 3 rice (*Oryza sativa* L.) cultivars with different sensitivity to aluminum. **Physiol. Plant**. v. 83, p. 441-448, 1991.

- JAN, F., PETTERSON, S. Effects of low Al levels on growth and nutrient relations in 3 rice cultivars with different tolerance to aluminum. **J. Plant Nutr.**, v. 16, p. 359-372, 1993.
- JAN, F., PETTERSON, S. Aluminum sensitivity of two upland rice cultivars at various levels of nutrient supply. **J. Plant Nutr.**, v. 18, n. 6, p. 1323-1335, 1995.
- JONES, D. L., SASAKI, M., YAMAMOTO, Y. Aluminum induces a decrease in cytosolic calcium concentration in BY-2 tobacco cell cultures. **Plant Physiol.**, v. 116, n. 1, p. 81-89, 1998.
- KASAI, M., SASAKI, M., YAMAMOTO, Y., MATSUMOTO, H. Aluminum stress increases K^+ efflux and activities of ATP- and PP_i -dependent H^+ pumps of tonoplast-enriched membrane vesicles from barley roots. **Plant Cell Physiol.**, v. 33, n. 7, p. 1035-1039, 1992.
- KELTJENS, W. G. Nitrogen source aluminum toxicity of two sorghum genotypes differing in aluminum susceptibility. **J. Plant Nutr.**, v. 10, n. 7, p. 841-856, 1987.
- KINRAIDE, T. B. Identity of the rhizotoxic aluminium species. **Plant Soil**, v. 134, p. 167-178, 1991.
- KOCHIAN, L. V. Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants. **Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.**, v. 46, p. 237-260, 1995.
- LAZOF, D. B., RINCÓN, M., RUFTY, T. W., MACKOWN, C. T., CARTER, T. E. Aluminum accumulation and associated effects on $^{15}NO_3^-$ influx in roots of two soybean genotypes differing in Al tolerance. **Plant Soil**, v. 164, p. 291-297, 1994.
- LINDEMAN, W. Observations on the behaviour of phosphate compounds in *Clorella* at transition from dark to light. In: UNITED NATIONS INTERNATIONAL CONFERENCE ON THE PEACEFUL USES OF ATOMIC ENERGY, 2, 1958, Geneva. **Proceedings...** Geneva: United Nations, 1958. v. 24, p. 8-15.

- LLUGANY, M., MASSOT, N., WISSEMEIER, A. H., POSCHENRIEDER, C., HORST, W. J., BARCELO, J. Aluminum tolerance of maize cultivars as assessed by callose production and root elongation. **Z. Pflanz. Boden.**, v.157, n. 447-450, 1994.
- LONERAGAN, J. F., ASHER, C. J. Response of plants to phosphate concentration in solution culture. II. Rate of phosphate absorption and its relation to growth. **Soil Sci.**, v. 103, p. 311-318, 1967.
- MALKANTHI, D. R. R., YOKOYAMA K., YOSHIDA T., MORITSUGU, M., MATSUSHITA, K. Effects of low pH and Al on Growth and nutrient uptake of several plants. **Soil Sci. Plant Nutr.**, v. 41, n 1, p. 161-165, 1995.
- MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants.** 2nd. ed. London: Academic Press, 889p. 1995.
- MASSOT, N., LLUGANY, M., POSCHENRIEDER, C., BARCELÓ, J. Callose production as indicator of aluminum toxicity in bean cultivars. **J. Plant Nutr.**, v. 22, n. 1, p. 1-10, 1999.
- MATSUMOTO, H., YAMAMAYA, T. Inhibition of potassium uptake and regulation of membrane-associated Mg^{2+} -ATPase activity of pea roots by aluminum. **Soil Sci. Plant Nutr.**, v. 32, n. 2, p. 179-188, 1986.
- MATSUMOTO, H., YAMAMOTO, Y., KASAI, M. Changes of some properties of the plasma membrane-enriched fraction of barley roots related to aluminum stress: membrane-associated ATPase, aluminum and calcium. **Soil Sci. Plant Nutr.**, v. 38, n. 3, p. 411-419, 1992.
- MOFFAT, A. S. Engineering plants to cope with metals. **Science**, v. 285, p. 369-370, 1999.
- MUGWIRA, L. M., PATEL, S. U., FLEMING, A. L. Aluminium effects on growth and Al, Ca, Mg, K and P levels in triticale, wheat, and rye. **Plant Soil**, the Hague, v. 57, p. 467-470, 1980.

- NICHOL, B. E., OLIVEIRA, L. A., GLASS, A. D. M., SIDDIQI, M. Y. The effects of short and long term aluminum treatment on potassium fluxes in the roots of an aluminum sensitive cultivar of barley. v. 45, p. 741-746. In: WRIGHT, R. J.; BALIGAR, V. C.; MURRMANN, R. P. (eds.). **Plant soil interactions at low pH**. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands. 1991.
- PELLET, D. M., PAPERNIC, L. A., KOCHIAN, L. V. Multiple aluminum-resistance mechanism in wheat. Roles of root apical phosphate and malate exudation. **Plant Physiol.**, v. 112, n. 2, p. 591-597, 1996.
- RENGEL, Z. Uptake of aluminum by plant cells. **New Phytol.**, v. 134, p. 389-406, 1996.
- RENGEL, Z., ELLIOT, D. C. Mechanism of aluminum inhibition of net $^{45}\text{Ca}^{2+}$ uptake by *Amaranthus* protoplasts. **Plant Physiol.**, v. 98, p. 632-638, 1992.
- RENGEL, Z., ROBINSON, D. L. Competitive Al^{3+} inhibition of net Mg^{2+} uptake by intact *Lolium multiflorum* roots. **Plant Physiol.**, v. 91, p. 1407-1413, 1989a.
- RENGEL, Z., ROBINSON, D. L. Aluminum and plant age effects on adsorption of cations in the Donnan free space of ryegrass roots. **Plant soil**, v. 116, p. 223-227, 1989b.
- RINCÓN, M., GONZALES, R. A. Aluminum partitioning in intact roots of aluminum-tolerant and aluminum-sensitive wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. **Plant Physiol.**, v. 99, n. 3, p.1021-1028, 1992.
- SAMUELS, T. D., KÜCÜKAKYÜZ, K., RINCÓN-ZACHARY, M. Al partitioning patterns and root growth as related to Al sensitivity and Al tolerance in wheat. **Plant Physiol.**, v. 113, p. 527-534, 1997.
- SANTAMARIA, P., ELIA, A., SERIO, F., GONNELLA, M., PARENTE, A. Comparison between nitrate and ammonium nutrition in Fennel, Celery, and Swiss Chard. **J. Plant Nutr.**, v. 22, n. 7, p. 1091-1106, 1999.

- SIDDIQI, M.Y., GLASS, A. D. M. Utilization index: a modified approach to the estimation and comparison of nutrient utilization efficiency in plants. **J. Plant Nutr.**, v. 4, p.289-302, 1981.
- SIVAGURU, M., PALIWAL, K. Differential aluminum tolerance in some tropical rice cultivars: I. Growth performance. **J. Plant Nutr.**, v. 16, p.1705-1716, 1993a.
- SIVAGURU, M., PALIWAL, K. Differential aluminum tolerance in some tropical rice cultivars. II. Mechanism of aluminum tolerance. **J. Plant Nutr.**, v. 16, p.1717-1732, 1993b.
- SIVAGURU, M., FUJIWARA, T., SAMAJ, J., BALUSKA, F., YANG, Z., OSAWA, H., MAEDA, T., MORI, T., VOLKMANN, D., MATSUMOTO, H. Aluminum-induced 1→3-β-D-glucan inhibits cell-to-cell trafficking of molecules through plasmodesmata. A new mechanism of aluminum toxicity in plants. **Plant Physiol.**, v. 124, p. 991-1005, 2000.
- SMITH, R. L., MILLS, H. A., HOVELAND, C. S., HANNA, W. W. Influence of ammonium nitrate ratios on the growth and nitrogen uptake of pearl millet. **J. Plant Nutr.**, v. 13, p. 541-553, 1990.
- SPEAR, N. S., ASHER, C. J., EDWARDS, D. G. Response of cassava, sunflowers, and maize to potassium concentration in solution. II. Potassium absorption and its relation to growth. **Field Crops Res.**, v. 1, p. 363-373, 1978.
- TAYLOR, G. J. Current views of the aluminum stress response; the physiological basis of tolerance. **Curr. Top. Plant Biochem. Physiol.**, v. 10, p.57-93, 1991.
- TAYLOR, G. J. Overcoming barriers to understanding the cellular basis of aluminum resistance. **Plant Soil**, v. 171, p.89-103, 1995.
- TICE, K. R., PARKER, D. R., DeMASON, D. A. Operationally defined apoplastic and symplastic aluminum fractions in root tips of aluminum-intoxicated wheat. **Plant Physiol.**, v. 100, n. 1, p. 309-318, 1992.

- TRAORE, A., MARANVILLE, W. Effect of nitrate/ammonium ration on biomass production, nitrogen accumulation, and use efficiency in sorghums of different origin. **J. Plant Nutr.**, v. 22, n. 4 e 5, p. 813-825, 1999.
- WAGATSUMA, T., KANEKO, M., HAYASAKA, Y. Destruction process of plant root cells by aluminum. **Soil Sci. Plant Nutr.**, v. 33, n. 2, p. 161-175, 1987.
- WAGATSUMA, T., ISHIKAWA, S., OBATA, H., TAWARAYA, K., KATOHDA, S. Plasma membrane of younger and outer cells is the primary specific site for aluminum toxicity in roots. **Plant Soil**, v. 171, p. 105-112, 1995.
- WALLACE, S., HENNING, S. J., ANDERSON, I. C. Elongation, Al concentration, and hematoxilin staining of aluminum-treated wheat roots. **Iowa State J. Res.**, v. 57, n. 1, p. 97-106, 1982.
- WANG, C., WOOD, F.A. A modified aluminon reagent for the determination of aluminum after HNO₃-H₂SO₄ digestion. **Can. J. Soil Sci.**, v. 53, p.237-239, 1973.
- WELBANK, P.J. The effect of competition with *Agropyron repens* and of nitrogen and water-supply on the nitrogen content of *Impatiens Parviflora*. **Ann. Bot.**, v. 26, n. 103, p. 361-373, 1962.
- ZHANG, G., TAYLOR, G. J. Kinetics of aluminum uptake by excised roots of aluminum-tolerant and aluminum-sensitive cultivars of *Triticum aestivum* L. **Plant Physiol**, v. 91, n. 3, p. 1094-1099, 1989.

APENDICE

APÊNDICE

Quadro 1A. Resumo da análise de variância do efeito do Al sobre o comprimento das raízes e da parte aérea de plantas de arroz, sob diferentes proporções de $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$

Fontes de Variação	GL	Quadrado Médio	
		Raízes	Parte Aérea
Cultivar	1	380,5**	1498,1**
Alumínio	1	433,9**	769,4**
$\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$	3	60,5**	116,5**
Cultivar x Alumínio	1	10,1**	3,37
Cultivar x $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$	3	11,6**	1,15
Alumínio x $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$	3	3,94**	6,85**
Cultivar x Alumínio x $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$	3	7,24**	1,70
Resíduos	32	0,53	1,39
CV (%)		3,29	4,38

* Significativo pelo teste F a 5%.

** Significativo pelo teste F a 1%.

Quadro 2A. Resumo da análise de variância do efeito do Al sobre a produção de matéria seca das raízes e da parte aérea de plantas de arroz, sob diferentes proporções de $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$

Fontes de Variação	GL	Quadrado Médio	
		Raízes	Parte Aérea
Cultivar	1	0,18**	0,91**
Alumínio	1	$0,11.10^{-1}$ **	0,14**
$\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$	3	$0,18.10^{-1}$ **	$0,35.10^{-1}$ **
Cultivar x Alumínio	1	$0,21.10^{-5}$	$0,39.10^{-2}$
Cultivar x $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$	3	$0,48.10^{-2}$ **	$0,44.10^{-2}$
Alumínio x $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$	3	$0,38.10^{-3}$	$0,41.10^{-2}$
Cultivar x Alumínio x $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$	3	$0,27.10^{-3}$	$0,33.10^{-2}$
Resíduos	32	$0,14.10^{-3}$	$0,25.10^{-2}$
CV (%)		10,72	17,06

* Significativo pelo teste F a 5%.

** Significativo pelo teste F a 1%.

Quadro 3A. Resumo da análise de variância do Efeito do Al sobre a liberação diária de H^+ para a solução nutritiva, por unidade de peso do sistema radicular de plantas de arroz, sob diferentes proporções de $NO_3^-:NH_4^+$

Fontes de Variação	GL	Quadrado Médio
		Produção e liberação de H^+
Cultivar	1	281912,3**
Alumínio	1	311423,2**
$NO_3^-:NH_4^+$	3	1262847,0**
Cultivar x Alumínio	1	2258,7**
Cultivar x $NO_3^-:NH_4^+$	3	26379,0**
Alumínio x $NO_3^-:NH_4^+$	3	377323,5**
Cultivar x Alumínio x $NO_3^-:NH_4^+$	3	10623,2**
Resíduos	32	14,27
CV (%)		1,68

* Significativo pelo teste F a 5%.

** Significativo pelo teste F a 1%.

Quadro 4A. Resumo da análise de variância do efeito do Al sobre os teores de Al nas raízes e na parte aérea de plantas de arroz

Fontes de Variação	GL	Quadrado médio	
		Raízes	Parte Aérea
Cultivar	1	0,51**	0,23**
Alumínio	2	11,9**	0,30**
Cultivar x Alumínio	2	0,18**	0,13**
Resíduo	12	$0,13 \cdot 10^{-1}$	$0,80 \cdot 10^{-3}$
CV (%)		5,36	10,22

* Significativo pelo teste F a 5%.

** Significativo pelo teste F a 1%.

Quadro 5A. Resumo da análise de variância do efeito do Al sobre os teores de P, K, Ca e Mg nas raízes de plantas de arroz

Fontes de Variação	GL	Quadrado Médio			
		P	K	Ca	Mg
Cultivar	1	0,18.10 ⁻²	0,32.10 ^{-2**}	0,72.10 ^{-2**}	0,72.10 ^{-2**}
Alumínio	2	0,93.10 ^{-1**}	1,63**	0,38.10 ^{-2**}	0,56.10 ^{-2**}
Cultivar x Al	2	0,98.10 ^{-2*}	0,80.10 ^{-1**}	0,21.10 ^{-2**}	0,82.10 ^{-3**}
Resíduo	12	0,19.10 ⁻²	0,27.10 ⁻³	0,16.10 ⁻³	0,67.10 ⁻⁴
CV (%)		5,80	1,28	13,2	9,54

* Significativo pelo teste F a 5%.

** Significativo pelo teste F a 1%.

Quadro 6A. Resumo da análise de variância do efeito do Al sobre teores de P, K, Ca e Mg na parte aérea de plantas de arroz

Fontes de Variação	GL	Quadrado Médio			
		P	K	Ca	Mg
Cultivar	1	0,11**	3,82**	0,17.10 ^{-1**}	0,11.10 ⁻²
Alumínio	2	0,39**	0,17**	0,23.10 ^{-1**}	0,13**
Cultivar x Al	2	0,18.10 ^{-1**}	0,92.10 ^{-1**}	0,69.10 ^{-2**}	0,44.10 ^{-2**}
Resíduo	12	0,17.10 ⁻²	0,76.10 ⁻²	0,12.10 ⁻³	0,31.10 ⁻³
CV (%)		5,38	3,66	6,29	5,59

* Significativo pelo teste F a 5%.

** Significativo pelo teste F a 1%.

Quadro 7A. Resumo da análise de variância do efeito do Al sobre as taxas médias de absorção líquida de P, K, Ca e Mg de plantas de arroz

Fontes de Variação	GL	Quadrado Médio			
		P	K	Ca	Mg
Cultivar	1	11468,0**	121715,6**	712,7**	1248,3**
Alumínio	2	26349,2**	47793,7**	1048,8**	13259,4**
Cultivar x Al	2	185,4	888,9*	36,73**	130,6*
Resíduo	12	62,36	136,7	1,14	22,4
CV (%)		4,90	3,38	4,48	6,66

* Significativo pelo teste F a 5%.

** Significativo pelo teste F a 1%.

Quadro 8A. Resumo da análise de variância do efeito do Al sobre os índices de eficiência de utilização de P, K, Ca e Mg de plantas de arroz

Fontes de Variação	GL	Quadrado Médio			
		P	K	Ca	Mg
Cultivar	1	5,55**	0,28**	63,36**	36,95**
Alumínio	2	1,01**	0,28**	31,13*	15,87**
Cultivar x Al	2	1,05**	0,11**	40,83*	4,92**
Resíduo	12	0,59.10 ⁻¹	0,11.10 ⁻¹	6,11	0,47
CV (%)		8,37	8,28	13,36	9,65

* Significativo pelo teste F a 5%.

** Significativo pelo teste F a 1%.