

MECANISMOS DE TOLERÂNCIA A ESTRESSES POR METAIS PESADOS EM PLANTAS

TOLERANCE MECHANISMS THE STRESSES FOR HEAVY METALS IN PLANTS

Eliziete Pereira de Souza^{1*}; Ivandro de França da Silva²; Leonardo Elias Ferreira³.

RESUMO

Os mecanismos de tolerância e adaptação utilizados por determinadas plantas, envolvem processos e reações de natureza nutricional, fisiológica e bioquímica. Os mecanismos possibilitam a produção comercial em áreas com excesso ou deficiência nutricional, assim como a recuperação de áreas com excesso de metais pesados. Estudos têm sido realizados com o intuito de elucidar os mecanismos de tolerância utilizados pelas plantas em condições nutricionais adversas. Porém, mesmo com todos os estudos, os mecanismos ainda não estão bem caracterizados em muitos aspectos. O principal ponto do uso desses mecanismos pelas plantas consiste em entender os fatores que atuam no desencadeamento desses mecanismos. Nesse sentido objetivou-se no presente trabalho evidenciar alguns dos mecanismos de tolerância mais utilizados pelas plantas, a fim de compreendê-los melhor.

Palavras-chave: nutrição de plantas, condição nutricional adversa, reações fisiológicas, reações bioquímicas.

ABSTRACT

The tolerance mechanisms and adaptation used by determined plants involve processes and reactions of nutritional, physiological and biochemical nature. The mechanisms enable the commercial production in areas with excess or nutritional deficiency, as well as the area recovery with heavy metals excess. Studies have been made in order to elucidate the tolerance mechanisms used by plants in adverse nutritional conditions. However, even with all studies, the mechanisms are not well characterized in many aspects yet. The main point of the use of these mechanisms by plants consists in understanding the factors which act in the trigger of these mechanisms. In

this sense, this study aims to show some of the tolerance mechanisms most used by plants, to understand better such mechanisms.

Key words: plants nutrition, adverse nutritional condition, physiological reactions, biochemical reactions

INTRODUÇÃO

Os metais pesados ocorrem naturalmente nos solos e alguns deles, têm papel relevante na nutrição de plantas, enquanto outros exercem efeitos deletérios sobre vários componentes da biosfera (KABATA-PENDIAS & PENDIAS, 2001). O aumento progressivo dos teores de alguns metais pesados no ambiente, principalmente em resposta às atividades antropogênicas, tem despertado interesse crescente da sociedade em decorrência dos danos causados aos ecossistemas. A ocorrência de áreas degradadas por tais elementos, no Brasil, torna-se cada vez mais frequente e preocupante (ALVES et al., 2008).

SILVA et al. (2007) reportam que o acúmulo de metais pesados em solos agrícolas é um aspecto de grande preocupação quanto à segurança ambiental, pois de acordo com SOARES et al. (2005) os mesmos podem expressar seu potencial poluente diretamente nos organismos do solo, pela disponibilidade às plantas em níveis fito tóxicos, além da possibilidade de transferência para a cadeia alimentar, por meio das próprias plantas, ou pela contaminação das águas de superfície e subsuperfície.

Os metais pesados afetam o crescimento, a distribuição e o ciclo biológico das espécies, sendo o uso de plantas tolerantes uma alternativa importante do ponto de vista ambiental, na recuperação de áreas, e econômico com uso de espécies cultivadas que sejam tolerantes a essa condição adversa.

Em condições de estresse por metais pesados,

^{1*} Licenciada em Ciências Agrárias, Doutoranda em Agronomia, CCA/UFPB. Campus II, CEP: 58397-000. Areia-PB. E-mail: elizietep@cca.ufpb.br.

² Eng. Agrônomo, Dr. Prof. do Departamento de Solo e Engenharia Rural, CCA/UFPA.

³ Eng. Agrônomo, Mestrando em Agronomia, CCA/UFPA.

(Recebido para Publicação em 09/07/2009, Aprovado em 08/08/2011)

as plantas podem adquirir tolerância devido ao desenvolvimento de mecanismos que as tornam adaptadas a este estresse, sendo que uma planta pode ter vários mecanismos de tolerância. Neste sentido, as respostas ao estresse variam amplamente dependendo das características intrínsecas da espécie, do elemento responsável pelo estresse, assim como das condições ambientais.

Dentre os elementos responsáveis pelo estresse em plantas estão o zinco (Zn), cromo (Cr), cádmio (Cd), níquel (Ni), chumbo (Pb), manganês (Mn) e alumínio (Al), sendo a compartimentalização, controle de pH na rizosfera, exsudação de ácidos orgânicos e quelação intracelular alguns dos mecanismos utilizados pelas espécies vegetais em condições de estresse por metais pesados.

Estudos realizados por TSUKAMOTO et al. (2006), com plantas de cevada sob condições de estresse por Mn, e por CHANDRA et al. (2010), com as espécies *Vigna radiata* e *Vigna unguiculata* sob estresse por Cd e Cr, constataram maior acúmulo desses elementos nas raízes.

ALVES et al. (2008) avaliaram a tolerância, absorção e distribuição de Pb em plantas de vetiver (*Vetiveria zizanioides* (L.) Nash), jureminha (*Desmanthus virgatus* (L.) Willd) e algaroba (*Prosopis juliflora* (SW) DC), verificando que o vetiver demonstrou maior tolerância à contaminação com Pb, em relação às demais espécies, em todas as estruturas anatômicas estudadas, raiz e parte aérea. Com relação aos mecanismos que podem ser desenvolvidos pelas plantas em condições de estresse por Al estão inseridos o controle do pH na rizosfera (NAVA, 2005) e a exsudação de ácidos orgânicos (RAMÍREZ-BENÍTEZ et al., 2008).

Neste sentido, pesquisas têm sido desenvolvidas com o intuito de elucidar os mecanismos de tolerância que tornam as plantas adaptadas às condições nutricionais adversas. A busca por plantas adaptadas ao estresse nutricional tem sido justificada pela ampla variabilidade inter e intraespecífica quanto à maioria dos estresses nutricionais que interferem nos processos de absorção, transporte e utilização de nutrientes pelas plantas.

Os conhecimentos técnicos e científicos sobre os mecanismos de adaptação ao estresse nutricional possibilitam não somente o desenvolvimento de uma agricultura mais tecnificada, mas também a

recuperação de áreas contaminadas por metais com eficiência e a baixo custo. Diante o exposto objetivou-se na presente revisão evidenciar alguns dos mecanismos de tolerância mais utilizados pelas plantas, a fim de compreender melhor tais mecanismos e contribuir, consequentemente, para a gerência na escolha de plantas adaptadas as condições nutricionais adversas.

DESENVOLVIMENTO

COMPARTIMENTALIZAÇÃO

Em condições de excesso de metais pesados

Em solos contaminados por metais pesados as plantas utilizam estratégias como a fito extração, na reabilitação de solos contaminados por esses metais (CHANTACHON et al., 2004). De acordo com COUTINHO & BARBOSA (2007), a fito extração baseia-se nos mecanismos que algumas espécies de plantas têm, naturalmente, em tolerar e acumular elevados teores de metais pesados.

Plantas em condições de estresse por Zn, Cd e Ni compartimentalizam os mesmos no vacúolo, onde são ligados por ácidos orgânicos (TAIZ & ZEIGER, 2009). A compartimentalização do Cd no vacúolo, associada à complexação, é um importante mecanismo de tolerância (GUIMARÃES et al., 2008).

VOGELI-LANGE & WAGNER (1990) e CARRIER et al. (2003) observaram, respectivamente, em plantas de tabaco e *Brassica napus* expostas ao Cd que houve acúmulo do elemento no vacúolo das folhas da primeira espécie, e no vacúolo e parede celular da segunda espécie. ACCIOLY et al. (2004) observaram maiores teores de Cd e Zn na raiz em relação à parte aérea, sendo um indicativo da limitação da translocação desses metais para a parte aérea em mudas de *Eucalyptus camaldulensis*.

Estudo realizado por CHANDRA et al. (2010) constataram, de acordo com a Tabela 1, maiores acúmulos de Cd e Cr nas raízes de plantas de *Vigna radiata* e *Vigna unguiculata*, o que pode estar relacionado à presença de ácidos orgânicos nos exsudatos das raízes, sendo que possivelmente os referidos metais se ligam a estes ácidos limitando sua translocação para a parte aérea.

TABELA 1. Bioacumulação de Cd e Cr em plantas tratadas com CdCl₂ and K₂Cr₂O₇

Tratamentos		<i>Vigna radiata</i>	<i>Vigna unguiculata</i>
Cd (µg/g de matéria seca)	Raiz	351±23	98±6.4
	Caule	26±1.2	70±4.6
Cr (µg/g de matéria seca)	Raiz	580±41	2750±98
	Caule	20±1.1	680±35

Fonte: CHANDRA et al. (2010)

Dentro deste contexto, acredita-se que o maior acúmulo dos metais no sistema radicular, em relação à parte aérea, esta relacionado à produção dos ácidos orgânicos e variação genética das espécies. Estudo realizado por ZENG et al. (2010) comprova que a

variação genética dos genótipos de arroz submetido a diferentes concentrações de Cr, teve influência sobre a compartimentalização do elemento, observando-se que com o aumento do nível do Cr houve maior acúmulo de Cr nas raízes (Tabela 2).

TABELA 2. Concentração de Cr em diferentes órgãos de plantas de arroz em função dos genótipos e concentrações de Cr.

Genótipos de arroz	Nível de Cr/m	Concentração de Cr / μ g (g de matéria seca) ⁻¹		
		Raiz	Caule	Folha
Xiushui 113	0	1.2 d	0.5 d	5.0 d
	10	63.4 c	6.3 d	10.2 d
	50	809.9 b	36.3 c	35.8 c
	100	1139.8 a	103.2 b	95.6 b
Dan K5	0	1.8 d	0.4 d	4.9 d
	10	48.5 c	5.4 d	8.8 d
	50	803.1 b	32.2 c	34.0 c
	100	1185.3 a	190.0 a	123.5 a

Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 0,05 de probabilidade

Fonte: ZENG et al. (2010)

No caso do Mn, SORATTO et al. (2005) observaram em quatro cultivares de feijão que os teores deste elemento nas raízes foram cerca de cinco vezes maiores do que nas folhas e nos caules. Esses resultados estão de acordo com LAVRES JUNIOR et al. (2008), que avaliaram as causas da maior tolerância à toxidez de Mn em genótipos de soja, e verificaram que o genótipo IAC-Foscarin 31 foi o que compartimentalizou maior teor deste metal nas raízes. TSUKAMOTO et al. (2006), também constataram baixa redistribuição das raízes para as folhas de cevada, quando as plantas foram mantidas em condição de excesso do metal.

Resultados semelhantes foram observados com relação à compartimentalização do Pb nas raízes, por ALVES et al. (2008), que avaliaram a tolerância, absorção e distribuição do elemento em plantas de vetiver (*Vetiveria zizanioides* (L.) Nash), jureminha (*Desmanthus virgatus* (L.) Willd) e algaroba (*Prosopis juliflora* (SW) DC), e observaram que os maiores teores de Pb, nas três espécies estudadas, foram compartimentalizados nas raízes, em comparação com a parte aérea.

O acúmulo de Pb na raiz está relacionado com a alta afinidade desse elemento pelas cargas negativas, resultantes da dissociação dos grupos carboxílicos dos ácidos galacturônico e glucurônico da parede celular das células dos tecidos radiculares, principalmente rizoderme e córtex, além da função de barreira fisiológica das estrias de Caspary e plasma lema das células da endoderme, mecanismos que restringem o acesso do Pb ao xilema, reduzindo sua translocação para a parte aérea (SEREGIN et al. 2004).

SILVA et al. (2007), constataram que as plantas de arroz acumularam, em geral, mais Cd, Cu, Fe, Mn e Pb nas raízes, enquanto o Zn foi acumulado, em maior proporção, na parte aérea. Porém, em plantas de soja houve limitação da translocação de Cd, Cu, Fe e Pb para a parte aérea. Diante aos resultados das pesquisas supracitadas, pode-se verificar que o mecanismo de compartimentalização dos metais está diretamente relacionado à resposta fisiológica e bioquímica intrínseca as espécies vegetais, assim como a capacidade de translocação dos elementos químicos pelos vegetais.

Neste sentido, CHANEY (1980) reporta que o Hg e Pb podem ser absorvidos pelas raízes, mas não são translocados para a parte aérea, em quantidades suficientes para causar risco de transferência na cadeia trófica; enquanto que o Zn, Cu, Ni, B, Mn são absorvidos pelas plantas sem restrição a translocação para a parte aérea e entrada na cadeia alimentar.

CONTROLE DO pH DA RIZOSFERA

EM CONDIÇÕES DE EXCESSO DE ALUMÍNIO

Em condições de estresse por alumínio a tolerância das plantas tem sido associada, na maioria das vezes ao controle do pH da rizosfera e a exclusão do Al pela membrana plasmática das raízes das plantas (BRACCINI et al., 2000). O aumento do pH na rizosfera é uma forma de excluir o Al, pois leva a formação de uma zona de precipitação deste elemento, reduzindo a solubilidade e a sua absorção e aliviando, conseqüentemente, os efeitos fitotóxicos desse ion (NAVA, 2005).

A capacidade das plantas de modificar o pH da rizosfera, além da natureza específica de cada espécie ou cultivar, depende de vários fatores do ambiente, entre os quais a nutrição nitrogenada (BERNARDO et al., 1984). Segundo BAIER et al. (1995), a maioria das plantas absorvem nitrogênio preferencialmente na forma de NO_3^- , como consequência dessa absorção diferencial há um maior efluxo de íons OH^- pelas raízes o que promove a elevação do pH na rizosfera.

Quando o nitrogênio é suprido exclusivamente na forma nítrica, as plantas tendem a elevar o pH do meio utilizado, em razão de esse ânion ser absorvido predominantemente por um simporte tipo H^+/NO_3^- , que retira prótons do meio externo (TISCHNER, 2000). Quando o N é suprido exclusivamente na forma amoniacal, o íon NH_4^+ é absorvido por um canal de cátions, sem a absorção concomitante de prótons e, portanto, resulta na redução do pH no meio externo (ANTUNES & NUNES, 1997).

A capacidade de aumentar o pH da rizosfera foi observada em várias espécies de plantas de importância econômica, inclusive em algumas cultivares de arroz de origem asiática (GANESAN et al. 1993). No trigo, a tolerância das plantas ao Al parece estar ligada à capacidade de utilizarem nitrato na presença de amônia, e de aumentarem o pH do meio de crescimento (TAYLOR & FOY, 1985).

Plantas de sorgo, em presença de Al, diminuíram o pH do meio, observando-se que o efeito foi mais forte nas soluções nutritivas em que a relação $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ decresceu (CAMBRAIA et al., 1987) devido à maior presença de NH_4^+ , pois de acordo com ANTUNES & NUNES (1997) o íon NH_4^+ é absorvido sem a absorção concomitante de prótons e, portanto, resulta na redução do pH no meio externo. Portanto, a eficácia deste mecanismo varia de acordo com a forma de fornecimento de N, características intrínsecas à planta e forma de utilização do N, se nítrica ou amoniacal.

EXSUDAÇÃO DE ÁCIDOS ORGÂNICOS

EM CONDIÇÕES DE EXCESSO DE ALUMÍNIO

A exsudação de moléculas quelantes que complexam o alumínio tóxico é um dos mecanismos mais estudados, sendo que os quelantes liberados no apoplasto e/ou na rizosfera impedem que o Al atinja seus níveis de toxidez, de forma que o Al complexado com a molécula exsudada pela raiz perde seu efeito fito tóxico. Segundo DELHAIZE et al. (1993), este mecanismo foi detectado primeiramente em trigo, onde genótipos tolerantes acumularam de três a oito vezes menos Al no ápice da raiz, local crítico da toxidez do Al, em relação a genótipos sensíveis.

Os ácidos orgânicos de baixo peso molecular, proveniente do ciclo dos ácidos tricarbóxicos, são considerados uma importante classe desses quelantes

(DELHAIZE & RYAN, 1995). Entre os ácidos orgânicos estão inseridos o citrato, o malato e o oxalato (KOCHIAN et al., 2004). A complexação dos cátions de Al por estes ligantes orgânicos geralmente diminui a atividade extracelular de Al^{3+} e, conseqüentemente, reduz a associação do Al a parede celular e a membrana plasmática, limitando o Al^{3+} no simplasto (RAMÍREZ-BENÍTEZ et al., 2008).

A produção de ácidos orgânicos, ativada pelo alumínio, como um mecanismo de tolerância a este elemento, tem sido descrita para um grande número de espécies cultivadas. Em plantas de trigo, o Al estimulou a exsudação apenas do malato, sendo a tolerância das mesmas, altamente correlacionada com a síntese desta molécula, porém em plantas de aveia, centeio e triticale observou-se a exsudação do malato e citrato (LI et al., 2000). Contudo em plantas de soja, milho e cevada o Al estimulou a exsudação apenas do citrato (SILVA et al., 2001; PIÑEROS et al., 2002; ZHAO et al., 2003; MA et al., 2004).

HARTWIG et al. (2007) afirmam que o citrato é o ácido orgânico exsudado mais comumente entre as espécies na presença do Al, considerado também como mais efetivo por ser um ânion tricarbóxico, formando quelatos muito mais estáveis, se comparados com aqueles formados pelo malato que é um ânion dicarbóxico.

QUELAÇÃO INTRACELULAR EM CONDIÇÕES DE ESTRESSE POR MERCÚRIO E CÁDMIO

Diversos estudos relatam que a quelação intracelular é potencialmente um mecanismo de detoxicação e tolerância, ao excesso de metais, utilizado pelas plantas em resposta ao estresse nutricional (HALL, 2002). Sob condições de estresse por Cd, geralmente as plantas respondem sintetizando peptídeos específicos ou ácidos orgânicos (RAUSER, 1999). No citosol o Cd é ligado a quelantes, tais como fitoquelatinas e citrato e, posteriormente, sequestrado no vacúolo (CLEMENS, 1999).

A síntese de fitoquelatinas (PCs) é uma resposta comum ao estresse por Hg e Cd, que metaboliza pequenos peptídeos, enzimaticamente produzidos por glutathione, estes sequestram os metais, diminuindo os processos de danos metabólicos (COBBETT & GOLDSBROUGH, 2002; VÖGELLI-LANGE & WAGNER, 1990).

A síntese de PCs é uma resposta comum ao estresse por Hg e Cd, que metabolizam pequenos peptídeos, enzimaticamente produzidos por glutathione, estes sequestram os metais, diminuindo os processos de danos metabólicos (RAUSER, 1999; COBBETT & GOLDSBROUGH, 2002). PCs são sintetizados enzimaticamente, em uma reação catalizada pela enzima fitoquelatina sintase (REA et al., 2004).

A síntese de PCs é induzida dentro de poucos minutos após exposição a metais ou metalóides, sendo

que o Cd é o indutor mais forte desta acumulação (MAITANI et al., 1996). Em grande número de espécies de plantas, a quelação de Cd por glutatona (GSH) ou PCs é considerada um mecanismo de

detoxificação deste metal pesado (COBBETT & GOLDSBROUGH, 2002). Na figura 1 observa-se com maiores detalhes do processo de quelação do Cd, com posterior compartimentalização no vacúolo.

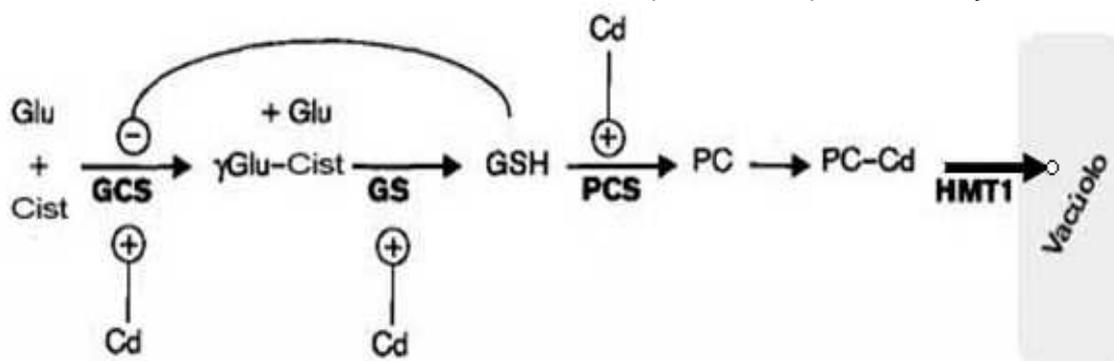


FIGURA 1. Esquema das reações de quelação do Cd e controles envolvidos na síntese de fitoquelatinas (PCs). Sinais negativo e positivo significam, respectivamente, a inibição ou ativação da atividade enzimática, e/ou expressão gênica das enzimas da biossíntese. Glu: glutamato; Cist: cisteína; GCS: sintetase da γ - glutamil-cisteína; GS: sintetase da glutatona; GSH: glutatona reduzida; Cd: cádmio; PCS: sintase da fitoquelatina; PC: fitoquelatina; PC-Cd: complexo fitoquelatina-cádmio; HMT1: transportador vacuolar (Fonte: GUIMARÃES et al., 2008)

Plantas de *Halimione portulacoides* (L.) Aellen em condições de excesso de Hg parecem envolver mais a imobilização na parede celular das raízes do que a quelação do metal no citosol (VÁLEGA et al., 2009). Verificando-se que a quelação, utilizada como mecanismo de tolerância ao estresse por Hg, pode ser predominante ou não de acordo com a espécie.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O tipo de mecanismo de tolerância mais utilizado pelas plantas em condições de excesso de metais pesados depende e está diretamente relacionado à resposta intrínseca, fisiológica e bioquímica da espécie vegetal, assim como do elemento químico, capacidade de translocação do elemento pela planta e tempo de exposição ao estresse nutricional.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ACCIOLY, A. M. A.; SIQUEIRA, J. O.; CURI, N. et al. Amenização do calcário na toxidez de zinco e cádmio para mudas de *Eucalyptus camaldulensis* cultivadas em solo contaminado. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v.28, n.4, p.775-783, 2004.

ALVES, J. C.; SOUZA, A. P.; PÔRTO, M. L. et al. Absorção e distribuição de chumbo em plantas de vetiver, jureminha e algaroba. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v.32, n.3, p.1329-1336, 2008.

ANTUNES, A. M. G.; NUNES, M. A. Effects of aluminum on nutrients solution pH and

nitrate/ammonium uptake by triticale. **Journal of Plant Nutrition**, Philadelphia, v.20, n.10, p.1391-1401, 1997.

BAIER, A. C.; SOMERS, D. J.; GUSTAFSON, J. P. Aluminum tolerance in wheat hydroponic evaluations with field and soil performances. **Plant Breeding**, Berlin, v.144, n.4, p.291-296, 1995.

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. **Journal of Plant Nutrition**, Weinheim, v.7, n.10, p.1389-1400, 1984.

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

CAMBRAIA, J.; CHANDIAS, J. E. T.; ESTEVÃO, M. M. et al. Efeito do alumínio sobre o balanço iônico e sobre a capacidade das plantas de sorgo para modificar o pH das soluções nutritivas. **Revista Ceres**, Viçosa, v.34, n.1, p.284-292, 1987.

CARRIER, P.; BARYLA, A.; HAVAUX, M. Cadmium distribution and microlocalization in oilseed rape (*Brassica napus*) after long-term growth on cadmium-contaminated soil. **Planta**, Berlin, v.216, n.6, p.939-950, 2003.

CHANDRA, R. P.; ABDUSSALAM A.K.; SALIM, N. et al. Distribution of bio-accumulated Cd and Cr in two *Vigna* species and the associated histological

variations. **Journal of Stress Physiology & Biochemistry**, India, Vol. 6 No. 1, pp. 4-12 2010.

CHANEY, R. L. Health risks associated with toxic metals in municipal sludge. In: BITTON, G.; DAMRON, B.L.; EDDS, G.T.; DAVIDSON, J.M. (Ed.). **Sludge health risks of land application**. Ann Arbor: Ann Arbor Science, 1980. p.59-83.

CHANTACHON, S.; KRUATRACHUE, M.; POKETHITIYOOK, P. et al. Phytoextraction and accumulation of lead from contaminated soil by vetiver grass: Laboratory and simulated field study. **Water, Air & Soil Pollution**, Netherlands, v.154, n.1-4, p.37-55, 2004.

CLEMENS, S. Molecular mechanisms of plant metal tolerance and homeostasis. **Planta**, Berlin, v.212, n.4, p.475-486, 1999.

COBBETT, C.; GOLDSBROUGH, P. Phytochelatin and Metallothioneins: Roles in Heavy Metal Detoxification and Homeostasis. **Annual Reviews Plant Physiology**, California, v.53, n.1, p.159-82, 2002.

COUTINHO, H. D.; BARBOSA, A. R. Fitorremediação: Considerações Gerais e Características de Utilização. **Silva Lusitana**, Portugal, v.15, n.1, p. 103-117, 2007.

DELHAIZE, E.; RYAN, P. R. Aluminum toxicity and tolerance in plants. **Plant Physiology**, Bethesda, v.107, n.2, p.315-321, 1995.

DELHAIZE, E.; RYAN, P. R.; RANDALL, P. J. Aluminum tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.): II. Aluminum stimulated excretion of malic acid from root apices. **Plant Physiology**, Bethesda, v.103, n.3, p.695-702, 1993.

GANESAN, K.; SANKARANARAYANAN, C.; BALAKUMAR, T. Physiological basis of differential aluminum tolerance in rice genotypes. **Communication in Soil Science and Plant Analysis**, Philadelphia, v.24, n.17-18, p.2179-2191, 1993.

GUIMARÃES, M. A.; SANTANA, T. A.; SILVA, E. V. et al. Toxicidade e tolerância ao cádmio em plantas. **Revista Tropica – Ciências Agrárias e Biológicas**, Chapadinha, v.1, n.3, p.56-66, 2008.

HALL, J. L. Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.56, n.366, p.1-11, 2002.

HARTWIG, I.; OLIVEIRA, A. C.; CARVALHO, F. I. F. et al. Mecanismos associados à tolerância ao alumínio

em plantas. **Ciências Agrárias**, Londrina, v.28, n.2, p.219-228, 2007.

KABATA-PENDIAS, A.; PENDIAS, H. **Trace elements in soils and plants**. 3rd ed. Boca Raton: CRC Press, 2001. 413p.

KOCHIAN, L. V.; KOEKENGA, O. A.; PINEROS, M. A. How do crops plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorus efficiency. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 55, p.459-493, 2004.

LAVRES JUNIOR, J.; MORAES, M. F.; CABRAL, C. P. et al. Influência genotípica na absorção e na toxidez de manganês em soja. **Revista Brasileira de Ciência Solo**, Viçosa, v.32, n.1, p.173-181, 2008.

LI, X. F.; MA, J. F.; MATSUMOTO, H. Pattern of aluminum-induced secretion of organic acids differs between rye and wheat. **Plant Physiology**, Bethesda, v.123, n.4, p.1537-1544, 2000.

MA, J. F.; NAGAO, K.; SATO, K. et al. Molecular mapping of a gene responsible for Al-activated secretion of citrate in barley. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.55, n.401, p.1335-1341, 2004.

MAITANI, T.; KUBOTA, H.; SATO, K.; YAMADA, T. The composition of metals bound to class III tallothionein (phytochelatin and its desglycyl peptide) induced by various metals in root cultures of *Rubia tinctorum*. **Plant Physiology**, Bethesda, v.110, p.1145-1150, 1996.

NAVA, E. C. **Estratégias de avaliação e herança da tolerância ao alumínio em linhagens recombinantes de aveia (*Avena sativa* L.)**. Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2005. 102 p. (Tese de Mestrado em Fitotecnia).

PIÑEROS, M. A.; MAGALHAES, J. V.; ALVES, V. M. C. et al. The physiology and biophysics of an aluminum tolerance mechanism based on root citrate exudation in maize. **Plant Physiology**, Bethesda, v.129, n.3, p.1194-1206, 2002.

RAMÍREZ-BENÍTEZ, J. E.; CHEE-GONZÁLEZ, L.; HERNANDEZ-SOTOMAYOR, S. M. T. Aluminium induces changes in organic acids metabolism in *Coffea Arabica* suspension cells with differential Al-tolerance. **Journal of Inorganic Biochemistry**, Columbia, v.102, n.8, p.1631-1637, 2008.

RATHEESH CHANDRA, P.; ABDUSSALAM, A. K.; SALIM, N. et al. Distribution of Bio-accumulated Cd and Cr in two *Vigna* species and the Associated Histological Variations. **Journal of Stress Physiology & Biochemistry**, Bethesda, v. 6, n. 1, p. 4-12, 2010.

RAUSER, W. E. Structure and function of metal chelators produced by plants. The case of amino acids, organic acids, phytin and methalothioneins. **Cell Biochemistry and Biophysics**, New York, v.31, n.1, p.19–48, 1999.

REA, P. A.; VATAMANIUK, O. K.; RIGDEN, D. J. Weeds, worms, and more. Papain's long-lost cousin, phytochelatin synthase. **Plant Physiology**, Bethesda, v.136, p.2463-2474, 2004.

SEREGIN, I. V.; SHPIGUN, L. K.; IVANOV, V. B. Distribution and toxic effects of cadmium and lead on maize roots. **Russian Journal of Plant Physiology**, New York, v.51, n.4, p.525-533, 2004.

SILVA, I. R.; SMYTH, T. J.; RAPER, C. D. et al. Differential aluminum tolerance in soybean: An evaluation of the role of organic acids. **Physiologia Plantarum**, Oxford, v.112, n.2, p.200-210, 2001.

SILVA, M. L. S.; VITTI, G. C.; TREVIZAM, A. R. Concentração de metais pesados em grãos de plantas cultivadas em solo com diferentes níveis de contaminação. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília-DF, v.42, p.527-535, 2007.

SOARES, C.R.F.S.; SIQUEIRA, J.O.; CARVALHO, J.G. et al. Fitotoxidez de cádmio para *Eucalyptus maculata* e *E. urophylla* em solução nutritiva. **Revista Árvore**, Viçosa-MG, v.29, p.175-183, 2005.

SORATTO, R. P.; SILVA, T. R. B.; BORGHI, E. et al. Resposta de quatro cultivares de feijão ao manganês em solução nutritiva. **Revista Brasileira de Agrociência**, Pelotas, v.11, n.2, p.235-240, 2005.

TAIZ, L.; ZEIG, E. **Fisiologia vegetal**. 4. ed. Capítulo 26. Porto Alegre: Artemed, 2009. 848p.

TAYLOR, G. J.; FOY, C. D. Mechanisms of aluminum tolerance in *Triticum aestivum* (wheat): IV. The role of

ammonium and nitrate nutrition. **Canadian Journal of Botany**, Canada, v.63, n.12, p.2181-2186, 1985.

TISCHNER, R. Nitrate uptake and reduction in higher and lower plants. **Plant, Cell and Environment**, Logan, v.23, n.10, p.1005-1024, 2000.

TSUKAMOTO, T.; NAKANISHI, H.; KIYOMIYA, S. et al. ⁵²Mn translocation in barley monitored using a positron-emitting tracer imaging system. **Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, v.52, n.6, p.717-725, 2006.

VÁLEGA, M.; LIMA, A. I. G.; FIGUEIRA, E. M. A. P. et al. Mercury intracellular partitioning and chelation in a salt marsh plant, *Halimione portulacoides* (L.) Aellen: Strategies underlying tolerance in environmental exposure. **Chemosphere**, Switzerland, v.74, n.4, p.530–536, 2009.

VÖGELLI- LANGE, R.; WAGNER, G. J. Subcellular localization of cadmium and cadmium- binding peptides in tobacco leaves. **Plant Physiology**, Bethesda, v.92, n.4, p.1086-1093, 1990.

WAGNER, G. J. Accumulation of cadmium in crop plants and it consequences to human health. **Advances in Agronomy**, Netherlands, v.51, n.1, p.173–212, 1993.

WANG, J. J. Kinetics of manganese uptake by excised roots of sensitive and tolerant tobacco genotypes. **Journal of Plant Nutrition**, Philadelphia, v.26, n.7, p.1439-1450, 2003.

ZENG, F.; ALI, S.; QIU, B. et al. Effects of chromium stress on the subcellular distribution and chemical form of Ca, Mg, Fe, and Zn in two rice genotypes. **Journal Plant Nutrition Soil Science**, Tharandt, v.173, n.1, p.135–148, 2010.

ZHAO, Z.; MA, J. F.; SATO, K. et al. Differential Al resistance and citrate secretion in barley (*Hordeum vulgare* L.). **Plant**, Berlin, v.217, n.5, p.794-800, 2003.