

Tolerância ao alumínio tóxico em germoplasma brasileiro elite de aveia

Aluminum tolerance in elite Brazilian oat germplasm

Cássio Barcellos Hervé¹ Fernanda Andressa Calai¹ Itamar Cristiano Nava¹
Carla Andréa Delatorre^{1*}

RESUMO

A presença de alumínio (Al) reduz o rendimento em solos ácidos ou em áreas onde o subsolo possui pH abaixo de 5, pois limita o crescimento radicular e, conseqüentemente, a absorção de água e nutrientes. Genótipos elite de aveia (*Avena sativa* L.) não selecionados para a tolerância ao Al foram avaliados quanto a essa característica em solução nutritiva. Foi utilizada, como parâmetro de comparação da tolerância ao Al, a média de recrescimento radicular após a exposição ao Al. O recrescimento da raiz principal dos genótipos elite foi comparado com os controles UFRGS17, considerado tolerante e UFRGS930598-6, sensível. Foram avaliadas as linhagens UFRGS057005-1 e UFRGS057022-2, e as cultivares comerciais 'URSGuria', 'URSTorena', 'URSPenca', 'URSGuará', 'URS Charrua', 'URStarimba', 'URSTaura', 'URSGuapa' e 'URS21'. A amplitude de recrescimento da raiz dentro de cada genótipo foi elevada, sendo a menor de 15mm e a maior de 44mm. As cultivares 'URScharrua' e 'URSGuapa' demonstraram tolerância superior a 'UFRGS17'. URStarimba, apesar da média similar a UFRGS17, mostrou distribuição de frequência mais positiva. URSTorena, UFRGS0570005-1 e URSPenca classificaram-se como intermediários, sendo inferiores a UFRGS17. Nenhum dos genótipos elite apresentou médias de recrescimento igual ou inferior às obtidas pelo controle sensível, UFRGS930598-6.

Palavras-chave: recrescimento da raiz, *Avena sativa*, hidroponia, comparação de genótipos.

ABSTRACT

Oat genotypes were evaluated for aluminum (Al) tolerance in hydroponic solution. The ability of growing after being exposed to high Al (root regrowth) was used to evaluate the genotypes. The apical root regrowth for each genotype was compared to the controls: UFRGS17, Al tolerant, and UFRGS930598-6, Al sensitive. Two lines UFRGS057005-1 and UFRGS057022-2 and nine cultivars 'URSGuria', 'URSTorena',

'URSPenca', 'URSGuará', 'URScharrua', 'URStarimba', 'URSTaura', 'URSGuapa' and 'URS21' were evaluated. The root regrowth amplitude inside each genotype was high; the smallest one was 15mm and the largest one, 44mm. URScharrua and URSGuapa showed higher tolerance than UFRGS17. Despite the similar mean to UFRGS17, URStarimba regrowth frequency had a more positive skewness. URSTorena, UFRGS0570005-1 and URSPenca were classified as intermediate, being inferior to UFRGS17. None of the genotypes showed root regrowth equal or inferior to the sensitive control, UFRGS930598-6.

Key words: root regrowth, *Avena sativa*, hydroponics, screening of genotypes.

INTRODUÇÃO

O alumínio (Al) é um elemento químico abundante na crosta terrestre e, em presença de solos ácidos (pH≤5), assume principalmente a forma de cátion trivalente (Al³⁺), sendo tóxico para as plantas (KINRAIDE, 1991). Estima-se que cerca de 30% dos solos livres de gelo no mundo e 50% dos solos com potencial agrônomo sejam ácidos (UEXKÜLL & MUTERT, 1995).

Em plantas, a consequência imediata à exposição ao Al³⁺ é a inibição do crescimento radicular (KINRAIDE, 1991; HORST et al., 2010), sendo constatada após minutos ou poucas horas de exposição. Essa inibição causa um sistema radicular deficiente, acarretando insuficiente absorção de água e influxo de íons para o desenvolvimento adequado da planta e diminuindo a sua produtividade (MA & FURUKAWA, 2003; PANDA et al., 2009).

¹Programa de Pós-graduação em Fitotecnia, Departamento de Plantas de Lavoura, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil. E-mail: cadtorre@ufrgs.br. *Autor para correspondência.

A aveia (*Avena sativa* L), pertencente à família Poaceae, possui ampla adaptação geográfica, sendo seu cultivo maior em estações de inverno. Seu provável centro de origem é a região do Oriente Médio. Apesar do centro de origem não apresentar solos ácidos, a aveia é considerada relativamente tolerante ao Al^{3+} . Dentro da espécie *Avena sativa*, encontra-se variação no grau de tolerância ao Al^{3+} (SANCHEZ-CHACON et al., 2000; RADMER et al., 2012). Os mecanismos genéticos, fisiológicos e moleculares da tolerância ao Al^{3+} em aveia ainda não estão totalmente elucidados. Ácidos orgânicos exsudados pelas raízes são considerados o principal mecanismo de proteção dos cereais ao Al, atuando como agente quelante, complexando o Al^{3+} e evitando, ou diminuindo sua ação danosa (RYAN & DELHAIZE, 2010). O ácido orgânico secretado varia de acordo com a espécie vegetal, sendo citrato, oxalato e malato, os mais comuns (MA et al., 2001; LIGABA et al., 2009; LIU et al., 2009). Em aveia, ocorre a secreção de citrato e malato (RADMER et al., 2012), no entanto, este pode não ser o único mecanismo utilizado, uma vez que o genótipo UPF91Al-100-1-4, apesar de tolerante, apresentou abundante entrada de Al^{3+} nos tecidos radiculares (CASTILHOS et al., 2011). Outros mecanismos têm sido encontrados em milho, como a indução do sistema antioxidante (GIANNAKOULA et al., 2010), e em arroz, envolvendo transporte de UDP-glicose, ou absorção simplástica do Al (HUANG et al., 2009; DELHAIZE et al., 2012).

A seleção a campo é dificultada pela heterogeneidade dos solos quanto à concentração de Al e dos íons que interferem na atividade deste, o que induz a erros na identificação dos genótipos tolerantes. A análise de recrescimento da raiz em solução hidropônica, após a exposição ao Al^{3+} , tem se mostrado eficiente na caracterização da tolerância a esse estresse em genótipos de aveia branca (NAVA et al., 2006), sendo uma ferramenta adequada, especialmente para programas de melhoramento localizados em regiões com solos sem Al, ou com pH já corrigido, onde é impossibilitada a seleção para essa característica em solo.

A utilização de genótipos com tolerância ao Al pode ser vantajosa, mesmo em solos corrigidos, uma vez que a não incorporação do calcário no sistema de plantio direto torna menos eficiente a correção da acidez do solo em profundidade, devido à lenta solubilidade do calcário (ROSSIELO & JACOB NETO, 2006). Isso tende a estabelecer um gradiente de pH no perfil do solo, limitando a zona de crescimento radicular de genótipos sensíveis.

Genótipos com maior tolerância poderiam produzir um sistema radicular mais longo, pois a presença de Al^{3+} em camadas menos superficiais do solo teriam menor efeito no crescimento das raízes. Isso pode ser benéfico, especialmente em anos com deficiência hídrica, quando há necessidade de aprofundar o sistema radicular. Dessa forma, é importante determinar a tolerância ao Al dos genótipos disponibilizados aos agricultores, para que este possa ser um aspecto considerado quando da escolha da cultivar. O presente trabalho objetivou avaliar os níveis de tolerância ao Al, em solução hidropônica, de genótipos elite de aveia, desenvolvidos em solos livres de Al e, portanto, não selecionados para essa característica.

MATERIAL E MÉTODOS

O trabalho foi realizado em 2011, em Porto Alegre (RS). Foram incluídas neste estudo as linhagens UFRGS 057005-1 e UFRGS 057022-2 e as cultivares comerciais 'URS Guria', 'URS Torena', 'URS Penca', 'URS Guará', 'URS Charrua', 'URS Tarimba', 'URS Taura', 'URS Guapa' e 'URS 21'; acrescidas dos controles UFRGS 17 e UFRGS 930598-6, considerados tolerante e sensível ao Al, respectivamente. A genealogia desses genótipos é apresentada na tabela 1. Sementes de cada genótipo foram selecionadas com tamanho similar, descascadas e desinfetadas com hipoclorito de sódio 2% (v/v) com adição de 2% (v/v) de Tween 20 por três minutos, enxaguadas três vezes com água estéril e pré-germinadas em papel germinador, a 25°C por aproximadamente 36 horas. Trinta sementes germinadas de cada genótipo foram selecionadas com aproximadamente 2cm de raiz e transferidas para recipientes plásticos com capacidade de 3,5L. Cada recipiente foi dividido em cinco partes, onde foram colocadas 10 sementes por genótipo a ser testado e 5 sementes de cada genótipo controle (UFRGS17 e UFRGS930598-6), totalizando 55 sementes dos genótipos controle. As sementes foram dispostas sobre tela plástica e as raízes imersas em solução nutritiva. O maior número de sementes dos genótipos controle se deve a presença destes em todos os potes, para maior controle do experimento.

O método utilizado para quantificar a tolerância foi a análise de recrescimento da raiz principal, conforme descrito por NAVA et al. (2006). Foram utilizadas duas formulações para solução nutritiva, (i) solução completa e livre de Al, cuja composição final foi: $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$ 4mM; $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ 2mM; KNO_3 4mM; $(NH_4)_2SO_4$

Tabela 1 - Genealogia dos genótipos elite de aveia.

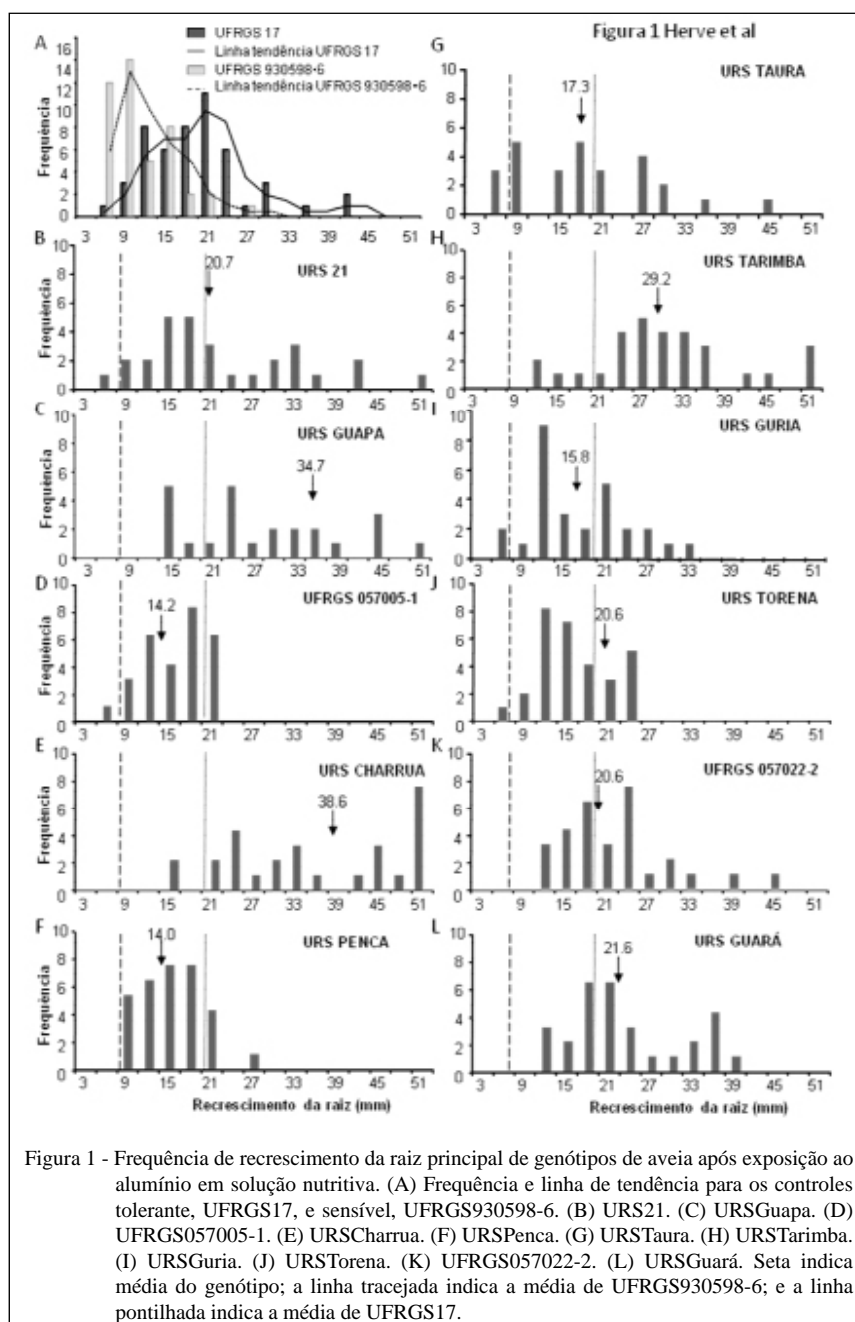
Genótipo	Genealogia
URS Guapa	UPF 17 Resel. // Guaíba Sel. / CTC 84B993
URS Tarimba	UFRGS 987016-1 / UFRGS 19
URS 21	UFRGS 10 / CTC 84B993
URS Taura	UFRGS 970216-2 (F _{3,4}) / UFRGS 970461 (F _{7,8})
URS Guria	UFRGS 987015-2 / UFRGS 960195-2
URS Torena	UFRGS 984111-4 / UFRGS 988109-1
UFRGS 057005-1	UFRGS 984111-4 / UFRGS 988109-1
URS Penca	UFRGS 995078-2 / UFRGS 006054-4
URS Guará	UFRGS 987016-1 / UFRGS 970497-1
UFRGS 057022-2	UFRGS 987016-1 / UFRGS 970497-1
URS Charrua	UFRGS 984126-1 / UFRGS 984109-7
UFRGS 17	Coronado ² / Cortez ³ / Pendek / ME1563 // 76-29 / 76-23 / 75-28 / CI833
UFRGS 930598-6	UFRGS 15 / UFRGS 881920

0,435mM; KCl 0,5mM; MnSO₄.1H₂O 2μM; CuSO₄ 0,3μM; ZnSO₄.7H₂O 0,8μM; NaCl 30μM; NaMoO₄.2H₂O 0,1μM; H₃BO₃ 10μM; KH₂PO₄ 0,5mM; GeoFe-6 0,9mM; (ii) solução tratamento, com presença de Al, constituída de um décimo da solução nutritiva completa, com a retirada do elemento P para evitar a precipitação do Al³⁺. A fonte de Fe (GeoFe-6) foi um quelato de alta performance, contendo 6% do elemento quelado e 92% de um ortoisômero. A fonte de Al utilizada foi (Al₂(SO₄)₃.18H₂O), na concentração final de 740μM. Inicialmente, as plântulas foram mantidas em solução nutritiva completa, por um período de 48 horas, seguido de troca para solução tratamento, onde as raízes ficaram expostas ao Al por 48 horas, então a solução tratamento foi substituída novamente pela solução completa por mais 72 horas. Nas duas soluções, o pH foi mantido em 4,5, e a temperatura ambiente em 18°C, sob aeração e iluminação constante. Mediu-se o recrescimento da raiz principal, tomando a medida da raiz a partir da calosidade formada na presença do Al até o ápice. A concentração e a atividade das diferentes formas

iônicas do Al na solução foram estimadas usando o software *Visual Minteq 3.0* (software livre de modelo de equilíbrio químico para o cálculo de especiação de metais). O delineamento utilizado foi de blocos casualizados com três repetições, cada repetição contendo 10 plantas. Análises da variância e da distribuição de frequência foram realizadas e as médias dos genótipos foram comparadas entre si (Tukey P≤0,05) e com a dos controles (teste-t P≤0,05).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Utilizando-se a metodologia de análise do recrescimento da raiz em solução nutritiva completa, buscou-se discriminar os genótipos de aveia quanto à tolerância ao Al. Para tanto, é necessário que a quantidade de Al tóxico na solução tratamento seja suficiente para discriminar os genótipos. Em decorrência da composição nutricional da solução tratamento, da temperatura e do pH utilizado, as concentrações e atividades das diferentes formas de Al podem variar, sendo necessário quantificar essas formas para determinar a real magnitude da forma tóxica. Nas condições utilizadas neste experimento, dos 740μM de Al adicionados, 28% encontrava-se na forma de Al⁺³, considerada a mais tóxica, sendo a atividade de Al⁺³equivalente a 54μM. A maior parte do Al (65%) encontrava-se na forma de AlSO₄⁺. Nessas condições, foi possível diferenciar os genótipos. O genótipo UFRGS17, considerado tolerante (NAVA et al., 2006; CASTILHOS et al., 2011), apresentou média de recrescimento de 20mm, com mínimo de 6 e máximo de 45mm, enquanto UFRGS930598-6 apresentou média de 8,9mm, com mínimo de 3 e máximo de 27mm (Figura 1A). No caso do genótipo sensível, UFRGS930598, a maioria dos indivíduos encontrou-se no limite esquerdo da curva, possivelmente por causa do efeito causado pelo crescimento mínimo sobre a curva normal. Em trabalhos anteriores, a amplitude e média de recrescimento obtida para esse genótipo havia sido menor, 2-10mm, média 6 (WAGNER et al., 2001), 2-12mm, 7mm (SANCHEZ-CHACON et al., 2000), 2-16mm, 7mm (OLIVEIRA et al., 2005), 2-4mm, 3mm (NAVA et al., 2006) e 3-12mm, 6mm (CASTILHOS et al., 2011). Uma possível razão dessas diferenças é o tamanho inicial da radícula quando o experimento foi iniciado. Neste estudo, as plântulas selecionadas possuíam radícula com 2cm de comprimento, enquanto NAVA et al. (2006), que obtiveram as menores amplitude e média, selecionaram plântulas com 0,6cm de radícula.



O tamanho da radícula, no momento em que esta entra em contato com o Al, parece afetar o nível de tolerância, de forma que plântulas com radícula menor que 1cm apresentam menor tolerância (SCHNEIDER & DELATORRE, comunicação pessoal). Efeito de condições ambientais, como temperatura, durante o desenvolvimento das sementes (LISITSYN, 2000), e durante a exposição ao Al (CAMARGO, 1983; LIU et al., 2007), sobre o grau de tolerância, já foi relatado.

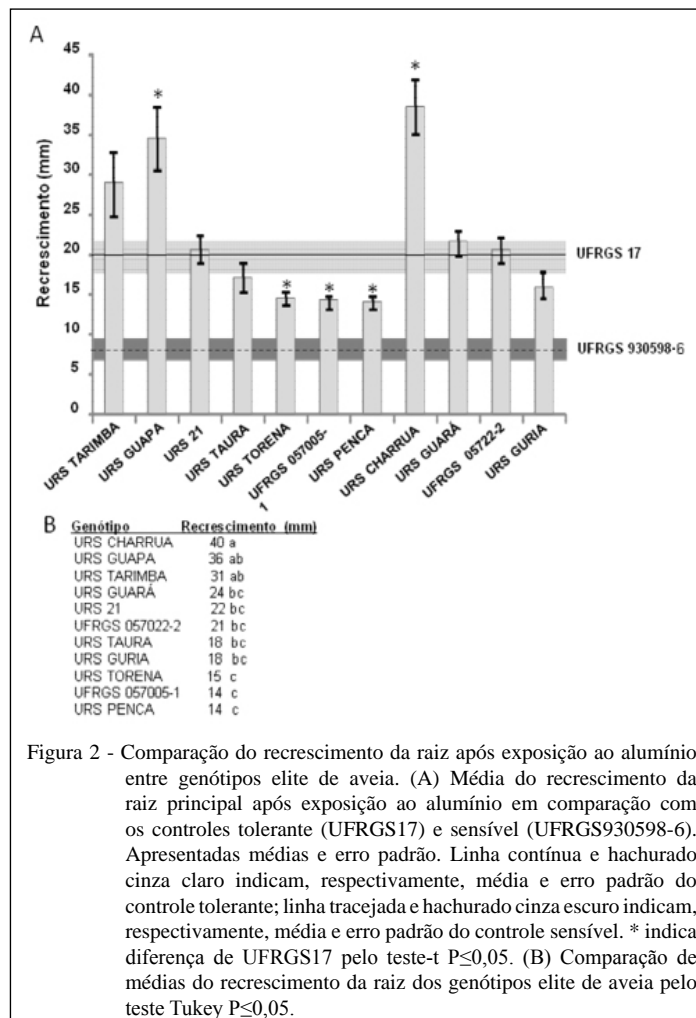
Varição na resposta à tolerância ao Al dentro de cada genótipo foi observada (Figura 1).

Apesar das causas dessa variação no recrescimento em todos os genótipos testados não serem conhecidas, estas já foram previamente reportadas em outros estudos (SANCHEZ-CHACON et al., 2000; OLIVEIRA et al., 2005; NAVA et al., 2006; CASTILHOS et al., 2011). Existem alguns fatores que podem explicar a variação no desempenho dos genótipos de aveia quanto à tolerância ao Al, como, por exemplo: expressividade do gene de tolerância ao Al, a qual pode ser incompleta; interações entre mecanismos fisiológicos de exclusão ou detoxificação

do Al^{3+} ; e flutuações ambientais intrínsecas da própria metodologia de avaliação que ainda não foram identificadas e, conseqüentemente, controladas. Em decorrência dessa variação, há necessidade de avaliar um número de indivíduos de cada genótipo para determinação do grau de tolerância ao Al. Os genótipos UFRGS057005-1, URSTorena e URS Penca apresentaram menores amplitudes de recrescimento, variando de 6 a 21mm, 6 a 24mm e 9 a 27mm, respectivamente (Figuras 1D, 1F e 1J). A maior amplitude foi obtida em URS21, onde o recrescimento variou de 6 a 51mm (Figura 1B), seguida por URSTaura (6 a 45mm) e URS Tarimba (12 a 51mm) (Figuras 1G e 1H).

Através da comparação de médias do recrescimento radicular entre os diferentes genótipos, verificou-se que URScharrua foi o mais tolerante, seguido por URSGuapa e URS Tarimba, que não diferiram estatisticamente entre si. UFRGS057005-1, URSTorena e URSPenca apresentaram os menores

níveis de tolerância, porém ainda foram superiores a UFRGS930598-6 (Figura 2). URScharrua e URSGuapa foram superiores ao controle tolerante UFRGS17 (Figura 2), ambas as cultivares não apresentaram indivíduos com recrescimento inferior a 15mm (Figura 1C e 1E). URScharrua apresentou maior número de indivíduos no extremo direito da curva, indicando tolerância superior a URSGuapa. Os genótipos URSTarimba, URSGuará, URS21, UFRGS057022-2, URSTaura e URSGuria não diferiram do controle tolerante e foram, portanto, consideradas tolerantes ao Al. Apesar da média não diferir de UFRGS17, os genótipos URS Tarimba, UFRGS057022-2 e URSGuará não apresentaram indivíduos com recrescimento inferior a 12mm, enquanto UFRGS17 exibiu indivíduos com apenas 6mm de recrescimento. Isso sugere que esses genótipos apresentam características de tolerância ao Al mais desejáveis, em especial, URSTarimba, que concentrou o recrescimento radicular dos indivíduos



entre 24 e 36mm, demonstrando uma modificação na curva de frequência em direção à direita. URSTorena, UFRGS0570005-1 e URSPenca foram inferiores ao controle tolerante e superiores ao controle sensível, sendo consideradas com tolerância intermediária. UFRGS930598-6, o controle sensível, diferiu de todos os demais genótipos.

Se considerada a genealogia dos genótipos, observa-se que a maioria dos genótipos tolerantes tem como ancestral comum Coronado, conhecido por sua boa adaptabilidade aos solos do Sul do Brasil. É possível que os genes de tolerância ao Al estivessem presentes em Coronado e tenham sido transferidos a esses genótipos. A tolerância ao Al foi considerada monogênica para a população UFRGS17xUFRGS930598-6 (NAVA et al., 2006). No entanto, no presente estudo, três diferentes graus de tolerância ao Al foram observados entre os genótipos tolerantes, sugerindo que estes possuam diferentes genes ou que o gene apresente penetrância incompleta ou expressividade variável.

Ao contrário de UFRGS930598-6, UFRGS17 é capaz de reduzir a quantidade de Al^{3+} nos tecidos internos da raiz, próximo ao meristema, e limitar o estresse oxidativo causado pelo Al^{3+} (CASTILHOS et al., 2011). É possível que a entrada de Al^{3+} seja restringida pela secreção de ácidos orgânicos, como observado em variedades cultivadas nos Estados Unidos (RADMER et al., 2012). Em trigo, acredita-se que a tolerância depende do gene *TaALMT1*, que codifica um transportador de malato, e que o grau de tolerância dos genótipos está relacionado à expressão desse gene (DELHAIZE et al., 2012). Genes homólogos a *ALMT1* foram identificados em centeio, *Brachipodium distachyon*, *Brassica napus* e Arabidopsis (HOEKENGA et al., 2006; LIGABA et al., 2006; COLLINS et al., 2008). Já em sorgo, a tolerância é devida a um transportador de citrato, *SbMATE*, (MAGALHAES et al., 2007), gene similar também foi encontrado em trigo, milho, centeio, arroz, feijão e Arabidopsis (LIU et al., 2009; RYAN et al., 2009; ETICHA et al., 2010; MARON et al., 2010; YOKOSHO et al., 2011). Em aveia, a grande maioria desses genes ainda não foi identificada. Recentemente, foram identificadas sequências homólogas aos genes *ALMT1* e *STOPI* nos genótipos UFRGS17 e UFRGS930598-6, sendo que análises para validação destas como genes ativos estão em andamento.

Apesar da ausência de seleção direta para o caráter tolerância ao Al, todos os genótipos elite avaliados apresentaram tolerância, inclusive com características superiores ao controle tolerante

UFRGS17. É possível que o gene que confere a tolerância ao Al esteja associado a outras características de interesse agrônomo e, portanto, tenha sido selecionado indiretamente.

CONCLUSÃO

A partir dos dados obtidos, conclui-se que as cultivares 'URScharrua', 'URSGuapa' e 'URS Tarimba' apresentam maior recuperação do crescimento radicular após o estresse de Al em condição hidropônica, podendo estas mais adequadas para cultivo em locais onde há presença de Al tóxico no perfil do solo. Análises genéticas futuras, a partir do cruzamento dessas cultivares com UFRGS17, permitirão confirmar se a tolerância se deve à ação do mesmo gene. A identificação de genes diferentes permitiria a piramidização destes, podendo incrementar o nível de tolerância ao Al.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao Dr. Luiz C. Federizzi e Dr. Marcelo T. Pacheco, pelas sementes dos genótipos de aveia. À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio Grande do Sul (FAPERGS) e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelas bolsas de iniciação científica e mestrado, e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa de produtividade.

REFERÊNCIAS

- CAMARGO, C.E.D.O. Efeito da temperatura da solução nutritiva na tolerância ao alumínio de cultivares de trigo. *Bragantia*, v. 42, n. 1, p. 51-63, 1983.
- CASTILHOS, G. et al. Aluminum-stress response in oat genotypes with monogenic tolerance. *Environmental and Experimental Botany*, v. 74, p. 114-121, 2011.
- COLLINS, N.C. et al. An *ALMT1* gene cluster controlling aluminum tolerance at the *Alt4* locus of rye (*Secale cereale* L.). *Genetics*, v. 179, n. 1, p. 669-682, 2008. Disponível em: <www.genetics.org/content/179/1/669.abstract>. Acesso em: Maio 2008. doi: 10.1534/genetics.107.083451.
- DELHAIZE, E. et al. Transcriptional regulation of aluminium tolerance genes. *Trends in Plant Science*, v. 17, n. 6, p. 341-348, 2012. Disponível em: <www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1360138512000507>. Acesso em: Jun 2012. doi: 10.1016/j.tplants.2012.02.008.
- ETICHA, D. et al. Transcriptomic analysis reveals differential gene expression in response to aluminium in common bean (*Phaseolus vulgaris*) genotypes. *Annals of Botany*, v. 105, n. 7, p. 1119-1128, 2010. Disponível em: <http://aob.oxfordjournals.org/content/105/7/1119.abstract>. Acesso em: Jun 2010 doi: 10.1093/aob/mcq049.
- GIANNAKOULA, A. et al. Aluminum stress induces up-regulation of an efficient antioxidant system in the Al-tolerant maize line but not in the Al-sensitive line. *Environmental and Experimental Botany*, v. 67, n. 3, p. 487-494, 2010.

- HOEKENGA, O.A. et al. *AtALMT1*, which encodes a malate transporter, is identified as one of several genes critical for aluminum tolerance in *Arabidopsis*. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 103, n. 25, p. 9738-9743, 2006. Disponível em: <<http://www.pnas.org/content/103/25/9738.abstract>>. Acesso em: Jun 2006. doi: 10.1073/pnas.0602868103.
- HORST, W.J. et al. The role of the root apoplast in aluminium-induced inhibition of root elongation and in aluminium resistance of plants: a review. **Annals of Botany**, v. 106, n. 1, p. 185-197, 2010.
- HUANG, C.F. et al. A bacterial-type ABC transporter is involved in aluminum tolerance in rice. **Plant Cell**, v. 21, n. 2, p. 655-667, 2009.
- KINRAIDE, T. Identity of the rhizotoxic aluminium species. **Plant and Soil**, v. 134, n. 1, p. 167-178, 1991. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1007/BF00010729>>. doi: 10.1007/bf00010729.
- LIGABA, A. et al. The *BnALMT1* and *BnALMT2* genes from rape encode aluminum-activated malate transporters that enhance the aluminum resistance of plant cells. **Plant Physiology**, v. 142, n. 3, p. 1294-1303, 2006. Disponível em: <www.plantphysiol.org/content/142/3/1294.abstract>. Acesso em: Nov 2006. doi: 10.1104/pp.106.085233.
- LIGABA, A. et al. Phosphorylation at S384 regulates the activity of the TaALMT1 malate transporter that underlies aluminum resistance in wheat. **The Plant Journal**, v. 60, n. 3, p. 411-423, 2009.
- LISITSYN, E.M. Intravarietal level of aluminum resistance in cereal crops. **Journal of Plant Nutrition**, v. 23, n. 6, p. 793 - 804, 2000. Disponível em: <www.informaworld.com/10.1080/01904160009382060>. Acesso em: Mar 2003. doi: 10.1080/01904160009382060.
- LIU, J. et al. Aluminum-activated citrate and malate transporters from the MATE and ALMT families function independently to confer *Arabidopsis* aluminum tolerance. **The Plant Journal**, 2009.
- LIU, Q. et al. Differential aluminum resistance and organic acid anions secretion in triticale. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v. 38, n. 15-16, p. 1991-2004, 2007. Disponível em: Go to ISI://000250049200003. Acesso em: Jan 2008. doi:10.1080/00103620701548589.
- MA, J.F.; FURUKAWA, J. Recent progress in the research of external Al detoxification in higher plants: minireview. **Journal of Inorganic Biochemistry**, v. 97, n. 1, p. 46-51, 2003.
- MA, J.F. et al. Aluminum tolerance in plants and the complexing role of organic acids. **Trends in Plant Science**, v. 6, n. 6, p. 273-278, 2001. Disponível em: <<http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1360138501019616>>. Acesso em: Mar 2003. doi: 10.1016/S1360-1385(01)01961-6.
- MAGALHAES, J.V. et al. A gene in the multidrug and toxic compound extrusion (MATE) family confers aluminum tolerance in sorghum. **Nat Genet**, v. 39, n. 9, p. 1156-1161, 2007. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1038/ng2074>>. Acesso em: Mar 2008. doi: 10.1038/ng2074.
- MARON, L.G. et al. Two functionally distinct members of the MATE (multi-drug and toxic compound extrusion) family of transporters potentially underlie two major aluminum tolerance QTLs in maize. **Plant Journal**, v. 61, n. 5, p. 728-740, 2010.
- NAVA, I.C. et al. Inheritance of aluminum tolerance and its effects on grain yield and grain quality in oats (*Avena sativa*). **Euphytica**, v. 148, n. 3, p. 353-358, 2006.
- OLIVEIRA, P.H. et al. Inheritance in oat (*Avena sativa* L.) of tolerance to soil aluminum toxicity. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 5, p. 125-133, 2005.
- PANDA, S.K. et al. Aluminum stress signaling in plants. **Plant Signaling & Behavior**, v. 4, n. 7, p. 592-597, 2009. Disponível em: <www.landesbioscience.com/journals/psb/article/8903/>. Acesso em: Jan 2010. doi: 10.4161/psb.4.7.8903.
- RADMER, L. et al. Aluminum resistance mechanisms in oat (*Avena sativa*, L.). **Plant and Soil**, v. 351, n. 1, p. 121-134, 2012. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1007/s11104-011-0937-1>>. Acesso em: Jun 2012. doi: 10.1007/s11104-011-0937-1.
- ROSSIELO, R.O.P.; JACOB NETO, J. Toxidez de alumínio em plantas: novos enfoques para um velho problema. In: FERNANDES, M.S. (Ed.). **Nutrição mineral de plantas**. Viçosa: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2006. p. 375-418.
- RYAN, P.R.; DELHAIZE, E. The convergent evolution of aluminium resistance in plants exploits a convenient currency. **Functional Plant Biology**, v. 37, n. 4, p. 275-284, 2010.
- RYAN, P.R. et al. A second mechanism for aluminum resistance in wheat relies on the constitutive efflux of citrate from roots. **Plant Physiology**, v. 149, n. 1, p. 340-351, 2009. Disponível em: <www.plantphysiol.org/content/149/1/340.abstract>. Acesso em: Jan 2009. doi: 10.1104/pp.108.129155.
- SANCHEZ-CHACON, C.D. et al. Viabilidade genética e herança da tolerância à toxicidade do alumínio em aveia. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 35, p. 1797-1808, 2000.
- UEXKÜLL, H.R.; MUTERT, E. Global extent, development and economic impact of acid soils. **Plant and Soil**, v. 171, n. 1, p. 1-15, 1995.
- WAGNER, C.W. et al. Genetic inheritance of aluminum tolerance in oat. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 1, p. 22-26, 2001.
- YOKOSHO, K. et al. An Al-inducible MATE gene is involved in external detoxification of Al in rice. **Plant Journal**, v. 68, n. 6, p. 1061-1069, 2011.