

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA  
CENTRO DE CIÊNCIAS NATURAIS E EXATAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGROBIOLOGIA**

**INTERAÇÃO ENTRE SILÍCIO E ALUMÍNIO EM  
GENÓTIPOS DE BATATA (*Solanum tuberosum* L.)**

**DISSERTAÇÃO DE MESTRADO**

**Athos Odin Severo Dorneles**

**Santa Maria, RS, Brasil.  
2015**

# INTERAÇÃO ENTRE SILÍCIO E ALUMÍNIO EM GENÓTIPOS DE BATATA (*Solanum tuberosum* L.)

**Athos Odin Severo Dorneles**

Dissertação apresentada ao curso de Mestrado do Programa de Pós-Graduação em Agrobiologia, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre em Agrobiologia**.

Professora Orientadora: Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Luciane Almeri Tabaldi (UFSM)

Santa Maria, RS, Brasil  
2015

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA  
CENTRO DE CIÊNCIAS NATURAIS E EXATAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGROBIOLOGIA**

A Comissão Examinadora, abaixo assinada,  
aprova a Dissertação de Mestrado

**INTERAÇÃO ENTRE SILÍCIO E ALUMÍNIO EM GENÓTIPOS DE  
BATATA (*Solanum tuberosum* L.)**

elaborada por  
**Athos Odin Severo Dorneles**

Como requisito parcial para a obtenção do grau de  
Mestre em Agrobiologia

**Comissão Examinadora**

---

Luciane Almeri Tabaldi, Dr<sup>a</sup>. (UFSM)  
(Presidente/Orientadora)

---

Denise Cargnelutti, Dr<sup>a</sup>. (UFFS)

---

Camila Peligrinotti Tarouco, Dr<sup>a</sup>. (UFSM)

**Santa Maria, 06 de Março de 2015.**

*À minha Mãe, Glória Virgínia Duardes Severo e aos meus Avós,  
Marieta Duardes Severo e Odin Machado Severo (in memoriam)*

*Dedico este trabalho!*

## **AGRADECIMENTOS**

Primeiramente, agradeço a Deus por me dar forças para continuar e nunca desistir, mesmo frente a obstáculos que pareciam intransponíveis. Agradeço a todos do grupo FisioPlant, por toda a ajuda e aconselhamento durante a execução dos trabalhos e das disciplinas do programa. Em especial gostaria de agradecer minha orientadora e amiga, Luciane Almeri Tabaldi, que sempre prestou um apoio incansável no transcorrer desses dois anos. Agradeço a Liana Verônica Rossato pela acessibilidade, compreensão e apoio para a execução dos trabalhos realizados e pela amizade.

Agradeço aos meus amigos pela moral que sempre me deram toda vez que precisei! Agradeço ao Seu Antônio Carlos dos Santos e sua família, meus vizinhos e amigos que muitas vezes me ajudaram com minhas plantas nos finais de semana e também nos motivou a sempre trabalhar mais e melhor.

Não posso deixar de agradecer minha mãe que me apoia sempre em tudo que preciso e nunca me deixa faltar o essencial! Ao meu irmão Luiz Augusto Severo Dorneles, agradeço por sua lealdade e camaradagem, saiba que tu podes contar comigo sempre!

Agradeço também ao meu amigo Rafael de Oliveira Jaques, pelo apoio moral e pela ajuda com o inglês e com o suporte de “T.I.”, saiba que és um bom amigo!

Não posso deixar de agradecer à CAPES/FAPERGS pela bolsa, pois sem isso não teria como me manter em Santa Maria para a execução dos trabalhos.

Por último, porém “mais importante” a minha namorada, amiga, companheira, Aline Soares Pereira, pelo seu incansável apoio na minha vida pessoal e profissional, sem ti não seria nada! Mais uma vez agradeço a todos que de alguma forma contribuíram para que eu chegasse ao fim de mais esta etapa de minha vida!

*“Só se pode alcançar um grande êxito  
quando nos mantemos fiéis a nós mesmos”.*

*Friedrich Wilhelm Nietzsche*

## RESUMO

Dissertação de Mestrado  
Programa de Pós-Graduação em Agrobiologia  
Universidade Federal de Santa Maria

### INTERAÇÃO ENTRE SILÍCIO E ALUMÍNIO EM GENÓTIPOS DE BATATA (*Solanum tuberosum* L.).

AUTOR: ATHOS ODIN SEVERO DORNELES  
ORIENTADORA: LUCIANE ALMERI TABALDI  
COORIENTADORA: LIANA VERONICA ROSSATO  
Santa Maria, 06 de Março de 2015.

O silício (Si) e o alumínio (Al) estão entre os três elementos mais abundantes na crosta terrestre. O Si não atende os requisitos de um elemento essencial para o crescimento das plantas, mas os efeitos benéficos deste elemento no crescimento, desenvolvimento, produtividade e resistência à doenças tem sido observados em uma ampla variedade de espécies de plantas, enquanto o Al é reconhecido como sendo altamente citotóxico aos vegetais e animais. Existem evidências de que o ácido silícico interage com Al aquoso reduzindo assim a sua biodisponibilidade (e assim a toxicidade) e, ao mesmo tempo, aumenta a disponibilidade do elemento essencial fósforo. Assim, os objetivos deste trabalho foram analisar o possível efeito benéfico do Si, analisar as interações entre Si e Al sobre parâmetros fisiológicos e bioquímicos e o possível potencial do Si em amenizar os efeitos tóxicos do Al em genótipos de batata (*Solanum tuberosum* L. ssp. *tuberosum*) diferindo na tolerância ao Al. No experimento para investigar o efeito benéfico do Si, o qual definiu, através de parâmetros de crescimento, duas concentrações de Si e dois genótipos, plantas de quatro genótipos de batata diferindo na tolerância ao Al: SMIJ319-7 e Dakota Rose (sensíveis ao Al), SMIF212-3 (tolerante ao Al) e SMINIA793101-3 (com tolerância intermediária ao Al), propagados em copos plásticos, foram cultivadas em uma solução nutritiva (pH 4,5±0,1) expostas a quatro doses de Si: 0; 0,5; 2,5; e 5,0 mM (NaSiO<sub>3</sub>). Aos sete dias após o início da exposição aos tratamentos, as plantas foram coletadas e foi determinada a área foliar, o número de folhas e de estolões, o comprimento da parte aérea e a biomassa fresca e seca de raízes e da parte aérea. A dose de 0,5 mM de Si foi a que apresentou maiores benefícios ao crescimento das plantas de batata, enquanto doses maiores que 2,5 mM promoveram redução

nesses parâmetros. Além disso, os genótipos mais responsivos ao Si foram o SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al). Para os experimentos de interação entre Si e Al, plantas de batata dos genótipos SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SIMF212-3 (tolerante ao Al) foram cultivadas por quatorze dias em solução nutritiva (sem fósforo e pH  $4,5 \pm 0,1$ ) expostas a combinações de duas doses de Al (0 e 50 mg L<sup>-1</sup> (AlCl<sub>3</sub>)) e três doses de Si (0; 0,5 e 1,0 mM (Na<sub>2</sub>SiO<sub>3</sub>)). Após este período, folhas e raízes de plantas dos dois genótipos foram coletadas para determinação do conteúdo de Al nos tecidos, parâmetros de crescimento, atividade enzimática (superóxido dismutase (SOD) e guaiacol peroxidase (POD)) e peroxidação lipídica. Raízes de plantas de batata de ambos os genótipos acumularam mais Al que a parte aérea, sendo que o genótipo tolerante ao Al acumulou mais Al que o sensível, tanto nas raízes como na parte aérea. Além disso, a presença de 0,5 mM de Si no meio de crescimento juntamente com Al reduziu o conteúdo de Al nas raízes no genótipo tolerante ao Al. O Al ocasionou uma redução no comprimento, número de pontas de raízes, área de superfície, volume e número de ramificações de raízes, número de folhas e área foliar de ambos os genótipos de batata, e o Si amenizou os efeitos tóxicos do Al em ambos os genótipos de batata somente para os parâmetros número de ramificações de raízes e número de folhas. Além disso, o Si apresentou efeito benéfico para os parâmetros número de folhas, área foliar e número de estolões em ambos os genótipos. Para os parâmetros bioquímicos, houve maior atividade das enzimas antioxidantes e menor acúmulo de MDA quando as plantas foram expostas ao Si sob estresse de Al. A partir desses resultados fica claro que o Si pode ser capaz de amenizar os efeitos tóxicos do Al devido a possível indução de enzimas antioxidantes. Portanto o Si possui o potencial de amenizar os efeitos tóxicos do Al através de interações com este metal na planta.

**Palavras-chave:** Crescimento. Estresse oxidativo. Citotoxicidade. Amenizadores. Elemento tóxico.

## ABSTRACT

**Master's Dissertation  
Post-Graduate Program in Agrobiologia  
Federal University of Santa Maria**

### **INTERACTION BETWEEN SILICON AND ALUMINUM IN POTATO GENOTYPES (*Solanum tuberosum* L.).**

Author: ATHOS ODIN SEVERO DORNELES  
Advisor: LUCIANE ALMERI TABALDI  
Coadvisor: LIANA VERONICA ROSSATO  
Defense Place and Date: Santa Maria, March 06, 2015.

Silicon (Si) and aluminum (Al) are among the three most abundant elements in the earth's crust. The Si does not meet the requirements of an essential element for plant growth, but the beneficial effects of this element in the growth, development, yield and resistance to disease has been observed in a wide variety of plant species, while Al is recognized as being highly cytotoxic to plants and animals. There are evidences that the silicic acid aqueous interacts with Al thereby reducing its bioavailability (and so toxicity) and at the same time increases the availability of phosphorus essential element. So, the objectives of this study were to analyze the possible beneficial effect of Si, analyze the interactions between Si and Al on physiological and biochemical parameters and the possible Si potential to mitigate the toxic effects of Al in potato genotypes (*Solanum tuberosum* L. ssp . *tuberosum*) differing in Al tolerance. In the experiment to investigate the beneficial effect of Si, which defined through growth parameters, two concentrations of Si and two genotypes, four potato genotypes plants differing in Al tolerance: SMIJ319-7 and Dakota Rose (Al sensitive ), SMIF212-3 (Al tolerant) and SMINIA793101-3 (with intermediate Al tolerance), propagated in plastic cups, were grown in a nutrient solution (pH  $4.5 \pm 0.1$ ) exposed to four silicon doses: 0; 0.5; 2.5; and 5.0 mM ( $\text{NaSiO}_3$ ). Seven days after the start of the exposure to the treatment, the plants were collected and the leaf area was determined, the number of leaves and stolons, the shoot length and fresh and dry biomass of roots and shoots. The dosage of 0.5 mM Si showed the greatest benefits to the growth of potato plants, while larger doses than 2.5 mM promoted a reduction in these parameters. Furthermore, the more responsive genotypes were SMIJ319-7 Si (Al sensitive) and SMIF212-3 (Al tolerant). For the experiments of interaction between Si and Al, potato plants of SMIJ319-7

genotypes (Al sensitive) and SIMF212-3 (Al tolerant ) were grown for fourteen days in nutrient solution (without phosphorus and pH  $4.5 \pm 0.1$ ) exposed to combinations of two doses of Al (0 and 50 mg L<sup>-1</sup> (AlCl<sub>3</sub>)) and three doses of Si (0, 0.5 and 1.0 mM (Na<sub>2</sub>SiO<sub>3</sub>)). After this period, leaves and roots of plants of both genotypes were collected to determine the Al concentration in the tissues, growth parameters, enzyme activity (superoxide dismutase (SOD) and guaiacol peroxidase (POD)) and lipid peroxidation. Roots of both genotypes accumulated more Al than shoot, and the Al tolerant genotype accumulated more Al than the sensitive in the roots as well as shoot. Furthermore, the presence of 0.5 mM of Si in the growth medium together with Al reduced the Al concentration in the Al tolerant roots. The exposure to Al resulted in a reduction in the length, number of root tips, surface area, the volume and number of root branches, number of leaves and leaf area of both potato genotypes, and Si alleviated the toxic effects of Al in both potato genotypes only in the number of roots and number of leaf branches parameters. In addition, the Si had a beneficial effect on the parameters number of leaves, leaf area, number of stolons in both genotypes. For biochemical parameters, there was increased activity of antioxidant enzymes and less accumulation of MDA when the plants were exposed to Si under stress of Al. From these results it is clear that the Si may be able to alleviate the toxic effects of Al due to the induction of antioxidant enzymes. So the Si has the potential to mitigate the toxic effects of Al through interactions with this metal in the plant.

**Keywords:** Growth. Oxidative stress. Cytotoxicity. Alleviators. Toxic element.

## LISTA DE FIGURAS

### MANUSCRITO I – Silício como elemento benéfico em genótipos de batata

- FIGURA 1 - Área foliar de genótipos de batata diferindo na tolerância ao alumínio expostos a diferentes doses de silício no meio de crescimento.....33
- FIGURA 2 - Número de folhas de genótipos de batata diferindo na tolerância ao alumínio expostos a diferentes doses de silício no meio de crescimento.....34
- FIGURA 3 - Comprimento da parte aérea de genótipos de batata diferindo na tolerância ao alumínio expostos a diferentes doses de silício no meio de crescimento.....34
- FIGURA 4 - Massa seca de folhas de genótipos de batata diferindo na tolerância ao alumínio expostos a diferentes doses de silício no meio de crescimento.....35
- FIGURA 5 - Massa seca de caule de genótipos de batata diferindo na tolerância ao alumínio expostos a diferentes doses de silício no meio de crescimento.....36
- FIGURA 6 – Massa seca de raízes de genótipos de batata diferindo na tolerância ao alumínio expostos a diferentes doses de silício no meio de crescimento.....36

## **MANUSCRITO II – Silício no crescimento de plantas de batata cultivadas sob estresse de alumínio**

FIGURA 1 - Efeito de doses de silício (0; 0,5 e 1,0 mM) sobre o conteúdo de Al na parte aérea (A) e raízes (B) em dois genótipos de batata, SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al) cultivados na presença (+Al; 50 mg L<sup>-1</sup>) ou ausência de Al (-Al). Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa entre genótipos dentro do mesmo tratamento.....49

FIGURA 2 - Efeito de doses de silício (0; 0,5 e 1,0 mM) sobre o comprimento de raízes (cm) (A), número de pontas de raízes (B) e área de superfície radicular (C) em dois genótipos de batata, SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al) cultivados na presença (+Al; 50 mg L<sup>-1</sup>) ou ausência de Al (-Al).....51

FIGURA 3 - Efeito de doses de silício (0; 0,5 e 1,0 mM) sobre o número de folhas (A), área foliar (B) e número de estolões (C) em dois genótipos de batata, SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al) cultivados na presença (+Al; 50 mg L<sup>-1</sup>) ou ausência de Al (-Al).....54

FIGURA 4 - Efeito de doses de silício (0; 0,5 e 1,0 mM) sobre a massa seca de parte aérea (A) e massa seca de raízes (B) em dois genótipos de batata, SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al) cultivados na presença (+Al; 50mg L<sup>-1</sup>) ou ausência de Al (-Al).....57

### **MANUSCRITO III - Silício como amenizador da toxidez de alumínio em genótipos de batata (*Solanum tuberosum* L.)**

FIGURA 1 - Efeito de doses de silício (0; 0,5 e 1,0 mM) sobre o crescimento da parte aérea (P.A.) (A) e da raiz (B) em dois genótipos de batata, SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al) cultivados na presença (+Al, 50 mg L<sup>-1</sup>) e na ausência (-Al, 0 mg L<sup>-1</sup>) de Al.....78

FIGURA 2 - – Efeito de doses de silício (0; 0,5 e 1,0 mM) sobre a taxa fotossintética (A) e condutância estomática (B) em dois genótipos de batata, SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al) cultivados na presença (+Al; 50 mg L<sup>-1</sup>) ou ausência de Al (-Al).....80

FIGURA 3 - Efeito de doses de silício (0; 0,5 e 1,0 mM) sobre o conteúdo de clorofilas *a* (A), clorofila *b* (B), clorofilas totais (C) e carotenóides (D) em dois genótipos de batata, SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al) cultivados na presença (+Al; 50mg L<sup>-1</sup>) ou ausência de Al (-Al).....83

FIGURA 4 - Efeito de doses de silício (0; 0,5 e 1,0mM) sobre o conteúdo de malondialdeído (MDA) na parte aérea (A) e raiz (B) em dois genótipos de batata, SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al) cultivados na presença (+Al, 50 mg L<sup>-1</sup>) e ausência (-Al, 0 mg L<sup>-1</sup>) de Al.....85

FIGURA 5 - Efeito de doses de silício (0; 0,5 e 1,0 mM) sobre a atividade da enzima superóxido dismutase (SOD) na parte aérea (A) e na raiz (B) em dois genótipos de batata, SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al) cultivados na presença (+Al, 50 mg L<sup>-1</sup>) e ausência (-Al, 0 mg L<sup>-1</sup>) de Al.....87

FIGURA 6 - Efeito de doses de silício (0; 0,5 e 1,0 mM) sobre a atividade da enzima guaiacol peroxidase (POD) de parte aérea (A) e raiz (B) em dois genótipos de batata, SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al) cultivados na presença (+Al, 50 mg L<sup>-1</sup>) e na ausência (-Al, 0 mg L<sup>-1</sup>) de Al.....88

## LISTA DE TABELAS

### **MANUSCRITO II – Silício no crescimento de plantas de batata cultivadas sob estresse de alumínio**

Tabela 1 - Efeito de doses de silício (0; 0,5 e 1,0 mM) sobre o diâmetro de raízes (mm), volume de raízes (cm<sup>3</sup>) e número de ramificações de raízes em dois genótipos de batata, SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al) cultivados na presença (+Al; 50 mg L<sup>-1</sup>) ou ausência de Al (Al).....53

### **MANUSCRITO III – Silício como amenizador da toxidez de alumínio em genótipos de batata (*Solanum tuberosom L.*)**

Tabela 1 - Efeito de doses de silício (0; 0,5 e 1,0 mM) sobre a concentração interna de CO<sub>2</sub> (C<sub>i</sub> - μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), taxa transpiratória (Tr - mmol) e Eficiência do Uso da Água (EUA - mol CO<sub>2</sub> mol H<sub>2</sub>O<sup>-1</sup>), em dois genótipos de batata, SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al) cultivados na presença (+Al; 50 mg L<sup>-1</sup>) ou ausência de Al (-Al).....81

## SUMÁRIO

1.	<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	16
2.	<b>OBJETIVOS</b> .....	18
3.	<b>REVISÃO BIBLIOGRÁFICA</b> .....	19
3.1	<i>Solanum tuberosum</i> L. (Solanaceae).....	19
3.2	Silício no solo.....	19
3.3	Silício nas Plantas.....	20
3.4	Alumínio (Al).....	21
3.5	Interação entre Al e Si.....	22
3.6	Estresse Oxidativo.....	23
	<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	26
	<b>MANUSCRITO I – Silício como elemento benéfico em genótipos de batata</b> .....	27
	RESUMO .....	28
	ABSTRACT .....	29
	INTRODUCAO .....	30
	MATERIAL E MÉTODOS .....	31
	RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	33
	CONCLUSÃO.....	37
	REFERENCIAS.....	37
	<b>MANUSCRITO II – Silício no crescimento de plantas de batata cultivadas sob estresse de alumínio</b> .....	40
	RESUMO .....	41
	ABSTRACT .....	42
	INTRODUCAO .....	43
	MATERIAL E MÉTODOS .....	45
	RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	48
	CONCLUSÃO.....	58
	REFERENCIAS.....	58
	<b>MANUSCRITO III – Silício como amenizador da toxidez de alumínio em genótipos de batata (<i>Solanum tuberosum</i> L.)</b> .....	68
	RESUMO .....	69
	ABSTRACT .....	70
	INTRODUCAO .....	71
	MATERIAL E MÉTODOS .....	72
	RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	76
	CONCLUSÃO.....	89
	REFERENCIAS.....	89
	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	98
	<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	99

## 1. INTRODUÇÃO

O silício (Si) e o alumínio (Al) são o segundo e terceiro elementos mais abundantes na crosta terrestre depois do oxigênio (EXLEY, 2003). Paradoxalmente, ambos não apresentam essencialidade conhecida para o homem (EXLEY, 2012). No entanto o Al possui a característica de ser tóxico para organismos aquáticos e terrestres, enquanto o Si apresenta certos efeitos benéficos para a maioria dos organismos vivos (PENDIAS, 2011).

Intervenções humanas, tais como acidificação do solo, aditivos alimentares e farmacêuticos, cosméticos, produtos industriais, entre outras, têm aumentado a disponibilidade de Al reativo biologicamente (PENDIAS, 2011) e sua presença tem sido associada a várias doenças humanas, como Alzheimer e outras doenças neurológicas (TOMLJENOVIC, 2011).

Na biologia, medicina e agricultura, o Al é reconhecido como sendo altamente citotóxico aos vegetais e animais (SAVORY et al., 1996). A toxicidade pode ter várias origens, mas a forte afinidade do Al por grupos fosfato em biomoléculas fosforiladas (AMP, ADP e ATP) fornece um provável mecanismo para explicar essa toxicidade (PERRY; KEELING-TUCKER, 1998). O Al também pode substituir metais que são cofatores essenciais (principalmente  $Mg^{2+}$ ) em proteínas, prejudicando o funcionamento das metaloproteínas alvo. Além disso, o Al pode ocasionar um incremento na produção de espécies reativas de oxigênio (EROs), devido a sua atividade pró-oxidante (MUJKA et al., 2011), promovendo oxidações biológicas tanto *in vivo* quanto *in vitro* (KHAN et al., 2006).

Depois do oxigênio, o Si é o segundo elemento mais abundante na litosfera e no solo (GUNES et al., 2007). No entanto o Si é reconhecido apenas como elemento benéfico para o crescimento, desenvolvimento, produtividade e resistência à doenças em uma ampla variedade de espécies de plantas (MA, 2004). O Si tem sido relacionado a vários efeitos de estímulo às defesas de plantas à estresses bióticos e abióticos (WILLIAMS; VLAMIS, 1957; HORST; MARSCHNER, 1978; NEUMMAN; NIEDEN, 2001; LUX et al., 2002; SHI et al., 2005a, 2005b; MAKSIMOVIC et al., 2007; MENDES, 2011). Estes efeitos do Si possibilitam que este seja classificado como benéfico para as plantas. Existem evidências de que o ácido silícico interage com Al aquoso, reduzindo assim a sua biodisponibilidade (e assim a toxicidade) e,

ao mesmo tempo, aumenta a disponibilidade do elemento essencial fósforo (EXLEY et al., 1997).

A batata é considerada a principal hortaliça no Brasil, devido a área cultivada e preferência alimentar, com cerca de 126.881 hectares plantados e cerca de aproximadamente 3.532.457 milhões de toneladas de produção anual (IBGE, 2013). Porém esta cultura é suscetível à diversas variáveis que podem interferir no seu desempenho (WESTERMANN; DAVIS, 1992). A presença do Al em solos ácidos, comuns das regiões tropicais como o Brasil, pode interferir no desempenho da produção da batata.

Entretanto, não existem atualmente informações disponíveis sobre os efeitos benéficos do Si no crescimento, parâmetros fotossintéticos e estresse oxidativo de genótipos de batata (*Solanum tuberosum* ssp. *tuberosum*) sob estresse de Al. Tendo em vista a característica ácida dos solos do Rio Grande do Sul e a abundante presença de Si na natureza, e sendo a batata cultivada em grande área nesse Estado, torna-se relevante analisar o efeito da interação entre Si e Al sobre genótipos de batata diferindo na tolerância ao Al. A hipótese é de que o Si seja um elemento benéfico para o crescimento de plantas de batata, principalmente em situações de estresse por Al.

## 2. OBJETIVOS

### 2.1 Objetivo Geral

Analisar os efeitos benéficos do silício e as interações entre silício e alumínio sobre parâmetros fisiológicos e bioquímicos de genótipos de batata (*Solanum tuberosum* L. ssp. *tuberosum*) diferindo na tolerância ao alumínio (SMIJ319-7 - sensível ao Al e SIMF212-3 - tolerante ao Al) e o possível potencial do Si em amenizar os efeitos tóxicos do Al.

### 2.2 Objetivos específicos

- Verificar o efeito benéfico do Si em genótipos de batata;
- Selecionar doses de Si que induzam maior crescimento em genótipos de batata;
- Verificar se o Si ameniza os efeitos tóxicos do Al sobre parâmetros fisiológicos (crescimento, morfologia de raízes, área foliar, número de folhas e estolões, biomassa seca e parâmetros fotossintéticos) em plantas de batata;
  - Analisar se o Si minimiza os danos oxidativos (conteúdo de clorofila, carotenoides e peroxidação lipídica) ocasionados pelo Al em genótipos de batata;
  - Verificar se o Si interfere na atividade de enzimas antioxidantes em genótipos de batata expostos ao Al;
  - Determinar se a presença de Si no meio de crescimento reduz a absorção de Al em plantas de genótipos de batata diferindo na tolerância ao Al.

### 3. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

#### 3.1 *Solanum tuberosum* L. (Solanaceae)

A batata (*Solanum tuberosum* L.) é um dos principais alimentos para a humanidade, consumida por mais de um bilhão de pessoas em todo mundo, devido à sua composição, versatilidade gastronômica e tecnológica, assim como, pelo baixo preço de comercialização dos tubérculos (COELHO et al., 1999). De acordo com BIRCH et al. (2012), a batata é a terceira cultura mais importante do mundo, atrás apenas do arroz e do trigo.

No Brasil, a batata é considerada a principal hortaliça, tanto em área cultivada como em preferência alimentar, com cerca de 3.532.457 milhões de toneladas de produção anual e cerca de aproximadamente 126.881 hectares plantados (IBGE, 2013). A produção de batata vem crescendo nos últimos anos em função do aumento do seu consumo.

Diversas variáveis condicionam o desempenho das plantas de batata. Dentre as manipuláveis pelo homem, o manejo nutricional é um dos mais importantes (WESTERMANN; DAVIS, 1992). Na região sul do Brasil, a batata é cultivada em solos predominantemente ácidos, pobres em cálcio e magnésio e, com altos teores de Al e manganês, cujos fatores afetam tanto a produtividade quanto a sua qualidade. Cultivares de batata possuem respostas diferentes entre si quanto a absorção de nutrientes (BREGAGNOLI et al., 2004), recurso esse que pode ser utilizado para obtenção de matéria-prima de qualidade e alto rendimento na produção e que, também pode vir a interferir em sua tolerância a elementos fitotóxicos.

#### 3.2 Silício no solo

De acordo com MATICHENKOV; CALVERT (2002) o conteúdo de Si no solo, pode variar de <1 a 45%, estando presente na solução do solo como ácido monossilícico  $[\text{Si}(\text{OH})_4]$ , grande parte em forma não dissociada, portanto, prontamente disponível às plantas. Além disso, MATICHENKOV; CALVERT, (2002) relatam que devido à dessilicatização, proveniente do intenso intemperismo e

lixiviação dos solos tropicais, as formas de Si mais encontradas nesses solos são quartzo, opala e outras formas não disponíveis às plantas. As formas de Si quimicamente ativas no solo são representadas pelo ácido monossilícico solúvel e fracamente adsorvido, ácido polissilícico, e compostos organo-silícicos (MATICHENKOV; CALVERT, 2002). Em combinação com o oxigênio, os silicatos formam o maior e mais abundante grupo de minerais. Muitos minerais são também formados de silicatos em combinação com outros elementos, tais como: ferro (Fe), alumínio (Al) e cálcio (Ca) (PERRY; KEELING-TUCKER, 1998).

Em geral, os solos tropicais, apresentam baixo pH, alto teor de Al, baixa saturação por bases e alta capacidade de fixação de fósforo. Em específico, nesses solos, fertilizantes silicatados podem influenciar as culturas de duas formas, na melhoria das propriedades químicas e fertilidade do solo e sobre o crescimento e desenvolvimento vegetal (MATICHENKOV; CALVERT, 2002). Os silicatos, no solo, têm comportamento similar ao dos carbonatos de Ca e Mg, sendo assim, capazes de elevar o pH e neutralizar o Al, além de estarem associados com o aumento da disponibilidade de Si solúvel e de Ca e Mg, o que promove maior saturação por bases e menor saturação por Al (EPSTEIN, 1999; SAVANT et al., 1999).

### 3.3 Silício nas plantas

Devido à abundância do Si no solo, este pode ser encontrado nos tecidos de todas as raízes das plantas (MA; YAMAJI, 2006). Apesar da grande abundância e sua conseqüente presença nos tecidos vegetais, o Si não apresenta essencialidade às plantas, mas considera-se seu efeito benéfico (EPSTEIN, 1994, 1999; LIANG et al., 1999; MA et al., 2001; LIANG et al., 2005). O acúmulo de Si nos tecidos vegetais pode variar consideravelmente (entre 1 a 10% da massa seca), dependendo da espécie (LIANG et al., 2006; CURRIE; PERRY, 2007). Essa ampla variação na concentração de Si nos tecidos é atribuída, principalmente, as características de absorção e transporte de Si pelas plantas (EPSTEIN, 1994). Ainda assim o Si pode ser absorvido por diversas espécies de forma passiva ou ativa (MA et al., 2001a; LIANG et al., 2005; LIANG et al., 2006). O Si é absorvido pelas plantas como ácido monossilícico  $[\text{Si}(\text{OH})_4]$ , forma não dissociada presente na solução do solo em concentrações de 0,1 a 0,6  $\text{mmol L}^{-1}$  e, em menor grau, como  $\text{Si}(\text{OH})_3\text{O}^-$ , forma

iônica predominante em  $\text{pH} > 9$  (EPSTEIN, 1994). Muitas espécies de gramíneas que utilizam Si, o absorvem de forma ativa, outras plantas de forma passiva devido a presença efetiva do Si no solo, enquanto algumas leguminosas chegam a evitar a absorção deste (MA et al., 2001a; LIANG et al., 2005).

O Si absorvido pelas raízes é transportado para a parte aérea e depositado intra ou extracelularmente nos tecidos vegetais como sílica amorfa hidratada ( $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$ ). Em gramíneas, como milho, arroz e sorgo, a sílica é depositada na forma de corpos silicosos, principalmente nas células epidérmicas, silicosas e buliformes, e nos estômatos e tricomas foliares (CURRIE; PERRY, 2007).

Na alimentação de animais superiores, incluindo ratos e pintos, o Si se mostra como um elemento traço essencial, devido a sua falta ocasionar anormalidades no crescimento destes organismos, bem como seu consumo tem aparente efeito benéfico, facilitando a absorção ou utilização de alguns minerais, incluindo cobre e magnésio, os quais são essenciais para o crescimento e a manutenção óssea, saúde cardiovascular e cicatrização de feridas (PERRY; KEELING-TUCKER, 1998). Embora o Si seja considerado um elemento de baixa toxicidade (CAROLI, 1996), o consumo de altas doses deste elemento pode levar a problemas nos pulmões e nos rins, bem como aumento da frequência de aborto espontâneo (LUGOWSKI et al., 1998).

O Si atua sobre a toxicidade de outros metais por meio da redução da biodisponibilidade dos metais no solo ou no interior das plantas (WILLIAMS; VLAMIS, 1957; HORST; MARSCHNER, 1978; NEUMMAN; NIEDEN, 2001; LUX et al., 2002; SHI et al., 2005a, 2005b; MAKSIMOVIC et al., 2007; MENDES, 2011). O efeito amenizante do Si, na planta, pode ser atribuído à: 1) retenção de metais nas raízes e inibição da translocação para a parte aérea (SHI et al., 2005a); 2) deposição de  $\text{SiO}_2$  no apoplasto da raiz e na superfície foliar, constituindo uma barreira ao fluxo apoplástico dos íons metálicos e ao fluxo transpiracional, respectivamente (LUX et al., 2002; SHI et al., 2005a); 3) co-precipitação de complexos Si-metal na parede celular (NEUMMAN; NIEDEN, 2001); 4) compartimentalização de metais ligados a ácidos orgânicos no vacúolo (NEUMANN; NIEDEN, 2001); 5) distribuição mais homogênea de metais e formação de complexos Si-polifenóis nos tecidos (WILLIAMS; VLAMIS, 1957; HORST; MARSCHNER, 1978; SHI et al., 2005b; MAKSIMOVIC et al., 2007); e 6) redução da peroxidação dos lipídios de membrana via estimulação de antioxidantes enzimáticos e não enzimáticos (SHI et al., 2005b).

No entanto, não foram encontrados trabalhos na literatura quanto aos efeitos do Si em plantas de batata sob estresse de Al.

### 3.4 Alumínio (Al)

Embora existam muitos elementos inorgânicos que são considerados essenciais para a vida, vários são conhecidos por serem altamente tóxicos, até mesmo em baixos níveis. O Al se enquadra nesta categoria, descrito como onipresente, podendo ser encontrado em quantidades consideráveis nos alimentos, solo, água e ar (EPSTEIN, 1999). Sua disponibilidade depende de sua forma química (largamente dependente do pH) e da formação de complexos, os quais são de limitada solubilidade e portanto, indisponíveis (PRABAGAR et al., 2011). O Al não é encontrado na natureza no estado elementar, mas ocorre largamente como sulfato, fosfato, silicato e hidróxidos insolúveis (KENNEDY, 1992).

Apesar de sua abundância, o Al não tem papel essencial em nenhum sistema bioquímico de organismos descritos até hoje (BEARDMORE; EXLEY, 2009), e a sua toxicidade é o principal fator que limita o crescimento e a produtividade de culturas em solos ácidos (MA et al., 2012). Em solos tropicais e subtropicais, o Al afeta negativamente a absorção de nutrientes e diversos processos metabólicos, especialmente a fotossíntese (FOY, 1992; CHEN et al., 2005). Em folhas de tabaco, o Al após entrar nas células, se acumula nos cloroplastos e bloqueia o transporte de elétrons no fotossistema II, resultando em dano fotoquímico e inibição da fotossíntese (LI et al., 2012).

A toxicidade do Al aos sistemas biológicos pode ser relacionada ao fato de que o Al tem preferência de se ligar a grupos fosfato em membranas, DNA e ATP (PERRY; KEELING-TUCKER, 1998). Seus efeitos tóxicos têm sido relatados em espécies de angiospermas monocotiledôneas e dicotiledôneas (FOY, 1988; PEREIRA et al., 2008; TABALDI et al., 2009) e em espécies de gimnospermas (SCHAEDLE et al., 1989).

A alongação radicular é altamente sensível à toxicidade do Al (GARZÓN et al., 2011), e este parâmetro tem sido utilizado para estabelecer diferenças varietais quanto a sua tolerância (LLUGANY et al., 1995; TABALDI et al., 2009). Mesmo em

concentrações baixas ( $\mu\text{M}$ ), o Al pode inibir o crescimento da raiz dentro de minutos ou horas (MA; FURUKAWA, 2003; FORTUNATO; NICOLOSO, 2004).

Alterações induzidas por Al no citoesqueleto e no transporte de vesículas dirigido por actina parecem ser os mecanismos primários de toxicidade subjacentes a esses complexos sintomas na raiz (AMENÓS et al., 2009). Vários trabalhos têm mostrado que íons de Al aumentam a produção de espécies reativas de oxigênio (EROs) e aumentam a peroxidação de lipídios de membrana (YAMAMOTO et al., 2001; DIPIERRO et al., 2005; HOSSAIN et al., 2005; JONES et al., 2006), especialmente em genótipos sensíveis ao Al (DARKÓ et al., 2004; TABALDI et al., 2009; GIANNAKOULA et al., 2010). As EROs são fortes agentes oxidantes que causam danos oxidativos às biomoléculas, tais como lipídios, proteínas, DNA e inativação enzimática, e podem levar à morte celular (GUNES et al., 2006).

Para amenizar esta ação oxidativa, durante o processo evolutivo, foram selecionados mecanismos para remover as EROs via sistemas enzimáticos e não enzimáticos (MA et al., 2012). O sistema de defesa antioxidante enzimático nas células vegetais inclui a superóxido dismutase (SOD; EC 1.15.1.1), a catalase (CAT; EC 1.11.1.6), e a ascorbato peroxidase (APX; EC 1.11.1.11) entre outras, e os antioxidantes não enzimáticos como a ascorbato (AsA), glutationa (GSH), carotenóides e compostos fenólicos (GUNES et al., 2007).

Alguns estudos tem relacionado o desenvolvimento de câncer em humanos ao acúmulo de Al nos tecidos. Este acúmulo pode ser proveniente do consumo de alimentos contaminados, bem como medicamentos e alimentos industrializados que utilizam este elemento como conservante (DARBRE et al., 2011). Além disso, o Al tem sido relacionado como possível causador de doenças ósseas (GURA; PHARM, 2010), bem como doenças cerebrais e hepáticas (BEQUET et al., 1994; MAILLOUX et al., 2011). Por isso, é necessário investigar mecanismos que evitem que as plantas absorvam esse elemento presente no solo.

### **3.5 Interação entre Al e Si**

Os complexos hidroxialuminossilicatos são dominantes na crosta terrestre, comumente considerados como sendo pobremente solúveis na água (SWADDLE, 2001), e se formam em soluções diluídas de Al ( $<10 \mu\text{M}$ ) em pH acima de 4,5, contendo altas concentrações de ácido silícico (EXLEY et al., 1997).

As interações entre o Al e o Si têm sido estudadas em várias espécies de plantas, porém os resultados relatados são contraditórios (HODSON; EVANS, 1995). Em algumas espécies investigadas, tais como: sorgo (*Sorghum bicolor* L.), cevada (*Hordeum vulgare* L.), milho (*Zea mays* L.) e soja (*Glycine max* (L.) Merrill), o Si apresentou significativo efeito de amenizar a toxicidade do Al, enquanto outras, como arroz (*Oryza sativa* L.), trigo (*Triticum aestivum* L.), algodão (*Gossypium hirsutum*) e ervilha (*Pisum sativum* L.), exibiram pouco ou nenhum efeito do Si (HODSON; EVANS, 1995). BAYLIS et al. (1994) constatou que o Si ameniza os efeitos tóxicos do Al em soja, mas esse efeito foi dependente do pH. Foi estabelecido que na interação entre Si e Al, o primeiro reduzindo a atividade tóxica do segundo, é um possível mecanismo externo para a detoxificação de Al estimulada por Si (HIRADATE et al., 1998).

Existem discussões entre fisiologistas se a amenização da toxicidade do Al por Si é devido às interações que ocorrem nas soluções, nas quais as plantas estão crescendo, ou acontecem dentro dos tecidos das plantas. Alguns trabalhos têm atribuído o efeito inteiramente à solução (BAYLIS et al., 1994; MA et al., 1997), enquanto outros têm sugerido que esses efeitos envolvem tanto a solução quanto respostas da planta (CORRALES et al., 2008).

Estudos relatam que a adição de Si aumenta a concentração de Al na parte aérea, a qual pode ter surgido da formação de complexos hidroxialuminossilicatos, ocasionando um aumento no transporte de Al das raízes para a parte aérea (BIRCHALL et al., 1989). COCKER et al. (1998) propuseram que complexos aluminossilicatos ou hidroxialuminossilicatos de baixa solubilidade (ou ambos) são formados dentro do espaço entre as paredes celulares da raiz (apoplasto), reduzindo portanto, a concentração de íons Al livres tóxicos. Tem-se, então, que o efeito do Si na amenização da toxicidade do Al se dá inicialmente pela inibição da absorção deste pelas raízes e, também, pela neutralização do Al no apoplasto.

### **3.6 Estresse Oxidativo**

O oxigênio (O<sub>2</sub>) é um elemento essencial para o metabolismo vegetal e animal. As mitocôndrias se utilizam desta molécula para realizar a fosforilação oxidativa, e através desta o O<sub>2</sub> é reduzido por quatro elétrons a H<sub>2</sub>O. Porém estas reações de redução do O<sub>2</sub> podem gerar radicais livres. Os radicais livres são

moléculas que podem ter um ou mais elétrons não pareados em sua camada de valência, estado químico que os torna altamente instáveis e reativos (SALVADOR; HENRIQUES, 2004). O processo de oxidação é fundamental para o metabolismo das espécies de vida aeróbicas. Desta forma, espécies reativas e radicais livres são produzidos naturalmente, e muitas vezes esta produção pode ser aumentada devido a alguma disfunção biológica. Quando o elétron desemparelhado, característico desses radicais livres, encontra-se centrado nos átomos de oxigênio, recebe o nome de espécie reativa de oxigênio (ERO) (HALLIWELL; WHITEMAN, 2004). Existem também EROs que não possuem um elétron não pareado, no entanto também são altamente reativas (MARRONI, 2002).

A molécula oxidante mais importante nos organismos aeróbicos é o  $O_2$ , a partir dela muitos tipos de EROs são formadas dentro dos organismos. As formas de EROs mais comumente encontradas nos organismos são o ânion superóxido, o radical hidroxil, o oxigênio “singleto” e o peróxido de hidrogênio. Todas estas espécies reativas são produtos do recebimento de um elétron do  $O_2$ , o qual é o precursor da maioria das EROs e também faz parte da cadeia de transporte de elétrons. A ERO mais reativa é o radical hidroxil que é produzido pela conversão do peróxido de hidrogênio (HALLIWELL, 2006).

No entanto, as células possuem mecanismos para se defender dos efeitos danosos destas EROs, através do uso de antioxidantes endógenos, que podem ser constituídos de um sistema enzimático e/ou não-enzimático. Em condições normais existe um equilíbrio entre a produção e a remoção dessas EROs, mas caso uma desequilíbrio ocorrer entre estas partes ocorre o estresse oxidativo, que é caracterizado pela alta concentração de EROs e/ou decréscimo nos mecanismos antioxidantes. O estresse pode causar danos como peroxidação lipídica, danos às proteínas dos tecidos e das membranas, às enzimas, aos carboidratos e ao DNA (BARREIROS et al., 2006).

Os organismos vivos em geral possuem um sistema antioxidante enzimático e não enzimático altamente complexo. Este sistema protege as células dos efeitos danosos destes radicais livres (SODHI et al., 2008). Alguns dos antioxidantes enzimáticos mais importantes são a superóxido dismutase (SOD), a qual converte o ânion superóxido à molécula menos reativa, o  $H_2O_2$ ; a guaicol peroxidase (POD), que reduz do  $H_2O_2$  em  $H_2O$ ; e a glutathiona peroxidase (GPx), que também remove o  $H_2O_2$  (SHAH et al., 2001; HALLIWELL, 2006). Essas enzimas, sob circunstâncias

normais, reduzem eficientemente as EROs, mas no caso de não ocorrer a redução completa, seja por consequência do alto acúmulo de EROS ou por inibição dos sistemas antioxidantes, o resultado pode ser um estado de estresse oxidativo levando à oxidação de biomoléculas (BOSCOLO et al., 2003).

O Al é um metal não redox-ativo, mas possui atividade pró-oxidante (MUJIKÁ et al., 2011), a qual pode ser explicada pela formação de superóxidos de  $AlO_2^{2+}$ , implicando em significativas oxidações biológicas, podendo catalisar a formação de  $H_2O_2$  e reduzir Fe(III) à Fe(II). Estes eventos combinados podem levar ao estresse oxidativo (EXLEY, 2012). Um grande indicador de estresse oxidativo é a peroxidação lipídica, resultado da oxidação de ácidos graxos altamente reativos que constituem a dupla camada fosfolipídica das membranas (BARTOSZ, 1997).

## **RESULTADOS E DISCUSSÃO**

Os resultados e discussão deste trabalho serão apresentados em três manuscritos, como segue:

**Manuscrito I: SILÍCIO COMO ELEMENTO BENÉFICO EM GENÓTIPOS DE BATATA**

**Manuscrito II: SILÍCIO NO CRESCIMENTO DE PLANTAS DE BATATA CULTIVADAS SOB ESTRESSE DE ALUMÍNIO**

**Manuscrito III: SILÍCIO COMO AMENIZADOR DA TOXIDEZ DE ALUMÍNIO EM GENÓTIPOS DE BATATA (*Solanum tuberosum* L.)**

**MANUSCRITO I**

**SILÍCIO COMO ELEMENTO BENÉFICO EM GENÓTIPOS DE BATATA**

## SILÍCIO COMO ELEMENTO BENÉFICO EM GENÓTIPOS DE BATATA

### Resumo

O silício (Si) não atende aos requisitos de um elemento essencial para o crescimento das plantas, mas os efeitos benéficos deste elemento no crescimento, desenvolvimento, produtividade e resistência à doenças tem sido observados em uma ampla variedade de espécies de plantas. Assim, o objetivo deste trabalho foi analisar o efeito de diferentes concentrações de Si sobre parâmetros de crescimento em genótipos de batata diferindo na tolerância ao Al, buscando selecionar dois genótipos de batata mais responsivos ao Si e duas concentrações de Si para serem testadas em experimentos em interação com Al. Plantas de quatro genótipos de batata diferindo na tolerância ao Al: SMIJ319-7 e Dakota Rose (sensíveis ao Al), SMIF212-3 (tolerante ao Al) e SMINIA793101-3 (com tolerância intermediária ao Al), propagados em copos plásticos, foram transferidas para um sistema hidropônico composto de um vaso com capacidade de um litro contendo solução nutritiva completa. Após o período de aclimação (três dias), as plantas dos quatro genótipos foram cultivadas em uma nova solução nutritiva (pH 4,5±0,1) expostas a quatro concentrações de Si: 0; 0,5; 2,5; e 5,0 mM, na forma de NaSiO<sub>3</sub>. Os tratamentos foram dispostos em delineamento inteiramente casualizado, com 10 repetições por tratamento e uma planta por repetição. Aos sete dias após o início da exposição aos tratamentos, as plantas foram coletadas e foi determinada a área foliar, o número de folhas e de estolões, o comprimento da parte aérea e a biomassa fresca e seca de raízes e da parte aérea. O Si na concentração de 0,5 mM promoveu um incremento em parâmetros de crescimento em plantas de batata, principalmente em área foliar, número de folhas, massa seca de folhas e massa seca de caule. No entanto, doses maiores de Si (2,5 mM) promoveram uma redução em parâmetros de crescimento, como área foliar. Foi possível também observar que houve variação genotípica quanto aos efeitos do Si sobre plantas de batata. Portanto, a concentração de 0,5 mM de Si foi a que apresentou maiores benefícios para o crescimento das plantas de batata e os genótipos mais responsivos ao Si foram o SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al).

**Palavras-chave:** Silício. Crescimento. *Solanum tuberosum*.

## SILICON AS A BENEFICIAL ELEMENT IN POTATO GENOTYPES

### Abstract

Silicon (Si) does not meet the requirements of an essential element for plant growth, but the beneficial effects of this element in the growth, development, yield and resistance to disease has been observed in a wide variety of plant species. The aim of this study was to analyze the effect of different levels of Si on growth parameters in potato genotypes differing in Al tolerance, seeking to select two potato genotypes more responsive to Si and two levels of Si to be tested in experiments in interaction with Al. Plants of four potato genotypes differing in Al tolerance: SMIJ319-7 and Dakota Rose (Al-sensitive), SMIF212-3 (Al-tolerant) and SMINIA793101-3 (with intermediate Al tolerance), propagated in plastic cups, were transferred to a hydroponic system consisting of a vessel with capacity of one liter containing complete nutrient solution. After the acclimation period (three days), the plants of the four genotypes were grown in a new nutrient solution (pH  $4.5 \pm 0.1$ ) exposed to four levels of Si: 0; 0.5; 2.5; and 5.0 mM, in the form of  $\text{NaSiO}_3$ . Treatments were arranged in a completely randomized design with 10 replicates per treatment and one plant for repetition. Seven days after the start of exposure to treatment, plants were collected and was determined the leaf area, the number of leaves and stolon, the shoot length and fresh and dry weight of roots and shoot. Si at 0.5 mM promoted an increase in growth parameters in potato plants, especially in leaf area, leaf number and dry weight of leaves and stem. In addition, higher levels of Si (2.5 and 5.0 mM) promoted a reduction in growth parameters such as leaf area, shoot length and dry weight of roots. It was also observed that there was genotypic variation in the effects of Si on potato plants. Therefore the level of 0.5 mM Si showed the highest benefits to the growth of potato plants and the most responsive genotypes to Si were SMIJ319-7 (Al-sensitive) and SMIF212-3 (Al-tolerant).

**Keywords:** Silicon. Growth. *Solanum tuberosum*.

## INTRODUÇÃO

A batata (*Solanum tuberosum* L.) é um dos principais alimentos para a humanidade e a hortaliça de maior importância econômica do Brasil (QUADROS, 2007), consumida por mais de um bilhão de pessoas em todo mundo, devido à sua composição, versatilidade gastronômica e tecnológica, assim como pelo baixo preço de comercialização dos tubérculos (COELHO et al., 1999).

Diversas variáveis condicionam o desempenho das plantas de batata. Dentre as manipuláveis pelo homem, o manejo nutricional é um dos mais importantes (WESTERMANN; DAVIS, 1992). Na região sul do Brasil, a batata é cultivada em solos predominantemente ácidos, pobres em cálcio e em magnésio e com altos teores de Al e de manganês. Nesse sentido, existem evidências de que o silício (Si) interage com Al aquoso reduzindo assim a sua biodisponibilidade (e assim a toxicidade) e, ao mesmo tempo, aumenta a biodisponibilidade do elemento essencial fósforo (EXLEY et al., 1997).

Depois do oxigênio, o Si é o segundo elemento mais abundante na litosfera e no solo, representando cerca de 28% da crosta terrestre (GUNES et al., 2007). Entretanto, o Si ainda não é reconhecido como um elemento essencial para o crescimento das plantas, mas os efeitos benéficos deste elemento no crescimento, desenvolvimento, produtividade e resistência à doenças tem sido observados em uma ampla variedade de espécies de plantas (MA, 2004). O Si é considerado um elemento essencial somente para algumas espécies pertencentes às famílias Poaceae e Cyperaceae (LIANG et al., 2005), não sendo possível ainda demonstrar sua essencialidade para todas as plantas superiores devido ao fato de que ainda faltam evidências diretas que o mesmo faça parte da molécula de um constituinte ou metabólito essencial para as plantas (EPSTEIN, 1999).

Os efeitos benéficos do Si para as plantas são mais evidentes sob condições de estresse (MA; TAKAHASHI, 2002). Dados da literatura sugerem que o Si aumenta a tolerância à seca (GONG et al., 2005), metais tóxicos (GU et al., 2011), radiação UV-B (LI et al., 2004), estresse salino (LIANG et al., 2003) e resistência de plantas à pestes e patógenos (GAO et al., 2011). O Si também alivia estresses minerais como a toxicidade do manganês (Mn) e Al, e a deficiência de P (IWASAKI et al., 2002). A descoberta que o Si ameniza a fitotoxicidade do Al em algumas

espécies vegetais sugere que tal papel pode ser extrapolado/aplicado para outras espécies, tal como a batata.

Quantidades consideráveis de Si são encontradas em vários produtos alimentares, como cereais/grãos e seus produtos (por exemplo, cereais matinais, pão, cerveja), algumas frutas e vegetais (bananas, passas, feijão, lentilha), e em todas as águas naturais (BISSÉ et al., 2005). Segundo NIELSEN (2009), um consumo elevado de Si pode ser benéfico, facilitando a absorção ou utilização de alguns minerais, incluindo cobre e magnésio, que são essenciais para o crescimento e manutenção óssea, saúde cardiovascular e cicatrização de feridas.

Não existem atualmente informações disponíveis sobre os efeitos benéficos do Si no crescimento de genótipos de batata diferindo na tolerância ao Al. Levando-se em conta que cerca de 40% dos solos aráveis do mundo possuem um pH ácido e concentrações tóxicas de Al (RAMANUJAN, 2014), inclusive os solos do Rio Grande do Sul, que possuem característica ácida e altos teores de Al, e sendo a batata cultivada em grande área neste estado, torna-se relevante analisar o efeito do Si sobre o crescimento de plantas de batata. Assim, o objetivo deste trabalho foi analisar o efeito de diferentes concentrações de Si sobre parâmetros de crescimento em genótipos de batata diferindo na tolerância ao Al, com a finalidade de selecionar dois genótipos de batata mais responsivos ao Si e duas concentrações de Si para serem testadas em experimentos em interação com Al no meio de crescimento.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

Os ensaios foram desenvolvidos no Laboratório de Biotecnologia Vegetal e nas casas de vegetação pertencentes ao Departamento de Biologia da Universidade Federal de Santa Maria. Foram utilizados quatro genótipos de batata (*Solanum tuberosum* L. ssp. *tuberosum*) diferindo na tolerância ao alumínio (Al) (ROSSATO, 2014): SMIJ319-7 e Dakota Rose (sensíveis ao Al), SMIF212-3 (tolerante ao Al) e SMINIA793101-3 (com tolerância intermediária ao Al).

Microtubérculos dos quatro genótipos de batata, obtidos do Programa de Genética e Melhoramento da Batata, UFSM, Santa Maria, RS, foram propagados em copos plásticos de 300 mL, utilizando areia como substrato e irrigados diariamente com solução nutritiva. Após cerca de três semanas, 40 plantas uniformes de cada

genótipo (comprimento da parte aérea de 5 cm) foram escolhidas, e as raízes foram lavadas em água corrente para remoção do substrato e transferidas para um sistema hidropônico composto de um vaso com capacidade de um litro. As plantas foram expostas a uma solução nutritiva completa por três dias para a aclimação. A solução nutritiva tinha a seguinte composição (em  $\mu\text{M}$ ): 6090,5 de N; 974,3 de Mg; 4986,76 de Cl; 2679,2 de K; 2436,2 de Ca; 359,9 de S; 243,592 de P; 0,47 de Cu; 2,00 de Mn; 1,99 de Zn; 0,17 de Ni; 24,97 de B; 0,52 de Mo; 47,99 de Fe ( $\text{FeSO}_4/\text{Na-EDTA}$ ). Após este período de aclimação, as plantas dos quatro genótipos de batata foram cultivadas por sete dias em uma nova solução nutritiva (pH  $4,5 \pm 0,1$ ) expostas a quatro concentrações de silício (Si): 0; 0,5; 2,5; e 5,0 mM, na forma de  $\text{NaSiO}_3$ . Os tratamentos foram dispostos em delineamento inteiramente casualizado, com 10 repetições por tratamento e uma planta por repetição. A solução nutritiva com os tratamentos de Si foi substituída a cada 48 horas e o pH foi ajustado diariamente.

Aos sete dias após o início da exposição aos tratamentos, as plantas foram coletadas e foi determinada a área foliar (com integrador de área foliar AM 300, ADC Bio Scientific LTd.), o número de folhas e de estolões, o comprimento da parte aérea (com régua graduada em milímetros) e a biomassa fresca e seca de raízes e da parte aérea.

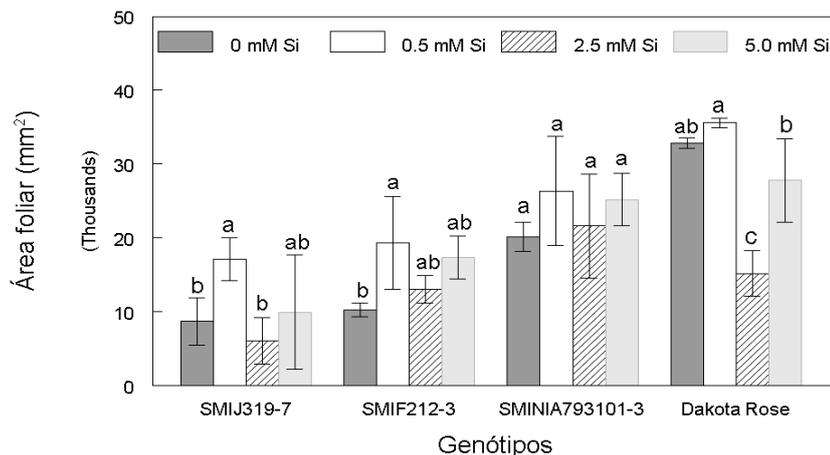
Para a análise estatística dos dados, foi verificada a normalidade da distribuição dos erros através do teste de Anderson-Darling e homogeneidade das variâncias dos erros através do teste de Bartlett para todas as variáveis do experimento. Quando atendidos estes pressupostos, procedeu-se a análise de variância e teste de Tukey para os tratamentos em 5% de probabilidade de erro, utilizando o aplicativo Sisvar (FERREIRA, 2008).

## **RESULTADOS E DISCUSSÃO**

Nos genótipos SMIJ319-7 (sensível ao alumínio (Al)) e SMIF212-3 (tolerante ao Al), a concentração de 0,5 mM de silício (Si) promoveu um incremento na área foliar, comparado com o controle (ausência de Si) (Figura 1). Este resultado está de acordo com estudos realizados com outras espécies demonstrando a habilidade do Si em estimular o crescimento e desenvolvimento das plantas, particularmente sob

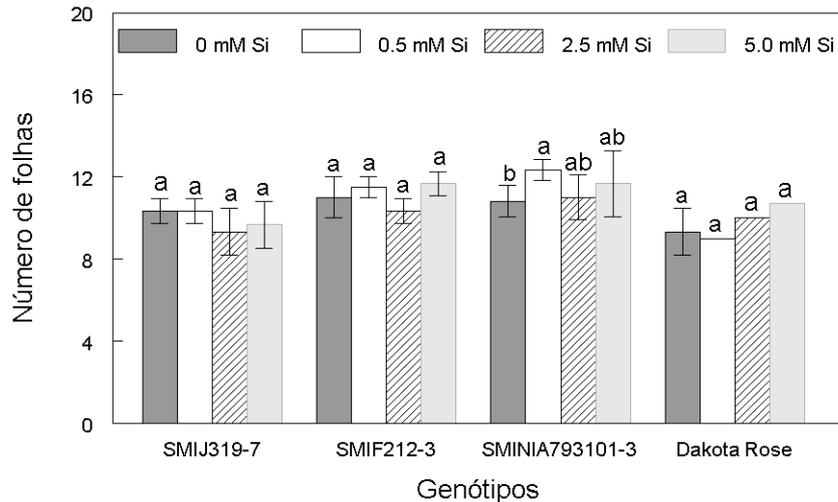
estresse abiótico e biótico (EPSTEIN, 1999; MA, 2004; LIANG et al., 2007), quando aplicado em níveis baixos (BARCELO et al., 1993).

O incremento na área foliar promovido pelo Si pode resultar em maior interceptação da radiação solar, e conseqüentemente maior acúmulo de biomassa nessas plantas. No genótipo SMINIA793101-3 (com tolerância intermediária ao Al), não houve diferença significativa na área foliar entre os tratamentos (Figura 1), indicando que há uma variação genotípica em relação aos efeitos do Si em plantas de batata. Por outro lado, a concentração de 2,5 mM de Si promoveu uma redução na área foliar no genótipo Dakota Rose (sensível ao Al), comparado com o controle, sugerindo que nesse genótipo, esse parâmetro é mais sensível a doses elevadas de Si.



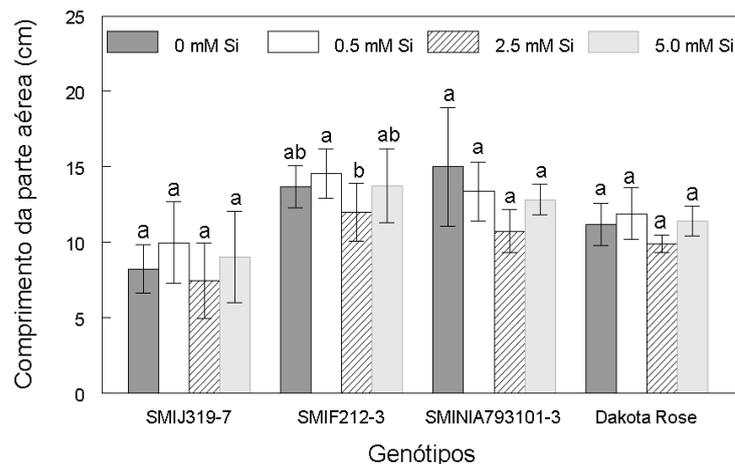
**Figura 1.** Área foliar de genótipos de batata diferindo na tolerância ao alumínio expostos a diferentes concentrações de silício no meio de crescimento. Letras diferentes indicam diferença significativa ( $P < 0,05$ ) entre os tratamentos dentro do mesmo genótipo.

Para o número de folhas, somente no genótipo SMINIA793101-3 (com tolerância intermediária ao Al) houve diferença significativa entre as concentrações de Si e o controle (ausência de Si), onde a concentração de 0,5 mM de Si promoveu um incremento no número de folhas nesse genótipo (Figura 2), comparado com o controle. A literatura relata que o Si tem um papel favorável no crescimento por melhorar a aquisição mineral das plantas (LEE et al., 2010), possivelmente devido a uma relação de cinética de absorção com alguns nutrientes, ocasionando com isso um incremento em produção de biomassa.



**Figura 2.** Número de folhas de genótipos de batata diferindo na tolerância ao alumínio expostos a diferentes doses de silício no meio de crescimento. Letras diferentes indicam diferença significativa ( $P < 0,05$ ) entre os tratamentos dentro do mesmo genótipo.

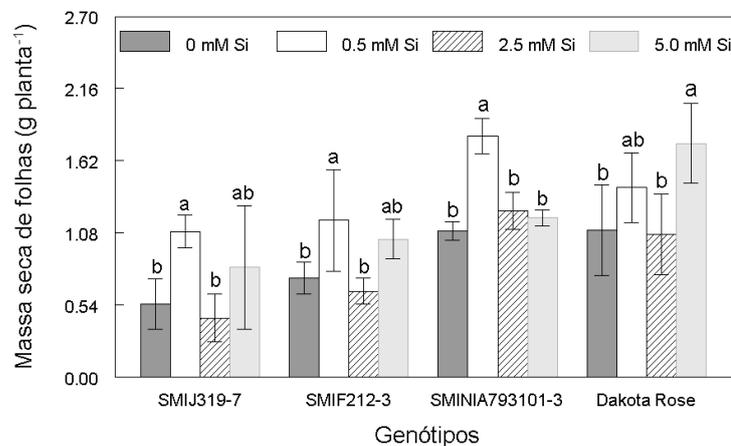
A presença de Si no meio de crescimento não influenciou de forma significativa o comprimento da parte aérea de genótipos de batata (Figura 3), onde não foi observada diferença significativa entre as concentrações de Si e o controle (ausência de Si). Somente no genótipo SMIF212-3 (tolerante ao Al), na concentração de 0,5 mM de Si foi observado maior comprimento da parte aérea, comparado com a concentração de 2,5 mM (Figura 3). Pode-se sugerir, a partir desse resultado, que este parâmetro de crescimento é menos sensível aos efeitos do Si.



**Figura 3.** Comprimento da parte aérea de genótipos de batata diferindo na tolerância ao alumínio expostos a diferentes concentrações de silício no meio de crescimento. Letras diferentes indicam diferença significativa ( $P < 0,05$ ) entre os tratamentos dentro do mesmo genótipo.

O Si na concentração de 0,5 mM promoveu um aumento significativo na produção de massa seca de folhas (Figura 4) dos genótipos SMIJ319-7 (sensível ao

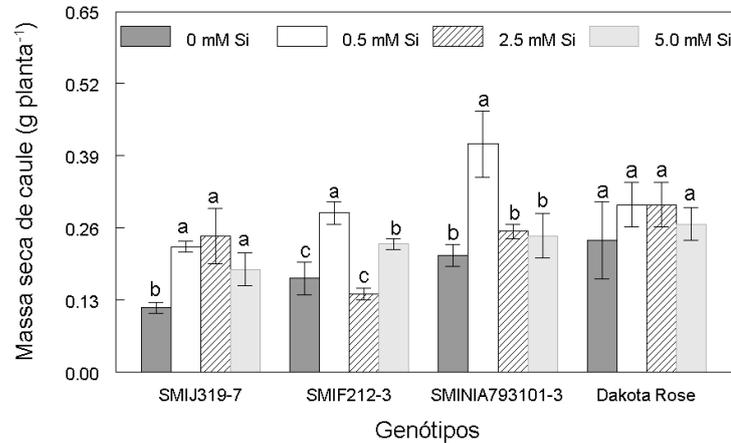
Al), SMIF212-3 (tolerante ao Al) e SMINIA793101-3 (com tolerância intermediária ao Al), comparado com o controle (ausência de Si). Por outro lado, no genótipo Dakota Rose (sensível ao Al), somente a concentração de 5,0 mM de Si promoveu um incremento significativo na massa seca de folhas, comparado com o controle. Nestas plantas, o aumento do acúmulo de biomassa induzida pelo Si coincidiu com o aumento da área foliar o qual pode ter promovido uma maior área de interceptação da luz solar. O incremento na biomassa de plantas de batata observado neste estudo pode ser devido a uma maior taxa fotossintética, conteúdo de clorofila e aumento da atividade da enzima ribulose-1,5-bifosfato carboxilase ocasionado por Si (LEE et al., 2010).



**Figura 4.** Massa seca de folhas de genótipos de batata diferindo na tolerância ao alumínio expostos a diferentes concentrações de silício no meio de crescimento. Letras diferentes indicam diferença significativa ( $P < 0,05$ ) entre os tratamentos dentro do mesmo genótipo.

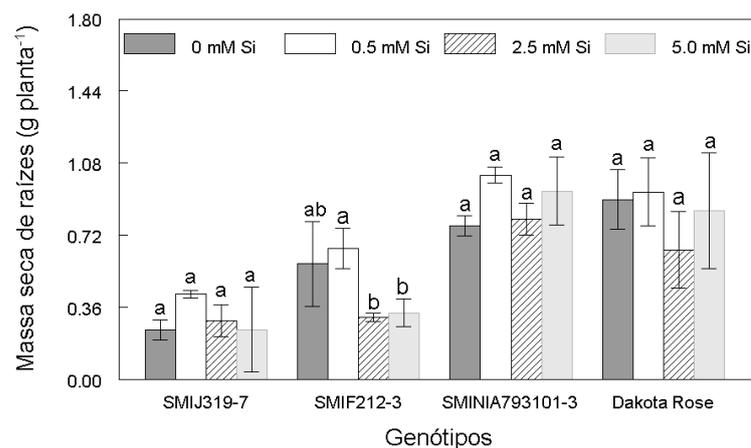
No genótipo SMIJ319-7 (sensível ao Al), todas as concentrações de Si testadas promoveram um incremento em produção de massa seca de caule (Figura 5), comparadas com o controle. A concentração de 0,5 mM de Si também promoveu um incremento em produção de massa seca de caule nos genótipos SMIF212-3 e SMINIA793101-3. Além disso, a concentração de 5,0 mM de Si também incrementou a massa seca de caule no genótipo SMIF212-3, comparado com o controle (Figura 5). Por outro lado, no genótipo Dakota Rose, não houve efeito significativo do Si sobre a produção de massa seca de caule. O Si depositado nos tecidos pode melhorar características de interceptação da luz por manter a lâmina foliar mais ereta (EPSTEIN, 1999), ocasionando um incremento em biomassa das plantas. Esta deposição do Si nos tecidos pode ter contribuído com o incremento na biomassa

devido a este possibilitar a formação de uma barreira ao fluxo transpiracional que pode levar a maior eficiência do uso da água (LUX et al., 2002; SHI et al., 2005a).



**Figura 5.** Massa seca de caule de genótipos de batata diferindo na tolerância ao alumínio expostos a diferentes concentrações de silício no meio de crescimento. Letras diferentes indicam diferença significativa ( $P < 0,05$ ) entre os tratamentos dentro do mesmo genótipo.

Para produção de massa seca de raízes, houve diferença significativa entre as concentrações de Si somente no genótipo SMIF212-3 (tolerante ao Al), onde a presença de concentrações mais altas de Si (2,5 e 5,0 mM) promoveu uma redução na massa seca de raízes comparado com a concentração de 0,5 mM (Figura 6), não apresentando diferenças em relação ao controle (ausência de Si). Isso sugere que a raiz, nesse genótipo, seja mais sensível ao Si.



**Figura 6.** Massa seca de raízes de genótipos de batata diferindo na tolerância ao alumínio expostos a diferentes concentrações de silício no meio de crescimento. Letras diferentes indicam diferença significativa ( $P < 0,05$ ) entre os tratamentos dentro do mesmo genótipo.

## CONCLUSÃO

O Si na concentração de 0,5 mM promoveu um incremento em parâmetros de crescimento em plantas de batata, principalmente em área foliar, número de folhas, e produção de biomassa de folhas e caule. Foi possível também observar que houve variação genotípica quanto aos efeitos do Si sobre plantas de batata. Portanto, a concentração de 0,5 mM de Si foi a que apresentou maiores benefícios ao crescimento das plantas de batata e os genótipos mais responsivos ao Si foram o SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al), embora o SMINIA79301-3 (com tolerância intermediária ao Al) também tenha se apresentado, em alguns parâmetros, responsivo ao Si.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BARCELÒ, J.; GUEVARA, P.; POSCHENRIEDER, C. Silicon amelioration of aluminum toxicity in teosinte, *Zea mays* L. ssp. Mexicana. **Plant Soil**, v.154, p.249-255, 1993.
- BISSÉ, E. et al. Reference values for serum silicon in adults. **Analytical Biochemistry**, v.337, p.130-135, 2005.
- COELHO, A.H.R.; VILELA, E.R.; CHAGAS, S.J. de R. Qualidade de batata (*Solanum tuberosum* L.) para fritura, em função dos níveis de açúcares redutores e de amido, durante o armazenamento refrigerado e à temperatura ambiente com atmosfera modificada. **Ciência e Agrotecnologia**, v.23, n.4, p.899-910, 1999.
- EPSTEIN, E. Silicon. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.50, p.641–644, 1999.
- EXLEY, C.; PINNEGAR, J.K.; TAYLOR, H. Hydroxyaluminosilicates and acute aluminum toxicity in fish. **Journal of Theoretical Biology**, v.189, p.133-139, 1997.
- FERREIRA, D.F. SISVAR: um programa para análises estatísticas e ensino de estatística. **Revista Symposium**, v.6, n.2, p.36-41, 2008.

- GAO, D. et al. Silicon enhances photochemical efficiency and adjusts mineral nutrient absorption in *Magnaporthe oryzae* infected rice plants. **Acta Physiol plant**, v.33, p.675-682, 2011.
- GONG, H. et al. Silicon alleviates oxidative damage of wheat plants in pots under drought. **Plant Science**, v.169, p.313-321, 2005.
- GU, H-H. et al. Mitigation effects of silicon rich amendments on heavy metal accumulation in rice (*Oryza sativa* L.) planted on multi-metal contaminated acidic soil. **Chemosphere**, v.83, p.1234-1240, 2011.
- GUNES, A. et al. Silicon mediated changes on some physiological and enzymatic parameters symptomatic of oxidative stress in barley grown in sodic-B toxic soil. **Journal Plant Physiology**, v.164, p.807-811, 2007.
- GUO, W. et al. Effect of silicate on the growth and arsenate uptake by rice (*Oryza sativa* L.) seedlings in solution culture. **Plant Soil**, v.272, p.173-181, 2005.
- IWASAKI, K. et al. Effects of silicon supply on apoplastic manganese concentrations in leaves and their relation to manganese tolerance in cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.). **Plant Soil**, v.238, p.281-288, 2002.
- LEE, S.K. et al. Effect of silicon on growth and salinity stress of soybean plant grown under hydroponic system. **Agroforest Systems**, v.80, p.333–340, 2010.
- LI, W.B. et al. Effects of silicon on rice leaves resistance to ultraviolet-B. **Acta Botânica Sinica**, v.46, p.691-697, 2004.
- LIANG, Y.C. et al. Exogenous silicon (Si) increases antioxidant enzyme activity and reduces lipid peroxidation in roots of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.). **Journal Plant Physiology**, v.160, p.1157-1164, 2003.
- LIANG, Y.C.; WONG, J.W.C.; WEI, L. Silicon-mediated enhancement of cadmium tolerance in maize (*Zea mays* L.) grown in cadmium contaminated soil. **Chemosphere**, v.58, p.475-483, 2005.

LIANG, Y.C.; SUN, W.; ZHU, Y.G.; CHRISTIE, P. Mechanisms of silicon mediated alleviation of abiotic stress in higher plants: a review. **Environmental Pollution**, v.147, p.422-428, 2007.

MA, J.F. Role of silicon in enhancing the resistance of plants to biotic and abiotic stresses. **Japanese Society of Soil Science and Plant Nutrition**, v.50, p.11-18, 2004.

MA, J.F.; TAKAHASHI, E. **Soil, Fertilizer, and Plant Silicon Research in Japan**. Elsevier Science, 2002.

NIELSEN, F.H. Micronutrients in parenteral nutrition: boron, silicon, and fluoride. **Gastroenterology**, v.137, p.55-60, 2009.

QUADROS, D.A. **Qualidade da batata, *Solanum tuberosum* L., cultivadas sob diferentes doses e fontes de potássio e armazenadas a temperatura ambiente**. Dissertação de Mestrado. Curitiba: UFPR, 2007, 112p.

RAMANUJAN, K. Aluminum tolerance fix could open arable land. **Cornell Chronicle, Cornell University**. Fev. 2014. Disponível em: <<http://news.cornell.edu/stories/2014/04/aluminum-tolerance-fix-could-open-arable-land>>. Acesso em: 10 fev.2015.

ROSSATO, L. V. **Respostas fisiológicas e bioquímicas ao estresse de alumínio e fósforo em genótipos de batata (*Solanum tuberosum*)**. Tese de doutorado, Programa de Pós-Graduação em Agronomia, Universidade Federal de Santa Maria, p.151, 2014.

WESTERMANN, D.T.; DAVIS, J.R. Potato nutritional management changes and challenges into the next century. **American Potato Journal**, v.69, p.753-767,

**MANUSCRITO II**

**SILÍCIO NO CRESCIMENTO DE PLANTAS DE BATATA CULTIVADAS SOB  
ESTRESSE DE ALUMÍNIO**

## SILÍCIO NO CRESCIMENTO DE PLANTAS DE BATATA CULTIVADAS SOB ESTRESSE DE ALUMÍNIO

### Resumo

O alumínio (Al) é um elemento que tem como característica ser altamente tóxico às plantas, mesmo em pequenas quantidades, causando estresse e inibindo o crescimento. Por outro lado, o silício (Si) é considerado um elemento benéfico às plantas e possui grande afinidade química com Al, podendo assim complexá-lo, formando um composto biologicamente inerte e pouco solúvel. Assim, o objetivo deste estudo foi investigar o potencial do Si em amenizar o estresse causado pelo Al sobre o conteúdo de Al nos tecidos e parâmetros de crescimento na batata e se esse comportamento é diferenciado entre genótipos com distinta sensibilidade ao Al. Plantas de batata dos genótipos SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SIMF212-3 (tolerante ao Al) foram cultivadas por quatorze dias em solução nutritiva (sem fósforo e pH  $4,5 \pm 0,1$ ) expostas a combinações de duas concentrações de Al (0 e 50 mg L<sup>-1</sup>) e três concentrações de Si (0; 0,5 e 1,0 mM). Após este período, folhas e raízes de plantas dos dois genótipos foram coletadas para determinação do conteúdo de Al nos tecidos, parâmetros morfológicos da raiz e crescimento da parte aérea. Raízes de plantas de batata de ambos os genótipos acumularam mais Al que a parte aérea, sendo que o genótipo tolerante ao Al acumulou mais Al que o sensível, tanto nas raízes como na parte aérea. Além disso, a presença de 0,5 e 1,0 mM de Si no meio de crescimento juntamente com Al reduziu o conteúdo de Al na parte aérea de ambos os genótipos e nas raízes no genótipo tolerante ao Al, respectivamente. O Al ocasionou uma redução no comprimento, número de pontas de raízes, área de superfície, volume e número de ramificações de raízes, número de folhas e área foliar de ambos os genótipos de batata, e o Si amenizou os efeitos tóxicos do Al em ambos os genótipos de batata somente para os parâmetros número de ramificações de raízes e número de folhas. Além disso, o Si apresentou efeito benéfico para os parâmetros número de folhas, área foliar e número de estolões em ambos os genótipos. Portanto o Si possui de fato o potencial de amenizar os efeitos tóxicos do Al através de interações com este metal na planta.

**Palavras-chave:** *Solanum tuberosum*. Elemento benéfico. Elemento tóxico. Interação.

## SILICON IN POTATO PLANT GROWTH CULTURED UNDER ALUMINUM STRESS

### Abstract

Aluminum (Al) is an element that has the characteristic of being highly toxic to plants, even in small quantities, causing stress and inhibiting the growth. On the other hand, silicon (Si) is considered a beneficial element for plants and has high chemical affinity with Al, forming a biologically inert compound poorly soluble. Thus, the aim of this study was to investigate the potential of Si in mitigate the toxic effects of Al on potato (*Solanum tuberosum* L.) plants and if this behavior is different between genotypes with different sensitivity to Al. Potato plants of SMIJ319-7 (Al-sensitive) and SIMF212-3 (Al-tolerant) genotypes were grown for fourteen days in nutrient solution (without P and pH  $4.5 \pm 0.1$ ) exposed to combinations of Al (0 and 50 mg L<sup>-1</sup>) and Si (0, 0.5 and 1.0 mM). After this period, leaves and roots of the two genotypes were collected to determine the Al content in the tissues, morphological parameters of the root and shoot growth. Roots of potato plants of both genotypes accumulated more Al than shoot, and the Al-tolerant genotype accumulated more Al than sensitive, in the roots as well as in shoots. Furthermore, the presence of 0.5 and 1.0 mM Si in the growth medium together with Al reduced the Al content in shoot in both genotypes and in roots of Al-tolerant genotype, respectively. The exposure to Al resulted in a reduction in the length, number of root tips, surface area, volume and number of root branches, number of leaves and leaf area in both potato genotypes, and Si alleviated Al toxic effects in both genotypes only in the parameters number of roots and leaves branches. In addition, the Si had a beneficial effect on the parameters number of leaves, leaf area, and stolons number in both genotypes. Therefore, Si has indeed the potential to mitigate the Al toxic effects through interactions with this metal in the plant.

**Keywords:** *Solanum tuberosum*. beneficial element. toxic element. Interaction.

## INTRODUÇÃO

A batata é a terceira cultura alimentar com maior importância em todo o mundo, atrás do arroz e do trigo (BIRCH et al., 2012). Seu cultivo tem sido ampliado a nível global em um ritmo constante, com um aumento de 21% na produção total ao longo do período 1991-2007 (FAO, 2012). Isso indica a sua crescente importância como fonte básica de alimento (BIRCH et al., 2012). Com o constante e desenfreado crescimento da população mundial, com prospecto em exceder a marca dos 9 bilhões de habitantes em 2050 (DESA, 2013), além das incertezas em relação à mudanças climáticas, torna-se importante avaliar a cultura da batata no contexto da segurança alimentar (BIRCH et al., 2012). Diversas variáveis condicionam o desempenho das plantas de batata. Dentre as manipuláveis pelo homem, o manejo nutricional é um dos mais importantes (WESTERMANN; DAVIS, 1992). Os genótipos de batata cultivados apresentam diferentes respostas a fatores estressores abióticos como seca (TOPBJERG et al., 2014), temperaturas altas (BIRCH et al., 2012) e presença de metais (TABALDI et al., 2007; GONÇALVES et al., 2009). Jefferies (1993) atribuiu a sensibilidade da batata à seca ao seu sistema radicular esparsa e raso. Vários trabalhos têm mostrado que plantas de batata, quando expostas a diferentes metais tóxicos como alumínio (Al), cobre e cádmio no meio de crescimento podem absorver e translocar esses metais para folhas e tubérculos (TABALDI et al., 2007; GONÇALVES et al., 2009; FARIAS, 2012), os quais poderão ser inseridos na cadeia alimentar.

O Al é o terceiro elemento mais abundante na crosta terrestre (EXLEY, 2003), e o metal mais abundante (GOODWIN; SUTTER, 2009), compondo cerca de 7,5% dos elementos na crosta terrestre (FOY, 1984). Porém, o Al não apresenta essencialidade conhecida para o homem (EXLEY, 2012) e para a maioria dos vegetais (LIANG et al., 2005). Em vários lugares do mundo, existem solos contaminados com metais pesados e Al, o que nos leva a um cenário de grande risco à saúde dos seres humanos, animais, plantas e micro-organismos no solo (GHNAYA et al., 2013). Em solos com  $\text{pH} \leq 5,5$  o Al encontra-se principalmente na forma trivalente ( $\text{Al}^{3+}$ ), sua forma mais tóxica, tornando-se um fator de estresse para as plantas (POSCHENRIEDER et al., 2008; RYAN; DELHAIZE, 2001), limitando a produção das culturas (JONES; KOCHIAN, 1997). O Al interfere negativamente em diversas culturas, reduzindo significativamente a produção de biomassa, interferindo

mais diretamente no crescimento das raízes (KOCHIAN, 1995; AHN et al., 2001; GOODWIN; SUTTER, 2009). Esta inibição do alongamento da raiz leva a uma redução na absorção de água e nutrientes do solo, o que resulta na redução do crescimento da planta (MA et al., 2012). Dessa forma, torna-se necessário o desenvolvimento de estratégias que resultem em menor absorção pelas plantas desses elementos tóxicos presentes no solo, otimizando o uso dos recursos naturais e a produção de alimentos seguros.

Dentre as alternativas buscadas para solucionar os problemas com os metais tóxicos no crescimento de plantas está o uso de amenizadores, ou seja, elementos tidos até então como benéficos, que quando utilizados em concentrações baixas podem aliviar os efeitos danosos destes elementos. Nesse sentido, o silício (Si), apesar de não ser um elemento essencial para a maioria das plantas, é considerado um elemento benéfico para várias culturas (LI et al., 2011; CAMARGO et al., 2014), aumentando a tolerância de plantas a ataques de insetos, doenças, condições climáticas desfavoráveis e presença de metais (LI et al., 2011; GU et al., 2011; MEENA et al., 2014). O Si é absorvido pelas plantas como ácido monossilícico  $[\text{Si}(\text{OH})_4]$ , forma não dissociada presente na solução do solo em concentrações de 0,1 a 0,6  $\text{mmol L}^{-1}$  e, em menor grau, como hidróxido de silício  $[\text{Si}(\text{OH})_3\text{O}^-]$ , forma iônica predominante em  $\text{pH} > 9$  (EPSTEIN, 1994). Os efeitos benéficos do Si são atribuídos ao fato deste ser depositado nas paredes celulares de raízes, folhas, caules e cascas (MEENA et al., 2014). Esta deposição do Si nestes locais na planta, em relação ao seu efeito sobre metais tóxicos, pode levar à: (1) retenção de metais nas raízes e inibição da translocação para a parte aérea (SHI et al., 2005a); (2) deposição de  $\text{SiO}_2$  no apoplasto da raiz e na superfície foliar, constituindo uma barreira ao fluxo apoplástico dos íons metálicos e ao fluxo transpiracional, respectivamente (LUX et al., 2002; SHI et al., 2005a); (3) co-precipitação de complexos Si-metal na parede celular (NEUMANN; NIEDEN, 2001); (4) compartimentalização de metais ligados a ácidos orgânicos no vacúolo (NEUMANN; NIEDEN, 2001); e (5) distribuição mais homogênea de metais e formação de complexos Si-polifenóis nos tecidos (WILLIAMS; VLAMIS, 1957; HORST; MARSCHNER, 1978; SHI et al., 2005b; MAKSIMOVIC et al., 2007). Além disso, o Si melhora as condições nutricionais da planta, e no solo otimiza a fertilidade através da melhoria das propriedades físicas e químicas deste e através da manutenção de nutrientes em formas disponíveis para as plantas (MEENA et al., 2014).

Atualmente se discute muito sobre a interação entre Al e Si em solução. Os complexos hidroxialuminosilicatos são dominantes na crosta terrestre, comumente considerados como sendo pobremente solúveis em água (SWADDLE, 2001), e se formam em soluções diluídas de Al (<10  $\mu\text{M}$ ) em pH acima de 4,5 contendo altas concentrações de ácido silícico (EXLEY et al., 1997). Existem discussões entre fisiologistas se a amenização da toxicidade do Al por Si é devido às interações que ocorrem nas soluções, nas quais as plantas estão crescendo, ou acontecem dentro dos tecidos das plantas. Alguns trabalhos têm atribuído o efeito inteiramente à solução (BAYLIS et al., 1994; MA et al., 1997), enquanto outros têm sugerido que esses efeitos envolvem tanto a solução quanto respostas da planta (BARCELÓ et al., 1993; KIDD et al., 2001; CORRALES et al., 2008). Estudos relatam que a adição de Si aumenta a concentração de Al na parte aérea, a qual pode ter surgido da formação de complexos hidroxialuminosilicatos, ocasionando um aumento no transporte de Al das raízes para a parte aérea (BIRCHALL et al., 1989). Cocker et al. (1998) propuseram que complexos aluminosilicatos ou hidroxialuminosilicatos de baixa solubilidade (ou ambos) são formados dentro do espaço entre as paredes celulares da raiz (apoplasto), reduzindo portanto, a concentração de íons Al livres tóxicos. Assim, o objetivo deste estudo foi investigar o potencial do Si em amenizar o estresse causado pelo Al sobre parâmetros de crescimento em genótipos de batata diferindo na tolerância ao Al, SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SIMF212-3 (tolerante ao Al), e se esse comportamento é diferenciado entre genótipos com distinta sensibilidade ao Al.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

Os ensaios foram desenvolvidos no Laboratório de Biotecnologia Vegetal, Laboratório de Bioquímica de Plantas e nas casas de vegetação pertencentes ao Departamento de Biologia da Universidade Federal de Santa Maria.

### **Material vegetal e condições de crescimento**

Foram utilizados dois genótipos de batata, SMIJ319-7 (sensível ao alumínio) e SIMF212-3 (tolerante ao alumínio) (ROSSATO, 2014), selecionados a partir do

experimento anterior (Capítulo 1). Estes genótipos, obtidos do Programa de Genética e Melhoramento da Batata, UFSM, Santa Maria, RS, foram propagados *in vitro* por 25 dias em meio de cultivo MS (MURASHIGE; SKOOG, 1962), suplementado com 30 g L<sup>-1</sup> de sacarose, 0,1 g L<sup>-1</sup> de mio inositol e 6 g L<sup>-1</sup> de ágar. Após esse período, as plantas foram transferidas para bandejas plásticas com capacidade de 17 L contendo solução nutritiva completa, onde foram fixadas por meio de esponjas em placas de poliestireno (isopor) contendo furos, objetivando a aclimatização. Cada bandeja suportou 30 plantas, sendo 15 plantas de cada genótipo. As plantas foram expostas a uma solução nutritiva completa por três dias. A solução nutritiva teve a seguinte composição (em µM): 6090,5 de N; 974,3 de Mg; 4986,76 de Cl; 2679,2 de K; 2436,2 de Ca; 359,9 de S; 243,592 de P; 0,47 de Cu; 2,00 de Mn; 1,99 de Zn; 0,17 de Ni; 24,97 de B; 0,52 de Mo; 47,99 de Fe (FeSO<sub>4</sub>/Na-EDTA). Após este período de aclimatação, as plantas foram cultivadas por quatorze dias em uma nova solução nutritiva (sem P e pH 4,5±0,1) expostas a combinações de duas concentrações de alumínio (0 e 50 mg L<sup>-1</sup> sob a forma de AlCl<sub>3</sub>) e três concentrações de silício (0; 0,5 e 1,0 mM sob a forma de Na<sub>2</sub>SiO<sub>3</sub>). Os tratamentos foram dispostos em delineamento inteiramente casualizado, com três repetições por tratamento e quinze plantas por repetição, para cada genótipo. Com exceção do Al e do Si, as concentrações dos outros elementos minerais na solução nutritiva foram as mesmas para todos os tratamentos. A solução nutritiva com os tratamentos foi substituída a cada sete dias e o pH foi ajustado diariamente.

### **Determinação da concentração de alumínio em raízes e parte aérea**

No final do experimento, aos quatorze dias de exposição ao Al e/ou Si, as amostras (raízes e parte aérea) foram separadas e lavadas com água deionizada por duas vezes e, secas a 60°C até atingir um peso constante. Os tecidos secos foram pesados e moídos até se transformarem em um pó fino. Após isso, as amostras foram submetidas a uma digestão nítrico-perclórica. As concentrações de Al foram determinadas por espectrometria de absorção atômica. A curva de calibração padrão foi preparada para a faixa de concentração de 0-200 mg L<sup>-1</sup> de Al.

## **Determinação de parâmetros de crescimento**

Após quatorze dias de exposição aos diferentes tratamentos, folhas e raízes de plantas dos dois genótipos de batata foram coletadas para determinação dos seguintes parâmetros:

- Número de folhas e estolões;
- Área Foliar, com auxílio de um scanner Epson 11000 XL através do qual as folhas foram digitalizadas e analisadas com ajuda do Software WinRhizo Pro.
- Biomassa seca da parte aérea e de raízes: as raízes e parte aérea serão coletadas separadamente e imediatamente colocadas em sacos de papel e levadas para a estufa a 65°C até massa constante para determinação da biomassa seca;
- Parâmetros morfológicos do sistema radicular: comprimento total, área superficial, volume total e diâmetro médio das raízes. As raízes dos dois genótipos de batata foram digitalizadas com auxílio de um scanner Epson 11000 XL as quais foram dispostas em uma pequena lâmina de água cuidando-se para não sobrepor as raízes. Em seguida as raízes foram analisadas com ajuda do Software WinRhizo Pro.

## **Análise estatística**

Os dados foram analisados conforme experimento bifatorial (genótipos x tratamentos) através de análise de variância e teste de Scott Knott para os tratamentos em 5% de probabilidade de erro, utilizando o aplicativo Sisvar (FERREIRA, 2008).

## **RESULTADOS E DISCUSSÃO**

Este trabalho foi conduzido em hidroponia com uma solução nutritiva sem adição de fósforo durante a exposição aos tratamentos para que não houvesse interferência deste na disponibilidade do alumínio (Al). Portanto, para que não

ocorresse também estresse por deficiência de P, o experimento foi relativamente de curta duração (14 dias de exposição aos diferentes tratamentos).

### **Conteúdo de alumínio nos tecidos**

De uma forma geral, o Al se acumulou principalmente nas raízes de plantas de batata de ambos os genótipos, enquanto pequenas quantidades de Al foram transportadas para a parte aérea (Figura 1), o que sugere que o Al absorvido foi retido principalmente nos tecidos da raiz. Esses resultados estão de acordo TABALDI et al. (2009), os quais relataram um alto acúmulo de Al nos tecidos de raízes de plantas de batata. Outros autores que também expuseram plantas ao Al relatam comportamento similar ao presente estudo (ALMEIDA et al., 2002; GIANNAKOULA et al., 2010; PEREIRA et al., 2010). O aumento da associação ou acúmulo de Al nas raízes pode prevenir os efeitos danosos deste elemento em outros órgãos das plantas, principalmente em folhas. No entanto, esse acúmulo de Al nas raízes pode ocasionar inibição do crescimento desses órgãos, prejudicando direta ou indiretamente o crescimento, metabolismo e produtividade de toda a planta.

Na ausência de Al no meio de crescimento, o silício (Si) reduziu de forma significativa o conteúdo de Al na parte aérea do genótipo sensível ao Al (SMIJ319-7), enquanto no genótipo tolerante ao Al não houve diferença significativa com o aumento das doses de Si (Figura 1A). Na presença de Al, a dose de 0,5 mM de Si promoveu uma redução significativa no conteúdo de Al na parte aérea, em ambos os genótipos. Os efeitos amenizantes do Si sobre a toxicidade do Al foram atribuídos por vários autores a uma redução na disponibilidade de Al no meio de cultivo (BAYLIS et al., 1994; MA et al., 1997). Esta redução no conteúdo de Al é supostamente devido à formação de complexos hidroxialuminossilicatos inativos biologicamente. No entanto, em solução ácida, como a utilizada para o cultivo das plantas de batata neste trabalho (pH 4,5), a formação dos complexos hidroxialuminossilicatos na solução não é o principal fator porque somente baixas concentrações de hidróxido de Al existem em soluções com baixo pH (CORRALES et al., 1997; KIDD et al., 2001). Sob tais condições experimentais, pode ser assumido que a formação de complexos hidroxialuminossilicatos em solução nos tratamentos com Al foi baixa. Portanto, consideramos um efeito *in planta* como o

principal fator contribuindo para a redução no conteúdo de Al pelo Si. Os complexos hidroxialuminossilicatos podem se formar também no apoplasto (COCKER et al., 1998). Assim, pode-se sugerir que, na planta, parte do Al esteja complexado com o Si, reduzindo assim sua translocação para a parte aérea. Além disso, a deposição de Si na planta pode ter reduzido os sítios de ligação para o Al, resultando em menor translocação desse metal de raízes para a parte aérea.

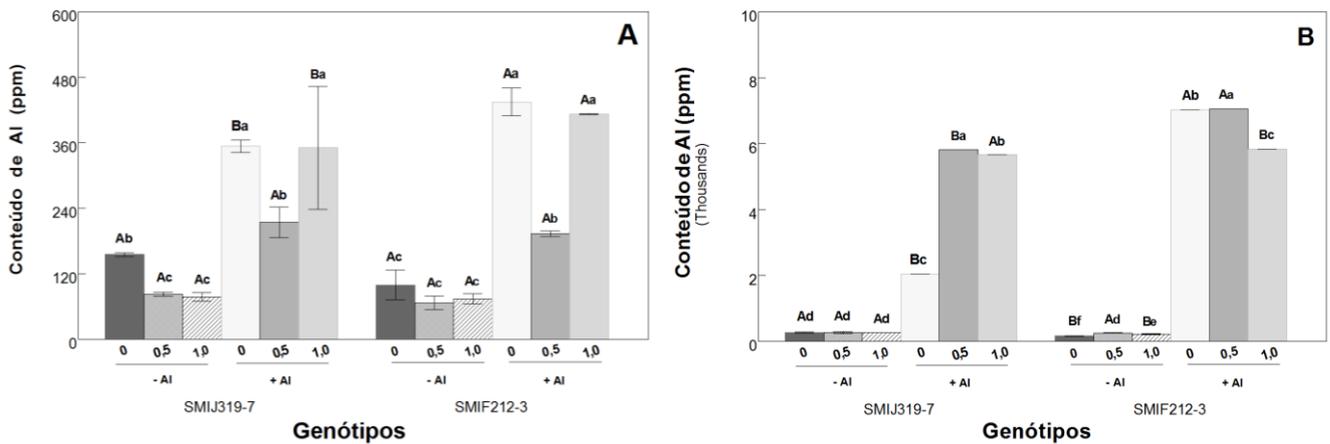


Figura 1 – Efeito de concentrações de silício (0; 0,5 e 1,0 mM) sobre o conteúdo de Al na parte aérea (A) e raízes (B) em dois genótipos de batata, SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al) cultivados na presença (+Al; 50 mg L<sup>-1</sup>) ou ausência de Al (-Al). Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa entre genótipos dentro do mesmo tratamento. Letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa entre os tratamentos dentro do genótipo.

Nas raízes, quando o Al não estava presente no meio de crescimento, o conteúdo de Al não diferiu significativamente nas diferentes concentrações de Si para SMIJ319-7 (sensível ao Al), enquanto para SMIF212-3 foi observado um aumento no conteúdo de Al com o aumento das concentrações de Si. Nos tratamentos contendo Al, para ambos os genótipos, houve um acúmulo significativo no conteúdo deste metal em relação ao controle. No entanto, nos tratamentos com Si+Al houve maior acúmulo de Al nas raízes para o genótipo sensível ao Al do que no tratamento com apenas Al. Possivelmente, este Al detectado estivesse complexado com Si em um primeiro momento, mas devido a técnica utilizada para a determinação do conteúdo de Al pode ter ocorrido a quebra dos complexos hidroxialuminossilicatos, já que a literatura relata que os complexos aluminossilicatos ocorrem em pH > 4,5 e abaixo de 9 (STREKOPYTOV; EXLEY, 2005). Havendo essa quebra, o Al voltaria a sua forma trivalente sendo assim detectado pela

espectrometria de absorção atômica. No entanto, na dose de 1,0 mM de Si + Al, foi observado um menor acúmulo de Al nas raízes do genótipo tolerante ao Al, quando comparado ao tratamento contendo apenas Al. Por reduzir a absorção de Al, o Si facilitará a absorção de outros elementos como fósforo, magnésio, potássio, ferro, cobre e zinco (LEE et al., 2010).

Quando as plantas de ambos os genótipos de batata foram cultivadas na presença somente de Al, o genótipo SMIF212-3 (tolerante ao Al) acumulou mais Al tanto em raízes quanto na parte aérea, comparado com o genótipo SMIJ319-7 (sensível ao Al). Tal comportamento se repetiu quando as plantas foram cultivadas na presença de Al + Si, exceto na concentração de 1,0 mM de Si + Al, onde o genótipo SMIF212-3 acumulou menos Al no sistema radicular que o genótipo sensível ao Al. Isso pode indicar que o genótipo tolerante ao Al possui um mecanismo interno de detoxificação do Al, já que o Al foi absorvido e se acumulou em maior quantidade nos tecidos desse genótipo, comparado com o genótipo sensível ao Al.

### **Parâmetros morfológicos do sistema radicular**

Como o ápice da raiz é uma das regiões mais sensíveis aos efeitos tóxicos do Al em plantas (KOLLMEIER et al., 2000), neste trabalho foram avaliados parâmetros morfológicos das raízes de plantas de batata expostas ao Al e/ou Si.

O Si não afetou de forma significativa o comprimento de raízes (Figura 2A), o número de pontas de raízes (Figura 2B) e a área de superfície de raízes (Figura 2C) no genótipo sensível ao Al (SMIJ319-7), enquanto no genótipo tolerante (SMIF212-3) houve redução nestes parâmetros somente na concentração de 0,5 mM de Si. HEINE et al. (2005), relatou que a maior parte do Si absorvido pelas raízes constitui a parede celular. Assim, de acordo com FLECK et al. (2010), a lignificação e suberização são ampliadas. Isso pode explicar a redução no crescimento radicular, uma consequência de alterações mecânicas que afetam a expansão celular (HATTORI et al., 2003).

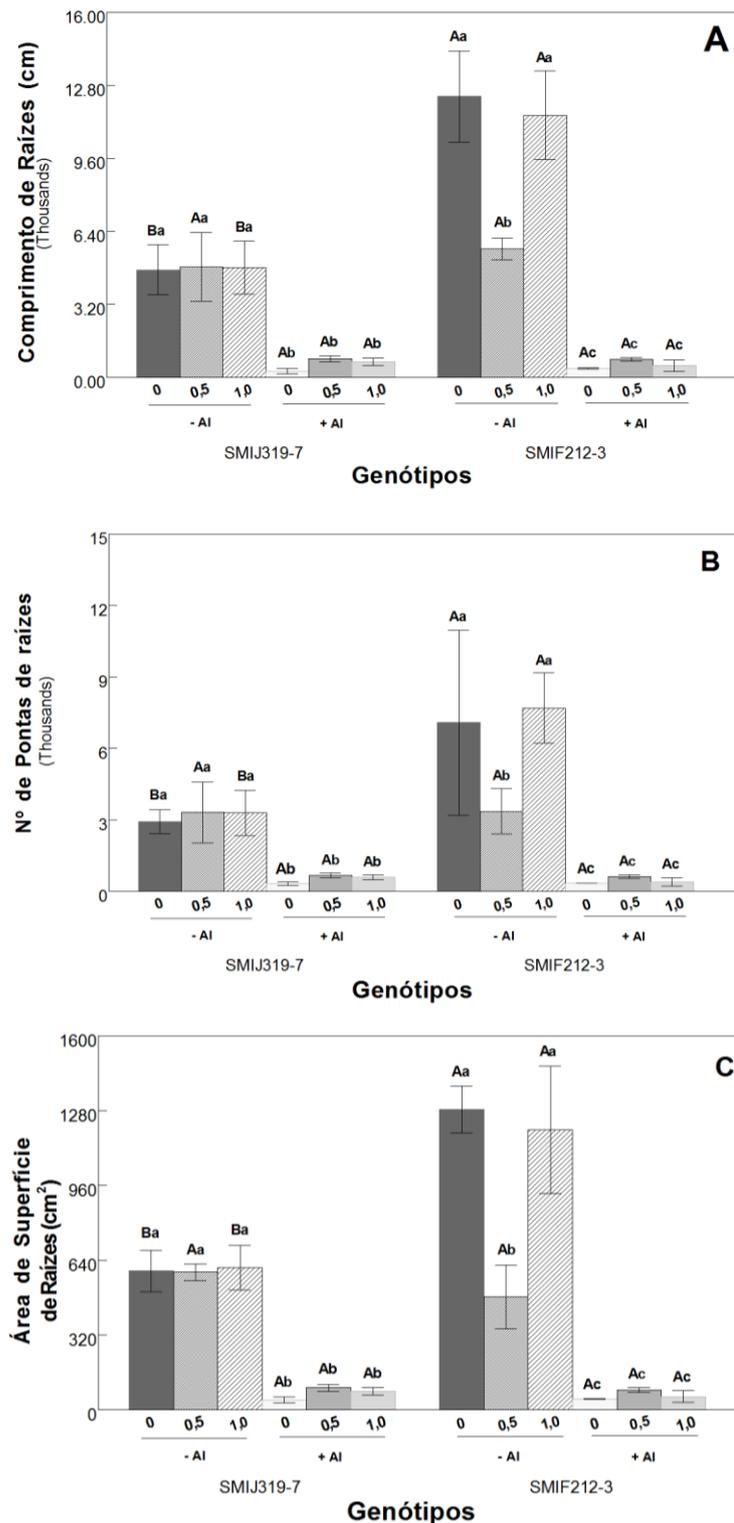


Figura 2 – Efeito de concentrações de silício (0; 0,5 e 1,0 mM) sobre o comprimento de raízes (cm) (A), número de pontas de raízes (B) e área de superfície radicular (C) em dois genótipos de batata, SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al) cultivados na presença (+Al; 50 mg L<sup>-1</sup>) ou ausência de Al (-Al). Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa entre genótipos dentro do mesmo tratamento. Letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa entre os tratamentos dentro do genótipo.

Na presença de Al, houve redução significativa no comprimento de raízes, no número de pontas de raízes e na área de superfície de raízes de ambos os genótipos de batata. HORST et al. (1999) mostraram que o Al causa alterações na organização de microtúbulos e microfilamentos de actina. Além disso, o Al se liga fortemente às cargas negativas em grupos carboxílicos da parede celular de células corticais e epidérmicas da raiz (DELHAIZE et al., 1993), produzindo um gradiente de potencial elétrico e como consequência alterando a ligação e distribuição de íons no apoplasto (KINRAIDE, 1993), influenciando diretamente o crescimento desse órgão. A ligação do Al à parede celular pode ocasionar também uma alteração nas propriedades físicas da parede celular, ocasionando mudanças na extensibilidade e permeabilidade (BLAMEY et al., 1993; PRITCHARD, 1994).

Esta inibição promovida pelo Al no crescimento de raízes também pode estar relacionada com a interferência do Al na polaridade da membrana e sua ação na inibição de ATPases de membrana em células da raiz (AHN et al., 2001). TABALDI et al. (2009) também relataram inibição no crescimento de raízes de plantas de batata. Além disso, o Si não amenizou os efeitos tóxicos do Al sobre esses parâmetros, mesmo ocorrendo menor acúmulo de Al na maior concentração de Si no genótipo tolerante ao Al. Apesar disso, os parâmetros apresentados na figura 2 mostraram uma certa tendência de que o Si possa reduzir os danos causados pelo Al. Possivelmente, o tempo de exposição das plantas aos diferentes tratamentos não tenha sido suficiente para que o Si amenizasse os efeitos tóxicos do Al.

No tratamento controle, o genótipo SMIF212-3 apresentou maior comprimento de raízes, maior número de pontas de raízes e maior área de superfície de raízes do que o SMIJ319-7, mostrando suas diferenças genotípicas em relação a este parâmetro.

Para o diâmetro de raízes (Tabela 1), não houve diferença significativa entre os tratamentos em ambos os genótipos de batata. Além disso, não houve diferença significativa entre os genótipos para este parâmetro. Dessa forma, podemos observar que nas condições experimentais utilizadas neste trabalho, o Al ocasionou redução na alongação da raiz (Figura 2A), mas não interferiu no diâmetro dessas raízes (Tabela 1).

A presença de 1,0 mM de Si no meio de crescimento promoveu um incremento no volume de raízes (Tabela 1) somente no genótipo SMIF212-3 (tolerante ao Al), comparado com o controle. Isso permitiria a planta maior área de

absorção de água e nutrientes, evidenciando um efeito benéfico do Si para este parâmetro. Por outro lado, a presença de Al no meio de crescimento ocasionou uma redução no volume de raízes em ambos os genótipos de batata. Além disso, o Si não amenizou os efeitos tóxicos do Al sobre o volume de raízes.

Tabela 1 – Efeito de concentrações de silício (0; 0,5 e 1,0 mM) sobre o diâmetro de raízes, volume de raízes e número de ramificações de raízes em dois genótipos de batata, SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al) cultivados na presença (+Al; 50 mg L<sup>-1</sup>) ou ausência de Al (-Al).\*

<b>Genótipo</b>	<b>Tratamentos</b>	<b>Diâmetro de raízes (mm)</b>	<b>Volume de raízes (cm<sup>3</sup>)</b>	<b>Ramificações de raízes</b>
SMIJ319-7	Controle	0,343 ± 0,032 Aa	4,51 ± 1,84 Aa	8962 ± 3947 Ba
	0,5 Si	0,340 ± 0,016 Aa	4,31 ± 0,99 Aa	9926 ± 2131 Aa
	1,0 Si	0,340 ± 0,036 Aa	4,56 ± 1,96 Ba	13026 ± 1747 Ba
	Al	0,370 ± 0,001 Aa	0,41 ± 0,12 Ab	456 ± 67 Ac
	0,5 Si + Al	0,360 ± 0,017 Aa	0,88 ± 0,11 Ab	1158 ± 12 Ab
	1,0 Si + Al	0,363 ± 0,005 Aa	0,74 ± 0,15 Ab	1346 ± 35 Ab
SMIF212-3	Controle	0,326 ± 0,01 Aa	6,06 ± 0,52 Ab	23653 ± 16643 Aa
	0,5 Si	0,320 ± 0,02 Aa	3,89 ± 1,16 Ac	9745 ± 3125 Ab
	1,0 Si	0,333 ± 0,03 Aa	11,6 ± 1,33 Aa	24616 ± 5733 Aa
	Al	0,366 ± 0,01 Aa	0,42 ± 0,005Ad	576 ± 19 Ad
	0,5 Si + Al	0,336 ± 0,01 Aa	0,72 ± 0,11 Ad	1291 ± 94 Ac
	1,0 Si + Al	0,353 ± 0,01 Aa	0,58 ± 0,16 Ad	455 ± 87 Ad

\*Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa entre genótipos dentro do mesmo tratamento. Letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa entre os tratamentos dentro do genótipo.

A presença de Si (0,5 mM) na ausência do fator estressante (Al) promoveu uma redução no número de ramificações de raízes somente no genótipo SMIF212-3, comparado ao controle (Tabela 1). Além disso, a presença de Al no meio de crescimento promoveu uma redução no número de ramificações de raízes, comparado com o controle, em ambos os genótipos de batata. Por outro lado, o Si (0,5 e 1,0 mM no genótipo sensível ao Al e 0,5 mM no genótipo tolerante ao Al) amenizou de forma significativa os efeitos tóxicos do Al sobre esse parâmetro quando comparado com o tratamento com apenas Al. No comparativo entre os genótipos, o SMIF212-3 apresentou maior número de ramificações do que o genótipo SMIJ319-7 no tratamento controle e na maior concentração de Si (1,0 mM) sem Al.

## Crescimento da parte aérea

De uma forma geral, o Si mostrou-se benéfico para ambos os genótipos (Figura 3) para número de folhas, área foliar e número de estolões. O número de folhas no genótipo SMIJ319-7 (sensível ao Al) foi maior no tratamento contendo apenas 1,0 mM de Si. Porém o número de folhas (Figura 3A) foi drasticamente reduzido, em ambos os genótipos, nos tratamentos com Al. O Al transportado de raízes para parte aérea (Figura 1) pode estar influenciando negativamente a formação e o crescimento desses órgãos, o que pode desencadear menor taxa fotossintética e menor produção de biomassa nessas plantas. SALVADOR et al. (2000) também relatou menor crescimento de parte aérea e redução no número de folhas em plantas de goiaba expostas ao Al.

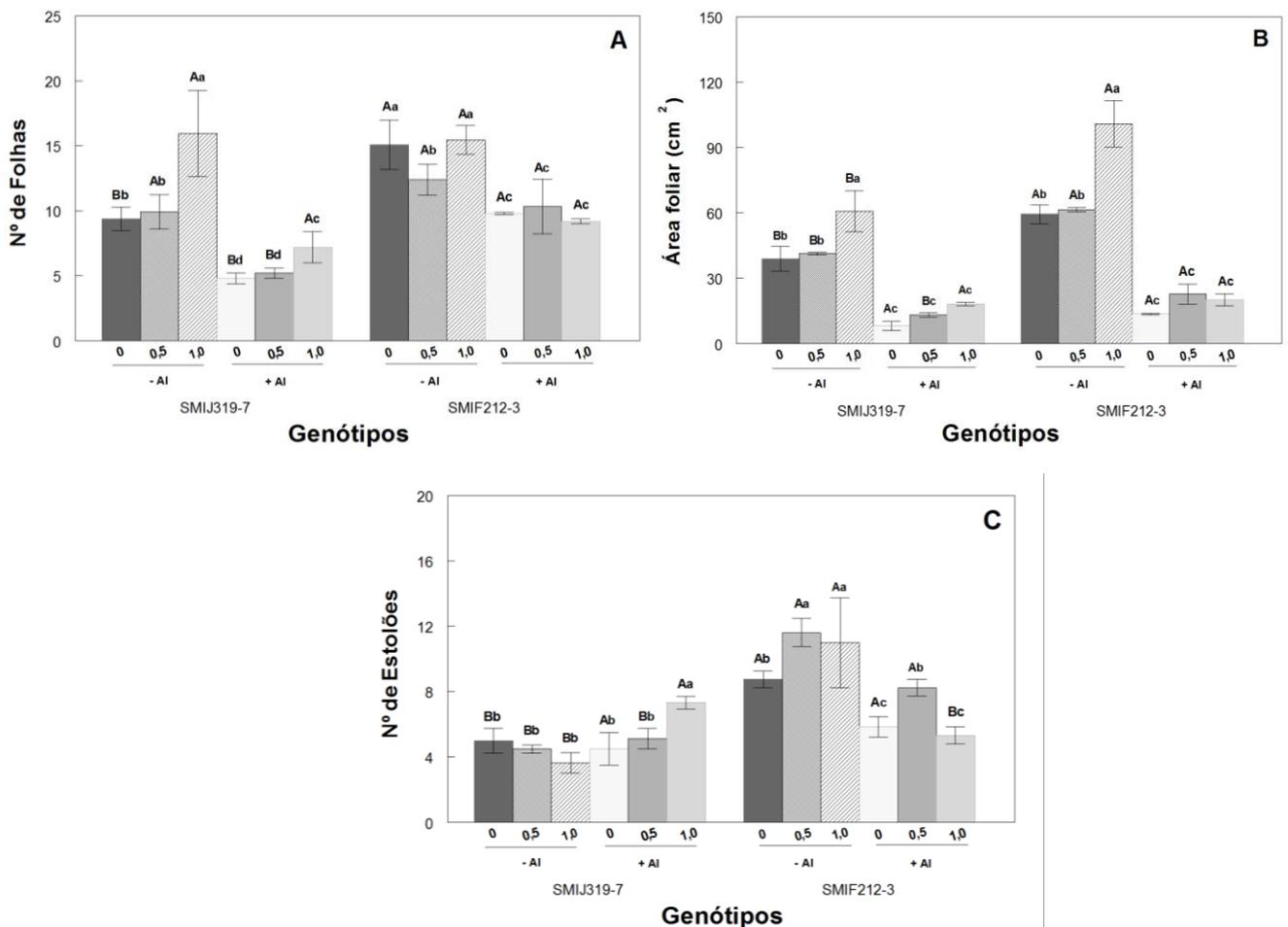


Figura 3 – Efeito de concentrações de silício (0; 0,5 e 1,0 mM) sobre o número de folhas (A), área foliar (B) e número de estolões (C) em dois genótipos de batata, SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al) cultivados na presença (+Al; 50 mg L<sup>-1</sup>) ou ausência de Al (-Al). Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa entre genótipos dentro do mesmo tratamento. Letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa entre os tratamentos dentro do genótipo.

Para o SMIJ319-7, foi observado um aumento significativo no número de folhas na maior concentração de Si + Al, comparado com o tratamento contendo apenas Al. Nesse caso, o Si amenizou de forma significativa os efeitos tóxicos do Al sobre esse parâmetro (Figura 3A). No entanto, o número de folhas nesse tratamento ainda é inferior ao número de folhas das plantas controle em ambos os genótipos. Já no SMIF212-3 (tolerante ao Al), houve redução no número de folhas no tratamento com 0,5 mM de Si e em todos os tratamentos onde as plantas foram expostas a 50 mg L<sup>-1</sup> de Al com ou sem Si. Porém o SMIF212-3 apresentou maior número de folhas que o SMJ319-7 nos tratamentos com Al, evidenciando sua tolerância ao Al. KORNDORFER; LEPSCH (2011) e EPSTEIN (1994) relatam que o Si apresenta efeitos benéficos no crescimento de diversas culturas devido a deposição deste junto à cutícula das folhas, conferindo proteção às plantas e amenizando os efeitos de estresses de natureza biótica e abiótica.

Para área foliar (Figura 3B), a concentração de 1,0 mM de Si induziu um aumento significativo neste parâmetro para ambos os genótipos, indicando que o Si apresentou efeitos benéficos para área foliar em plantas de batata. Esse incremento na área foliar promovido pelo Si pode resultar em maior interceptação da radiação solar, e conseqüentemente maior acúmulo de biomassa nessas plantas. Por outro lado, quando as plantas de ambos os genótipos foram expostas a 50 mg L<sup>-1</sup> de Al houve redução na área foliar e o Si não amenizou de forma significativa os efeitos tóxicos do Al sobre esse parâmetro. Sendo assim, ao causar efeito negativo sobre a área foliar, o Al pode ocasionar redução na fotossíntese e no acúmulo de biomassa.

O número de estolões (Fig. 3C), em geral, foi maior no genótipo SMIF212-3, comparado com o genótipo SMIJ319-7. No genótipo sensível ao Al (SMIJ319-7), o Si, na concentração de 1,0 mM na presença de Al, induziu um aumento no número de estolões, comparado com as plantas controle e com as plantas expostas somente ao Al. Por outro lado, no genótipo tolerante ao Al (SMIF212-3), houve um aumento significativo no número de estolões nos tratamentos com 0,5 e 1,0 mM de Si. No entanto, a presença de 50 mg L<sup>-1</sup> de Al ocasionou uma redução significativa no número de estolões no SMIF212-3, exceto no tratamento com 0,5 mM de Si com Al, o qual foi estatisticamente igual ao controle. Este dado indica que é possível o Si interferir positivamente no desempenho de produção deste genótipo, mesmo em condições de estresse por Al.

O genótipo SMIF212-3 apresentou maior número de folhas, maior área foliar e maior número de estolões no tratamento controle em comparação com o genótipo SMIJ319-7. Além disso, na presença de Si no meio de crescimento esse mesmo genótipo apresentou maior área foliar e maior número de estolões, tanto na ausência quanto na presença de Al no meio de crescimento. Isso mostra uma possível característica de tolerância do SMIF212-3 em relação ao SMIJ319-7. GOMES et al. (2008) também relataram um aumento no número de folhas em plantas de batata cultivadas com Si.

### **Biomassa seca de raízes e parte aérea**

Em ambos os genótipos foi observado um aumento da biomassa seca da parte aérea quando as plantas de batata foram expostas a 1,0 mM Si (Figura 4A). A mesma resposta foi observada nas raízes do genótipo tolerante ao Al (SMIF212-3) (Figura 4B). O efeito benéfico de Si na folha pode ser atribuído, pelo menos em parte, às variações anatômicas imposta pela deposição de sílica nas paredes celulares das células epidérmicas que por sua vez mantém as folhas eretas e melhora a interceptação de luz por estes tecidos, estimulando a fotossíntese e com isso promovendo um maior acúmulo de biomassa (MA; TAKAHASHI, 2002; SÁVIO et al., 2011). Em tomate, AL-AGHABARAY et al. (2004) relataram que devido a sua natureza hidrofílica, o Si poderia ajudar a manter a água dentro dos tecidos foliares pois é depositado como cristais nas células epidérmicas evitando assim a perda de água através da cutícula. Segundo GOTTARDI et al. (2012), o maior teor de água nas folhas de plantas expostas ao Si juntamente com o aumento da biomassa poderia contribuir para a diluição dos sais na folha permitindo maior acúmulo de nutrientes.

O aumento da biomassa seca radicular em plantas expostas ao Si pode estar relacionado ao fato que o Si melhora a absorção mineral das plantas, aumentando a disponibilidade de alguns nutrientes (PAVLOVIC et al., 2013), ocasionando com isso um aumento em produção de biomassa (LEE et al., 2010). Além disso, HOSSAIN et al. (2002) sugeriram que a promoção do crescimento induzida por Si foi devido a um aumento da extensibilidade da parede celular.

A exposição ao Al ocasionou uma redução na biomassa seca da parte aérea e das raízes em ambos os genótipos, comparado com o controle (Figura 4). No entanto, a adição de Si não se mostrou eficaz na amenização dos efeitos tóxicos do Al para estes parâmetros, pois o acúmulo de biomassa na parte aérea e raízes nas plantas expostas ao Al com a adição de Si foram estatisticamente iguais ao tratamento com apenas Al em ambos os genótipos.

A redução na biomassa seca da parte aérea possivelmente pode estar relacionada com a limitação da absorção de nutrientes como Ca e Mg causada pelo Al, como sugerido por MERINO-GERGICHEVICH et al. (2010). A exposição ao Al pode ter promovido uma desintegração dos tecidos da epiderme e de porções externas do córtex nos ápices das raízes, promovendo uma redução da absorção de água e nutrientes (MIGUEL et al., 2010). Por consequência da inibição do crescimento das raízes, a parte aérea acaba tendo seu crescimento afetado, havendo também redução em sua biomassa seca.

Os dados de biomassa corroboram com os dados dos parâmetros morfológicos do sistema radicular (Figura 2) e de crescimento da parte aérea (Figura 3), onde a presença de Al promoveu uma redução significativa nesses parâmetros em ambos os genótipos de batata. AQUINO et al. (2013) observaram redução na produção de biomassa em amendoim, a medida que as doses de Al eram aumentadas, tanto na parte aérea quanto em raízes. Além disso, SANTOS et al. (2010), observaram redução no acúmulo de biomassa seca de folhas de rúcula em doses crescentes de alumínio.

No comparativo entre os genótipos, o SMIF212-3 (tolerante ao Al) apresentou maior massa seca de parte aérea (Figura 4A) e de raízes (Figura 4B) nos tratamentos controle, e com 0,5 e 1,0 mM de Si na ausência de Al, comparado com o genótipo SMIJ319-7 (sensível ao Al).

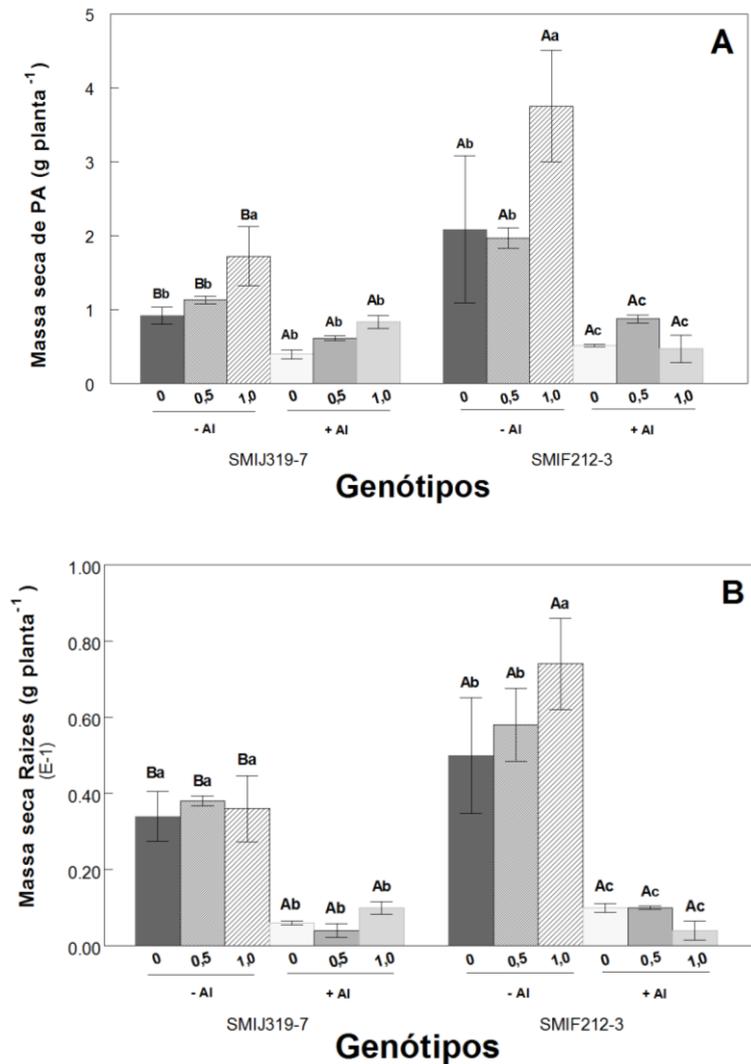


Figura 4 – Efeito de concentrações de silício (0; 0,5 e 1,0 mM) sobre a massa seca de parte aérea (A) e massa seca de raízes (B) em dois genótipos de batata, SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al) cultivados na presença (+Al; 50mg L<sup>-1</sup>) ou ausência de Al (-Al). Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa entre genótipos dentro do mesmo tratamento. Letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa entre os tratamentos dentro do genótipo.

## CONCLUSÃO

O Si reduziu o acúmulo de Al na parte aérea (0,5 mM) em ambos os genótipos e na raiz (1,0 mM) no genótipo tolerante ao Al, o que garante que uma quantidade menor de Al estará livre para causar danos nestes tecidos. Além disso, o Si se mostrou benéfico para número de folhas no genótipo SMIJ319-7, área foliar e biomassa seca de parte aérea em ambos os genótipos, e amenizou os efeitos tóxicos do Al sob o número de ramificações de raízes, número de folhas e número de estolões em ambos os genótipos.

Para muitos dos parâmetros utilizados neste trabalho, o Si apresentou apenas tendência em amenizar os efeitos tóxicos do Al, porém isto serve de subsídio para mais investigações a respeito dos efeitos do Si em experimentos de maior duração. Nota-se também uma diferença entre os genótipos em relação a exposição ao Si. Isto pode influenciar nos resultados dos tratamentos em que o Si foi administrado junto ao Al.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AHN, J.S. et al. Aluminum Inhibits the H<sup>+</sup>-ATPase activity by permanently altering the plasma membrane surface potentials in squash roots. **Plant Physiology**, v.126, n.28, p.1381–1390, 2001.

AL-AGHABARAY, K.; ZHU, Z.; SHI, Q. Influence of silicon supply on chlorophyll content, chlorophyll fluorescence, and antioxidative enzyme activities in tomato plants under salt stress. **Journal of Plant Nutrition**, v.12, n.3, p.2101-2115, 2004.

ALMEIDA, M.M.B. et al. Determinação de nutrientes minerais em plantas medicinais. **Ciências Tecnologia Alimentos**, v.22, n.1, p.94-97, 2002.

AQUINO, E. L. et al. Plantas de amendoim (*Arachis hypogaeae* L.) submetidas à diferentes doses de alumínio em solução nutritiva. **Enciclopédia biosfera, Centro científico conhecer** - Goiânia, v.9, n.16, p. 1714- 1720, 2013.

BAYLIS, A.D. et al. Effects of silicon on the toxicity of aluminum to soybean. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v.25, n.11, p.537-546, 1994.

BARCELÓ, J.; GUEVARA, P.; POSCHENRIEDER, C.H. Silicon amelioration of aluminium toxicity in teosinte (*Zea mays* L. sp. *mexicana*). **Plant and Soil**, v.17, n.154, p.249-255, 1993.

BIRCH, P.R.J. et al. Crops that feed the world 8: Potato: are the trends of increased global production sustainable? **Food Security Journal**, v.30, n.4, p.477–508, 2012.

BIRCHALL, J.D. et al. Acute toxicity of aluminum to fish eliminated in silicon-rich acid water. **Nature**, v.338, n.55, p.146-148, 1989.

BLAMEY, F.P.C. et al. Factors affecting aluminum sorption by calcium pectate. **Plant Soil**, v.149, p.87–94, 1993.

CAMARGO, M.S.; KORNDÖRFER, G.H.; WYLER, P. Silicate fertilization of sugarcane cultivated in tropical soils. **Field Crops Research**, v.89, n.167, p.64–75, 2014.

COCKER, K.M.; EVANS, D.E.; HODSON, M.J. The amelioration of aluminium toxicity by silicon in wheat (*Triticum aestivum* L.): malate exudation as evidence for an *in planta* mechanism. **Planta**, v.18, n.204, p.318-323, 1998.

CORRALES, I.; POSCHENRIEDER, C.; BARCELÓ, J. Influence of silicon pretreatment on aluminium toxicity in maize roots. **Plant Soil**, v.190, p.203–209, 1997.

CORRALES, I.; POSCHENRIEDER, C.; BARCELÓ, J. Boron-induced amelioration of aluminum toxicity in a monocot and a dicot species. **Journal Plant Physiology**, v.165, p.504-513, 2008.

DELHAIZE, E. et al. Aluminum tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). I. Uptake and distribution of aluminum in root apices. **Plant Physiology**, v.103, p.685–693, 1993.

DESA, Department of Economic and Social Affairs. World Population Prospects The 2012 Revision, **United Nations New York**, v.1, n.1, 2013.

EPSTEIN, E. The anomaly of silicon in plant biology. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v.91, n.1, p.11-17, 1994.

EXLEY, C. A biogeochemical cycle for aluminium? **Journal of Inorganic Biochemistry**, v.97, p.1-7, 2003.

EXLEY, C. The coordination chemistry of aluminium in neurodegenerative disease. **Coordination Chemistry Reviews**, v.256, n.77, p.2142-2146, 2012.

EXLEY, C.; PINNEGAR, J.K.; TAYLOR, H. Hydroxyaluminosilicates and acute aluminum toxicity in fish. **Journal of Theoretical Biology**, v.189, n.72, p.133-139, 1997.

FAO. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Land Resources. <http://www.fao.org/nr/land/databasesinformationsystems/en/>. 2012.

FARIAS, J.G. **Caracterização bioquímico-fisiológica de genótipos de batata (*Solanum tuberosum*) cultivados em solos com acúmulo de cobre**. Dissertação (Mestrado), Programa de Pós-Graduação em Agrobiologia, Universidade Federal de Santa Maria, 2012. 118p.

FERREIRA, D.F. SISVAR: um programa para análises estatísticas e ensino de estatística. **Revista Symposium**, v.6, n.2, p.36-41, 2008.

FLECK, A.T. et al. Silicon enhances suberization and lignification in roots of rice (*Oryza sativa*). **Journal of Experimental Botany**. v.35, n.3, p.939-948, 2010.

FOY, C.D. Physiological effects of hydrogen, aluminum, and manganese toxicities in acid soil. In: ADAMS, F. (ed.). Soil Acidity and Liming. **American Society of Agronomy**, v.23, n.15, p.57-97, 1984.

GHNAYA, T. et al. Implication of organic acids in the long-distance transport and the accumulation of lead in *Sesuvium portulacastrum* and *Brassica juncea*. **Chemosphere**, v.90, n.23, p.1449-1454, 2013.

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.39, n.67, p.487–494, 2010.

GOMES, F.B. et al. Uso de silício como indutor de resistência em batata a *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae). **Neotropical Entomology**, v.37, n.2, p.185-190, 2008.

GONÇALVES, J.F. et al. Cadmium-induced oxidative stress in two potato cultivars. **Biometals**, v.22, p.779-792, 2009.

GOODWIN, S.B.; SUTTER, T.R. Microarray analysis of Arabidopsis genome response to aluminum stress. **Biologia Plantarum**, v.53, n.39, p.85–99, 2009.

GOTTARDI, S. et al. Beneficial effects of silicon on hydroponically grown corn salad (*Valerianella locusta* (L.) Laterr) plants. **Plant Physiology and Biochemistry**. v.56, p.14-23, 2012.

GU, H.H. et al. Mitigation effects of silicon rich amendments on heavy metal accumulation in rice (*Oryza sativa* L.) planted on multi-metal contaminated acidic soil. **Journal Chemosphere**, v.83, n.26, p.1234–1240, 2011.

HATTORI, T. et al. Silicon-induced changes in viscoelastic properties of sorghum root cell walls. **Plant Cell Physiology**, v. 44, n. 10, p.743-749, 2003.

HEINE, G.; TIKUM, G.; HORST, W.J. Silicon nutrition of tomato and bitter melon with special emphasis on silicon distribution in root fractions. **Journal Plant Nutrition Soil Science**., v.168, n. 68, p.600-606, 2005.

HORST, W.J.; MARSCHNER, H. Effect of silicon on manganese tolerance of bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.). **Plant and Soil**, v.50, n.1-3, p.287-303, 1978.

HORST, W.J. et al. Does aluminium inhibit root growth of maize through interaction with the cell wall-plasma membrane-cytoskeleton continuum? **Plant Soil**, v.215, p.163–174, 1999.

HOSSAIN, M.T. et al. Growth promotion and increase in cell wall extensibility by silicon in rice and some Poaceae seedlings. **Journal Plant Research**, v.115, p.23–27, 2002.

JEFFERIES, R.A. Responses of potato genotypes to drought. Expansion of individual leaves and osmotic adjustment. **Annals of Applied Biology**, v.122, n.13, p.93–104, 2003.

JONES, D.L.; KOCHIAN, L.V. Aluminum interaction with plasma membrane lipids and enzyme metal binding sites and its potential role in Al cytotoxicity. **FEBS letters**, v.400, n.1, p.51–57, 1997.

KIDD, P.S. et al. The role of root exudates in aluminium resistance and silicon-induced amelioration of aluminium toxicity in three varieties of maize (*Zea mays* L.). **Journal of Experimental Botany**, v.52, n.359, p.1339-1352, 2001.

KINRAIDE, T.B. Aluminum enhancement of plant growth in acid rooting media: a case of reciprocal alleviation of toxicity by two toxic cations. **Physiology Plant.**, v.88, p.619–625, 1993.

KOCHIAN, L.V. Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants. **Annual Review of Plant Biology**, v.46, p.237-260, 1995.

KOLLMEIER, M.; FELLE, H.H.; HORST, W.J. Genotypical differences in aluminum resistance of maize are expressed in the distal part of the transition zone. Is reduced basipetal auxin flow involved in inhibition of root elongation by Aluminum? **Plant Physiology**, v.122, p.945–956, 2000.

KORNDÖRFER, G.H.; LEPSCH, I. Effect of silicon on plant growth and crop yield. In: DATNOFF, L.E.; SNYDER, G.H.; KORNDORFER, G.H. (eds). Silicon in agriculture. **Studies in Plant Science**, v.5, n.2, p.133–147, 2011.

LEE, S.K. et al. Effect of silicon on growth and salinity stress of soybean plant grown under hydroponic system. **Agroforest Systems**, v.80, p.333–340, 2010.

LI, S. et al. Demonstrating a link between nutrient use and water management to improve crop yields and nutrient use efficiency in arid Northwest China. **Better Crops with Plant Food**, v.95, n.50, p.20–22, 2011.

LIANG, Y.C. et al. Silicon-mediated enhancement of cadmium tolerance in maize (*Zea mays* L.) grown in cadmium contaminated soil. **Chemosphere**, v.45, n.58, p.475-483, 2005.

LUX, A. et al. Silicification in sorghum (*Sorghum bicolor*) cultivars with different drought tolerance. **Physiologia Plantarum**, v.115, n.89, p.87-92, 2002.

MA, B. et al. Aluminum-induced oxidative stress and changes in antioxidant defenses in the roots of rice varieties differing in Al tolerance. **Plant Cell Reports**, v.31, n.16, p.687-696, 2012.

MA, J.F.; ZHENG, S.J.; MATSUMOTO, H. Detoxifying aluminium with buckwheat. **Nature**, v.81, n.390, p.569-570, 1997.

MA, J.F.; TAKAHASHI, E., Soil, Fertilizer, and Plant Silicon Research in Japan, Elsevier Science, Amsterdam, 2002.

MAKSIMOVIC, J.D. et al. Silicon modulates the metabolism and utilization of phenolic compounds in cucumber (*Cucumis sativus* L.) grown at excess manganese. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, v.170, n.6, p.739–744, 2007.

MEENA, V.D. et al. A case for silicon fertilization to improve crop yields in tropical soils. **Proc. Natl. Acad. Sci., India, Sect. B Biol. Sci.**, v.84(3), p.505–518, 2014.

MIGUEL, P. S. B. et al. Efeitos tóxicos do alumínio no crescimento das plantas mecanismos de tolerância, sintomas, efeitos fisiológicos, bioquímicos e controles genéticos. **Centro de Ensino Superior Revista**. v. 24, n.1, p. 200-210, 2010.

MURASHIGE, T., SKOOG, F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue culture. **Plant Physiology**, v.6, n.15, p.473-497, 1962.

NEUMANN, D.; NIEDEN, U.Z. Silicon and heavy metal tolerance of higher plants. **Phytochemistry**, v.56, n.56, p.685-692, 2001.

PAVLOVIC, J. et al. Silicon alleviates iron deficiency in cucumber by promoting mobilization of iron in the root apoplast. **New Phytology**, v.198, n.4, p.1096–1107, 2013.

PEREIRA, L.B. et al. Aluminum-induced oxidative stress in cucumber. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.48, n.44, p.683-689, 2010.

POSCHENRIEDER, C. et al. A glance into aluminum toxicity and resistance in plants. **Science of the Total Environment**, v.400, n.1, p.356–368, 2008.

PRITCHARD, J. The control of cell expansion in roots. **New Phytology**, v.127, p.3–26, 1994.

ROSSATO, L. V. **Respostas fisiológicas e bioquímicas ao estresse de alumínio e fósforo em genótipos de batata (*Solanum tuberosum*)**. Tese de doutorado, Programa de Pós-Graduação em Agronomia, Universidade Federal de Santa Maria, p.151, 2014.

RYAN, P.R., DELHAIZE, E., JONES, D.J. Function and mechanism of organic anion exudation from plant roots. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.52, n.26, p.527-560, 2001.

SALVADOR, J. O. et al. Influência do alumínio no crescimento e na acumulação de nutrientes em mudas de goiabeira. **Revista Brasileira de Ciências do solo**. v. 24, n. 13, p.787-796, 2000.

SANTOS, C. A. C. dos. et al. Rúcula em Cultivo Hidropônico Submetida a Diferentes Concentrações de Alumínio. **Bioscience Journal**. v. 26, n. 6, p. 905- 912, 2010.

SÁVIO, F.L.; DA SILVA, G.C.; TEIXEIRA, I.R.; BORÉM, A. Produção de biomassa e conteúdo de silício em gramíneas forrageiras sob diferentes fontes de silicato. **Semina: Ciências Agrárias**, v.32, n.1, p.103-110, 2011.

SHI, X.H. et al. Effect of Si on the distribution of Cd in rice seedlings. **Plant and Soil**, v.272, n.1-2, p.53-60, 2005a.

SHI, Q.H. et al. Silicon mediated alleviation of Mn toxicity in *Cucumis sativus* in relation to activities of superoxide dismutase and ascorbate peroxidase. **Phytochemistry**, v.66, n.13, p.1551-1559, 2005b.

STREKOPYTOV, S.; EXLAHEY, C. The formation, preprecipitation and structural characterization of hydroxyaluminosilicates formed in the presence of fluoride and phosphate. **Polyhedron**, v.24, p. 1585-1592, 2005.

SWADDLE, T.W. Silicate complexes of aluminum (III) in aqueous systems. **Coordination Chemistry Reviews**, v.219, n.221, p.665-686, 2001.

TABALDI, L.A. et al. Physiological and oxidative stress responses of four potato clones to aluminum in nutrient solution. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.19, n.3, p.211–222, 2007.

TABALDI, L.A. et al. Oxidative stress is an early symptom triggered by aluminum in Al-sensitive potato plantlets. **Chemosphere**, v.76, n.85, p.1402–1409, 2009.

TOPBJERG, H.B. et al. Physiological factors affecting intrinsic water use efficiency of potato clones within a dihaploid mapping population under well-watered and drought-stressed conditions. **Scientia Horticulturae**, v.178, n.38, p.61–69, 2014.

WESTERMANN, D.T.; DAVIS, J.R. Potato nutritional management changes and challenges into the next century. **American Potato Journal**, v.69, n.23, p.753-767, 1992.

WILLIAMS, D.E.; VLAMIS, J. The effect of silicon on yield and manganese- 54 uptake and distribution in the leaves of barley plants grown in culture solutions. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.32, n.5, p.404-409, 1957b.

**MANUSCRITO III**

**SILÍCIO COMO AMENIZADOR DA TOXIDEZ DE ALUMÍNIO EM  
GENÓTIPOS DE BATATA (*Solanum tuberosum* L.)**

## SILÍCIO COMO AMENIZADOR DA TOXIDAZ DE ALUMÍNIO EM GENÓTIPOS DE BATATA (*Solanum tuberosum* L.)

### Resumo

O silício (Si) e o alumínio (Al) estão entre os três elementos mais abundantes na crosta terrestre. O Al é altamente citotóxico aos vegetais e animais, enquanto o Si é um elemento benéfico e já se mostrou eficaz na redução da peroxidação dos lipídios de membrana em algumas espécies vegetais via estimulação de antioxidantes enzimáticos e não enzimáticos. Assim, o objetivo deste estudo foi investigar o potencial do Si em amenizar o estresse causado pelo Al em genótipos de batata e se esse comportamento é diferenciado entre genótipos com distinta sensibilidade ao Al, SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SIMF212-3 (tolerante ao Al). Plantas de batata foram cultivadas por quatorze dias em solução nutritiva (sem fósforo e pH 4,5±0,1) expostas a combinações de duas concentrações de Al (0 e 50 mg L<sup>-1</sup> e três concentrações de Si (0; 0,5 e 1,0 mM). Após este período, folhas e raízes de plantas dos dois genótipos foram coletadas para determinação do crescimento de raízes e parte aérea, conteúdo de pigmentos, parâmetros fotossintéticos, atividade das enzimas superóxido dismutase (SOD) e guaiacol peroxidase (POD), e peroxidação lipídica. O Al promoveu uma inibição do crescimento tanto da parte aérea quanto de raízes, redução nas taxas fotossintéticas, condutância estomática e taxa de transpiração, aumento da concentração de MDA em raízes e redução da atividade da enzima SOD em ambos os genótipos de batata. Por outro lado, o Si promoveu um aumento no crescimento da parte aérea e no conteúdo de clorofila *b*, uma redução na peroxidação de lipídios de membrana na parte aérea e uma maior eficiência de uso da água (EUA) no genótipo sensível ao Al (SMIJ319-7). De modo geral, o Si amenizou os danos ocasionados pelo Al sob o crescimento de raízes no genótipo tolerante, sob os danos em lipídios de membrana em raízes e parte aérea e promoveu aumento da atividade de enzimas antioxidantes em ambos os genótipos de batata. No comparativo entre os genótipos, no tratamento controle, sem Al ou Si, o genótipo tolerante ao Al apresentou maior concentração de clorofila *a* e menor peroxidação de lipídios de membrana, tanto em raízes quanto em parte aérea, comparado com o genótipo sensível ao Al. Além disso, nenhum dos tratamentos afetou o conteúdo de clorofilas totais e carotenóides nesse genótipo. Por outro lado, o genótipo sensível

apresentou menor concentração interna de CO<sub>2</sub> e taxa de transpiração na presença de 0,5 mM de Si sem Al e maior EUA, além de apresentar maior taxa de transpiração nas plantas controle, comparado com o genótipo tolerante. Esses dados indicam que a aplicação de Si pode efetivamente aumentar a capacidade de defesa das plantas de batata contra o estresse oxidativo induzido pela toxicidade de Al nesses genótipos de batata. Além disso, o genótipo tolerante ao Al parece ser mais responsivo ao Si que o sensível.

**Palavras-chave:** Estresse oxidativo. Toxicidade de Al. Atividade enzimática.

## **SILICON AS ALLEVIATOR OF ALUMINUM TOXICITY IN POTATO GENOTYPES (*Solanum tuberosum* L.)**

### **Abstract**

Silicon (Si) and aluminum (Al) are among the three most abundant elements in the earth's crust. Al is highly cytotoxic to plants and animals, while Si is a beneficial element, and has proved effective in reducing the peroxidation of membrane lipids in some plant species via stimulation of enzymatic and non-enzymatic antioxidants. The aim of this study was to investigate the potential of Si mitigate stress caused by Al in potato genotypes and if this behavior is different between genotypes with different sensitivity to Al, SMIJ319-7 (Al-sensitive) and SIMF212-3 (Al-tolerant). Potato plants were cultivated for fourteen days in nutrient solution (without phosphorus and pH  $4.5 \pm 0.1$ ) exposed to combinations of two levels of Al (0 and 50 mg L<sup>-1</sup>) and three levels of Si (0, 0.5 and 1.0 mM). After this period, leaves and roots of both genotypes were collected to determine the root and shoot growth, pigment content, photosynthetic parameters, enzymatic activity of superoxide dismutase (SOD) and guaiacol peroxidase (POD)), and lipid peroxidation (MDA). Al promoted a growth inhibition of shoot and roots, reduction in photosynthetic rates, stomatal conductance and transpiration rate, reduction in MDA concentration in roots and of SOD enzyme activity in both potato genotypes. On the other hand, Si has promoted an increase in shoot growth and chlorophyll *b* content, reduction in lipid peroxidation in shoot and a higher water use efficiency (EUA) on the Al-sensitive genotype (SMIJ319-7). In general, the Si alleviated the damage caused by Al in root growth in the tolerant genotype, the damage to membrane lipids in root and shoot and increased activity of antioxidant enzymes in both potato genotypes. Comparing the genotypes in the control treatment without Al or Si, Al-tolerant genotype showed higher concentration of chlorophyll *a*, and less peroxidation of membrane lipids, both in roots as shoot, compared with Al-sensitive. Moreover, none of the treatments affected the content of total carotenoids and chlorophylls in this genotype. Al-sensitive genotype showed a lower internal CO<sub>2</sub> concentration and transpiration rates in the presence of 0.5 mM of Al and Si without higher EUA, besides higher transpiration rate in control plants compared with the tolerant genotype. These data indicate that the application of Si can effectively increase the defense capability of the potato plants against oxidative stress induced by Al toxicity in these potato genotypes. Furthermore, the Al-tolerant genotype appears to be more responsive to the Si-sensitive.

**Keywords:** Oxidative stress. Al toxicity. Enzyme activity.

## INTRODUÇÃO

O alumínio (Al) é o terceiro elemento mais abundante na crosta terrestre (EXLEY et al., 2002), e o metal mais abundante (GOODWIN; SUTTER, 2009), compondo cerca de 7,5% dos elementos na crosta terrestre (FOY, 1984). Apesar de sua abundância, o Al não apresenta essencialidade conhecida para o homem (EXLEY, 2012) e para os vegetais (LIANG et al., 2005). Na biologia, medicina e agricultura, o Al é reconhecido como sendo altamente citotóxico aos vegetais e animais (SAVORY et al., 1996). A toxicidade pode ter várias origens, mas a forte afinidade do Al por grupos fosfato em biomoléculas fosforiladas (AMP, ADP, ATP) fornece um provável mecanismo para explicar essa toxicidade (PERRY; KEELING-TUCKER, 1998). O Al também pode substituir metais que são cofatores essenciais (principalmente  $Mg^{2+}$ ) em proteínas, prejudicando o funcionamento das metaloproteínas alvo. Além disso, o Al pode ocasionar um incremento na produção de espécies reativas de oxigênio (EROs), pois tal elemento exibe uma significativa atividade pró-oxidante (MUJIKI et al., 2011), promovendo oxidações biológicas tanto *in vivo* quanto *in vitro* (KHAN et al., 2006). Vários trabalhos têm mostrado que íons de Al aumentam a produção de EROs e a peroxidação de lipídios de membrana (YAMAMOTO et al., 2001; DIPIERRO et al., 2005; HOSSAIN et al., 2005; JONES et al., 2006), especialmente em genótipos sensíveis ao Al (DARKÓ et al., 2004; TABALDI et al., 2009; GIANNAKOULA et al., 2010). As EROs são fortes agentes oxidantes que causam danos oxidativos às biomoléculas, tais como lipídios, proteínas, DNA e inativação enzimática, e podem levar à morte celular (GUNES et al., 2006). Para amenizar esta ação oxidativa, durante o processo evolutivo, foram selecionados mecanismos para remover as EROs via sistemas enzimáticos e não enzimáticos (MA et al., 2012). O sistema de defesa antioxidante enzimático nas células vegetais inclui a superóxido dismutase (SOD; EC 1.15.1.1), a catalase (CAT; EC 1.11.1.6), e a ascorbato peroxidase (APX; EC 1.11.1.11) entre outras, e os antioxidantes não enzimáticos como ascorbato (AsA), glutathiona (GSH), carotenóides e compostos fenólicos (GUNES et al., 2007). Porém estes sistemas antioxidantes podem ser inibidos pelo Al (GIANNAKOULA et al., 2010; CASTILHOS et al., 2011), efeito que força a planta procurar por alternativas que possam amenizar os efeitos do Al e ou estimular o sistema antioxidante em plantas.

Nesse sentido, o Si é um elemento benéfico para algumas plantas (LI et al., 2011; CAMARGO et al., 2014) e já se mostrou eficaz na redução da peroxidação dos lipídios de membrana via estimulação de antioxidantes enzimáticos e não enzimáticos (SHI et al., 2005), mostrando assim um potencial para ser utilizado na amenização do estresse causado por Al. Este potencial do Si se dá também pelo fato do mesmo possuir alta afinidade com diversos metais, por realizar uma coprecipitação de complexos Si-metal na parede celular (NEUMANN; NIEDEN, 2001). O Si também promove uma compartimentalização de metais ligados a ácidos orgânicos no vacúolo (NEUMANN; NIEDEN, 2001), além de uma distribuição mais homogênea de metais e formação de complexos Si-polifenóis nos tecidos (WILLIAMS; VLAMIS, 1957; HORST; MARSCHNER, 1978; SHI et al., 2005; MAKSIMOVIC et al., 2012).

A batata (*Solanum tuberosum* L.) é um dos principais alimentos para a humanidade, consumida por mais de um bilhão de pessoas em todo mundo, devido à sua composição, versatilidade gastronômica e tecnológica, assim como pelo baixo preço de comercialização dos tubérculos (COELHO et al., 1999). De acordo com Birch et al. (2012), a batata é a terceira cultura mais importante do mundo, atrás apenas do arroz e do trigo. A batata cultivada (*S. tuberosum* subsp. *tuberosum*) é muito sensível a estresses abióticos como seca, frio, salinidade e alta irradiação (LI; FENNEL, 1985). Além disso, alguns genótipos desta espécie são sensíveis ao Al, apresentando redução do sistema radicular e da parte aérea, peroxidação lipídica aumentada e inibição de algumas enzimas antioxidantes (TABALDI et al., 2009).

Assim, o objetivo deste estudo foi investigar o potencial do Si em amenizar o estresse causado pelo Al em genótipos de batata e se esse comportamento é diferenciado entre genótipos com distinta sensibilidade ao Al (SMIJ319-7, sensível ao Al, e SIMF212-3, tolerante ao Al), utilizando parâmetros fisiológicos e bioquímicos.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

Os ensaios foram desenvolvidos no Laboratório de Biotecnologia Vegetal, Laboratório de Bioquímica de Plantas e nas casas de vegetação pertencentes ao Departamento de Biologia da Universidade Federal de Santa Maria.

## Material vegetal e condições de crescimento

Dois genótipos de batata, SMIJ319-7 (sensível ao alumínio (Al)) e SIMF212-3 (tolerante ao Al) (ROSSATO, 2014), obtidos do Programa de Genética e Melhoramento da Batata, UFSM, Santa Maria, RS, foram propagados *in vitro* por 25 dias em meio de cultivo MS (MURASHIGE; SKOOG, 1962), suplementado com 30 g L<sup>-1</sup> de sacarose, 0,1 g L<sup>-1</sup> de mio inositol e 6 g L<sup>-1</sup> de ágar. Após esse período, as plantas foram transferidas para bandejas plásticas com capacidade de 17 L contendo solução nutritiva completa, onde foram fixadas por meio de esponjas em placas de poliestireno (isopor) contendo furos, objetivando a aclimatização. Cada bandeja suportou 30 plantas. As plantas foram expostas a uma solução nutritiva completa por três dias. A solução nutritiva teve a seguinte composição (em µM): 6090,5 de N; 974,3 de Mg; 4986,76 de Cl; 2679,2 de K; 2436,2 de Ca; 359,9 de S; 243,592 de P; 0,47 de Cu; 2,00 de Mn; 1,99 de Zn; 0,17 de Ni; 24,97 de B; 0,52 de Mo; 47,99 de Fe (FeSO<sub>4</sub>/Na-EDTA). Após este período de aclimação, as plantas foram cultivadas por quatorze dias em uma nova solução nutritiva (sem fósforo e pH 4,5±0,1) expostas a combinações de duas concentrações de Al (0 e 50 mg L<sup>-1</sup> (AlCl<sub>3</sub>)) e três doses de silício (Si) (0; 0,5 e 1,0 mM (Na<sub>2</sub>SiO<sub>3</sub>)). Os tratamentos foram dispostos em delineamento inteiramente casualizado, com três repetições por tratamento e quinze plantas por repetição, para cada genótipo. Com exceção do Al e do Si, as concentrações dos outros elementos minerais na solução nutritiva foram as mesmas para todos os tratamentos. A solução nutritiva com os tratamentos foi substituída a cada sete dias e o pH foi ajustado diariamente.

## Crescimento de raízes e parte aérea

Após quatorze dias de exposição aos diferentes tratamentos, folhas e raízes de plantas dos dois genótipos de batata foram coletadas para determinação do crescimento de raízes e parte aérea. Antes da aplicação dos tratamentos, o comprimento da raiz principal e da parte aérea foi medido, utilizando régua graduada em milímetros. Após isso, as plantas retornaram para a solução nutritiva, onde aplicou-se os tratamentos. No final do experimento, o comprimento da raiz principal e da parte aérea foi medido novamente. A avaliação do crescimento das plantas durante a exposição aos tratamentos foi realizada através da diferença entre o

comprimento final, tanto da parte aérea como da raiz, pelo comprimento inicial de ambos.

### **Parâmetros fotossintéticos**

Após o período de exposição aos tratamentos, foram realizadas as avaliações dos parâmetros fotossintéticos na quarta folha completamente expandida de duas plantas por repetição. As avaliações foram realizadas no período entre as 8 e 11h com a utilização do medidor portátil IRGA, marca LI-COR, modelo LI-6400XT. Foram determinadas a condutância estomática de vapores de água ( $G_s$  - mol  $H_2O$   $m^{-2}$   $s^{-1}$ ), a taxa fotossintética ( $A$  -  $\mu$ mol  $CO_2$   $m^{-2}$   $s^{-1}$ ), a concentração interna de  $CO_2$  ( $\mu$ mol  $m^{-2}$   $s^{-1}$ ), taxa transpiratória ( $tr$  - mmol  $H_2O$   $m^{-2}$   $s^{-1}$ ) e a eficiência do uso da água (EUA - mol  $CO_2$  mol  $H_2O^{-1}$ ) obtida pela relação entre quantidade de  $CO_2$  fixado pela fotossíntese e quantidade de água transpirada.

### **Parâmetros bioquímicos**

#### **Conteúdo de pigmentos (clorofilas *a*, *b* e carotenóides)**

Das mesmas folhas utilizadas para a determinação dos parâmetros fotossintéticos, foram retiradas amostras em forma de disco utilizando um furador de papel comum. Imediatamente, estas amostras foram colocadas em tubos de reação (eppendorff) e congeladas em nitrogênio líquido para serem analisadas posteriormente. As clorofilas *a* e *b* e os carotenóides foram extraídos segundo o método de Hiscox; Israelstan (1979) e estimados usando a equação de Lichtenthaler (1987). Amostras frescas de folhas (0,05 g) foram incubadas à 65°C com dimetilsulfóxido (DMSO), até que ocorrer a extração completa dos pigmentos. As absorbâncias da solução foram medidas em espectrofotômetro a 663, 645 e 470 nm para clorofila *a*, clorofila *b* e carotenóides, respectivamente.

### **Determinação da peroxidação lipídica**

A peroxidação lipídica foi estimada seguindo o método de El-Moshaty et al. (1993). Amostras de folhas (0,5 g) e raízes (1,5 g) maceradas em nitrogênio líquido foram homogeneizadas em 4 mL de 0,2 M de tampão citrato (pH 6,5) contendo 0,5% de Triton X-100. O homogeneizado foi centrifugado a 20.000 x g por 15 min a 4°C. Um mL do sobrenadante foi adicionado a 1 mL de ácido tricloroacético (TCA) 20% (w/v) contendo 0,5% (w/v) de ácido tiobarbitúrico (TBA). A mistura foi aquecida a 95°C por 40 min e então resfriada em banho de gelo por 15 min, sendo centrifugada a 10.000 x g por 15 minutos. A absorbância do sobrenadante foi lida a 532 e 600 nm (para corrigir a turbidez não específica). A peroxidação lipídica foi expressa como nmol MDA mg<sup>-1</sup> de proteína.

### **Determinação da atividade de enzimas antioxidantes**

Amostras de folhas e raízes maceradas em nitrogênio líquido foram utilizadas para as análises enzimáticas. 0,5 g de amostra foi homogeneizada em 3 mL de tampão fosfato de sódio (pH 7,8) 0,05 M, contendo 1 mM de EDTA e 2% (w/v) de polivinilpirrolidona (PVP). O homogeneizado foi centrifugado a 13.000 x g por 20 min. a 4°C e o sobrenadante foi utilizado para a determinação da atividade das enzimas e concentração de proteínas (ZHU et al., 2004).

A atividade da enzima guaiacol peroxidase foi determinada segundo Zeraik et al. (2008), utilizando-se o guaiacol como substrato. A mistura de reação continha 1,0 mL de tampão fosfato de potássio (100 mM, pH 6,5), 1,0 mL de guaiacol (15 mM) e 1,0 mL de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (3 mM). Após homogeneização, foi adicionado 50 µL do extrato da planta a esta solução. A atividade da enzima foi medida através da oxidação do guaiacol a tetraguaiacol através do aumento na absorbância a 470 nm. Os resultados foram expressos em unidade de enzima por mg de proteína (U mg<sup>-1</sup> proteína). Para o cálculo, foi utilizado o coeficiente de extinção molar de 26,6 mM<sup>-1</sup> cm<sup>-1</sup>.

A atividade da superóxido dismutase (SOD) foi determinada de acordo com o método espectrofotométrico, descrito por Giannopolitis; Ries (1977). A mistura de reação continha tampão fosfato de potássio 50 mM (pH 7,8), metionina 13 mM, riboflavina 2 µM, nitrobluetetrazólio (NBT) 75 µM, EDTA 0,1 mM, e 100 µL de extrato enzimático. A produção fotoquímica da formazana azul a partir do NBT foi

monitorada pelo incremento da absorvância a 560 nm. A reação foi realizada em tubos de ensaio a 25°C, dentro de uma câmara de reação sob iluminação de uma lâmpada fluorescente de 15 W. Como controle, tubos com a mistura de reação foram mantidos no escuro. A reação teve início ligando-se a luz e após 15 minutos de iluminação, a reação foi paralisada, desligando-se a luz. Uma unidade de SOD foi definida como a quantidade de enzima que inibe a fotorredução do NBT em 50% (BEAUCHAMP; FRIDOVICH, 1971). No ensaio, a riboflavina fotoquimicamente excitada é reduzida pela metionina em semiquinona, que doa um elétron ao oxigênio, formando o radical superóxido que por sua vez converte NBT em formazana azul. A superóxido dismutase catalisa a reação:  $2O_2^{\cdot -} + 2H^+ \rightarrow O_2 + H_2O_2$

### **Análise estatística**

Os dados foram analisados conforme experimento bifatorial (genótipos x tratamentos) através de análise de variância e teste de Scott Knott para os tratamentos em 5% de probabilidade de erro, utilizando o aplicativo Sisvar (FERREIRA, 2008).

## **RESULTADOS E DISCUSSÃO**

### **Parâmetros de crescimento**

Este trabalho foi conduzido em hidroponia com uma solução sem adição de fósforo durante a exposição aos tratamentos para que não houvesse interferência deste na disponibilidade do alumínio (Al). Portanto, para que não houvesse também estresse por deficiência de fósforo, o experimento foi relativamente curto (14 dias de exposição aos diferentes tratamentos).

Após quatorze dias de exposição aos tratamentos foi observado um aumento no crescimento da parte aérea com o aumento da dose de Si em plantas não expostas ao Al no genótipo sensível ao Al (SMIJ319-7) (Fig. 1), enquanto para o genótipo tolerante (SMIF212-3) esse efeito não foi observado. Assim, para o genótipo sensível ao Al, o Si se mostrou benéfico para o crescimento da parte aérea na ausência do Al. Esse incremento no crescimento da parte aérea de plantas de

batata pode estar relacionado ao fato que o Si melhora a absorção mineral das plantas, aumentando a disponibilidade de alguns nutrientes (PAVLOVIC et al., 2013), ocasionando com isso um aumento em produção de biomassa (LEE et al., 2010). Além disso, HOSSAIN et al. (2002) sugeriu que a promoção do crescimento induzida por Si foi devido a um aumento da extensibilidade da parede celular. Vários trabalhos descritos na literatura relatam esse efeito benéfico do Si sobre o crescimento de plantas (SHI et al., 2010; GU et al., 2012).

Ambos os genótipos apresentaram inibição do crescimento tanto da parte aérea quanto da raiz na presença do Al, comparado com o controle. Essa redução no crescimento de raízes já foi observada em vários trabalhos com várias espécies vegetais (PEREIRA et al., 2008; TABALDI et al., 2009; LIU et al., 2011). Por consequência da inibição do crescimento das raízes, a parte aérea acaba tendo seu crescimento afetado, havendo também redução em seu crescimento. Além disso, esta redução no crescimento da parte aérea possivelmente pode estar relacionada com a limitação da absorção de nutrientes como Ca e Mg causada pelo Al, como sugerido por MERINO-GERGICHEVICH et al. (2010).

Não houve diferença significativa entre os genótipos na maioria dos tratamentos para crescimento da parte aérea (Fig. 1A), exceto para a maior dose de Si (1,0 mM), na qual o genótipo SMIJ319-7 apresentou maior crescimento de parte aérea comparado com o SMIF212-3, evidenciando que este genótipo pode ser responsivo ao Si, enquanto na dose de 0,5 mM de Si na presença de Al o genótipo SMIF212-3 apresentou maior crescimento da parte aérea, comparado com o genótipo SMIJ319-7. Possivelmente, complexos hidroxialuminossilicatos podem estar se formando em grande quantidade nas raízes deste genótipo, evitando assim a translocação do Al para a parte aérea.

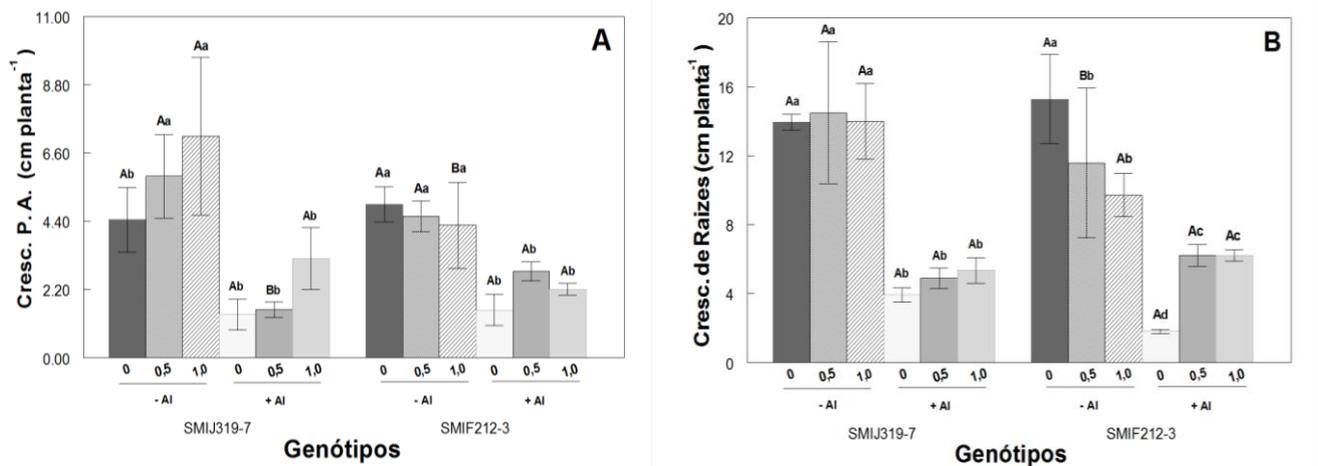


Figura 1 – Efeito de concentrações de silício (0; 0,5 e 1,0 mM) sobre o crescimento da parte aérea (P.A.) (A) e da raiz (B) em dois genótipos de batata, SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al) cultivados na presença (+Al, 50 mg L<sup>-1</sup>) e na ausência (-Al, 0 mg L<sup>-1</sup>) de Al. Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa entre genótipos dentro do mesmo tratamento. Letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa entre os tratamentos dentro do genótipo.

Vários trabalhos evidenciam os efeitos do Si em aumentar a tolerância das plantas à estresses bióticos e abióticos (GOMES et al., 2008; GU et al., 2011). Na parte aérea (Fig. 1A), o aumento da concentração de Si não amenizou o efeito tóxico do Al em ambos os genótipos. No entanto, em raízes do genótipo tolerante ao Al (SMIF212-3) (Fig. 1B), o Si em ambas as concentrações (0,5 e 1,0 mM) amenizou os efeitos tóxicos do Al, quando comparado com o tratamento no qual somente o Al estava presente no meio de crescimento. Provavelmente, o Si esteja atuando na quelação e/ou compartimentação do Al internamente neste genótipo, pois o pH ácido da solução nutritiva usada neste trabalho (pH 4,5) impede a formação de complexos hidroxialuminossilicatos, pois somente baixas concentrações de hidróxido de Al existem em soluções com baixo pH (CORRALES et al., 1997; KIDD et al., 2001). O papel do Si na resistência de plantas contra estresses bióticos e abióticos também tem sido atribuído à modificações nas propriedades da parede celular (LUX et al., 2002). CORRALES et al. (1997) sugeriram que a esterificação de componentes da parede celular por Si reduz a ligação do Al na parede celular, ocasionando menor efeito negativo deste metal às raízes. KIDD et al. (2001), também relatam redução no crescimento de raízes de plantas de milho expostas ao Al, e em plantas pré-tratadas com Si, esta redução no crescimento de raízes também foi menor.

## Parâmetros fisiológicos

Os dados de taxa fotossintética (Fig. 2A) mostram diferença significativa entre os tratamentos dentro de cada genótipo. As taxas fotossintéticas foram reduzidas na presença do Al em ambos os genótipos bem como no tratamento contendo apenas 0,5 mM de Si para o genótipo sensível ao Al (SMIJ319-7). JIANG et al. (2008) mostraram que uma menor capacidade de transporte de elétrons no aparato fotossintético acompanhado pela falta de equivalentes redutores foram os principais fatores contribuindo para uma menor assimilação de CO<sub>2</sub> em plantas expostas ao Al. Embora trabalhos na literatura mostrem o efeito amenizador do Si sobre parâmetros fotossintéticos em outras espécies vegetais sob estresse de metais (ALI et al., 2013; SONG et al., 2014), no presente estudo tal efeito não foi observado. Portanto, o Si não amenizou de forma significativa os danos promovidos pelo Al sobre as taxas fotossintéticas em ambos os genótipos. Essa pode ser uma resposta dose-dependente ou variável entre as espécies. No comparativo entre os genótipos, o SMIJ319-7 apresentou menor taxa fotossintética na presença de 0,5 mM de Si no meio de crescimento, comparado com o SMIF212-3.

A condutância estomática (Fig. 2B) apresentou respostas semelhantes às da taxa fotossintética no genótipo SMIJ319-7 (sensível ao Al). Porém, SMIJ319-7 apresentou uma condutância maior no tratamento controle e na presença de 1,0 mM de Si quando comparado com o SMIF212-3 (tolerante ao Al). No entanto, na menor concentração de Si sem Al (0,5 mM) o SMIJ319-7 apresentou menor condutância estomática, comparado com o SMIF212-3. Ambos os genótipos sofreram redução na condutância estomática (Fig. 2B) quando foram expostos ao tratamento contendo apenas 0,5 mM de Si no meio de crescimento em relação ao controle, e o Si não amenizou esse efeito negativo do Al para este parâmetro.

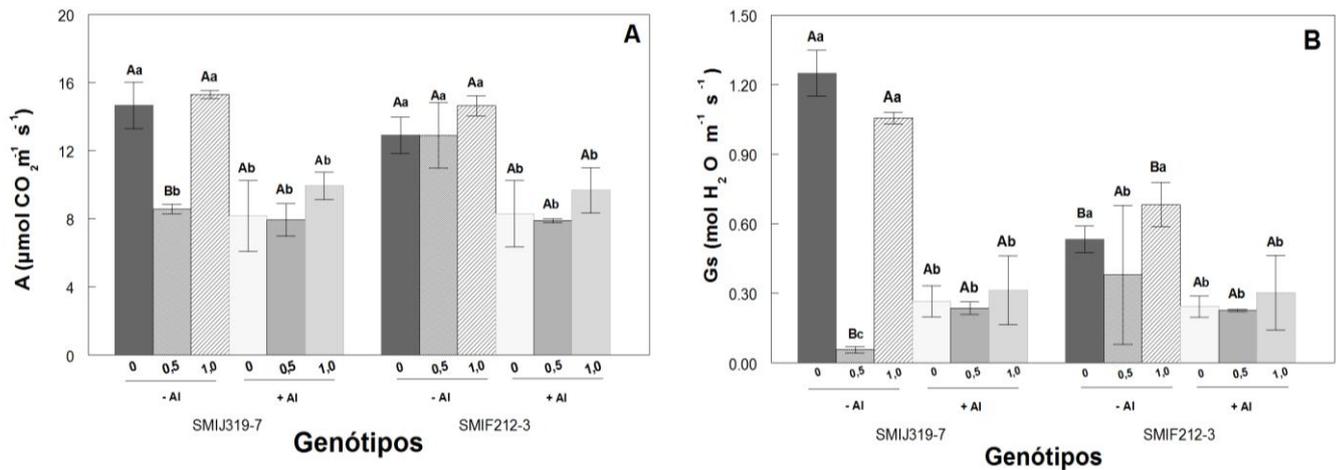


Figura 2 – Efeito de concentrações de silício (0; 0,5 e 1,0 mM) sobre a taxa fotossintética (A) e condutância estomática (B) em dois genótipos de batata, SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al) cultivados na presença (+AI; 50 mg L<sup>-1</sup>) ou ausência de Al (-AI). Letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa entre os tratamentos dentro do mesmo genótipo. Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa entre os genótipos dentro do mesmo tratamento.

O silício na concentração de 0,5 mM promoveu uma redução na concentração interna de CO<sub>2</sub> (C<sub>i</sub>) e na taxa de transpiração em ambos os genótipos e uma maior eficiência de uso da água (EUA) (Tabela 1) no SMIJ319-7. Além disso, a presença de Al no meio de crescimento também promoveu uma redução na taxa de transpiração em ambos os genótipos. O genótipo SMIJ319-7 apresentou menor concentração interna de CO<sub>2</sub> e taxa de transpiração na presença de 0,5 mM de Si sem Al e, maior EUA que o genótipo SMIF212-3. Além disso, SMIJ319-7 apresentou maior taxa de transpiração nas plantas controle, comparado com o genótipo SMIF212-3.

A redução na taxa fotossintética e condutância estomática (Figura 2) na menor concentração de Si (0,5 mM) pode estar associada ao espessamento da camada de cera em folhas tratadas com Si (POZZA et al., 2004; AMARAL, 2005). A camada de cera cobre os estômatos e influencia negativamente a fotossíntese, por dificultar o processo difusivo de trocas gasosas, limitando assim a concentração interna de CO<sub>2</sub>, como observado no presente estudo (Tabela 1).

Tabela 1 – Efeito de concentrações de silício (0; 0,5 e 1,0 mM) sobre a concentração interna de CO<sub>2</sub> (C<sub>i</sub> - μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), taxa transpiratória (Trmmol – mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) e Eficiência do Uso da Água (EUA - mol CO<sub>2</sub> mol H<sub>2</sub>O<sup>-1</sup>), em dois genótipos de batata, SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al) cultivados na presença (+Al; 50 mg L<sup>-1</sup>) ou ausência de Al (-Al). \*

<b>Genótipo</b>	<b>Tratamentos</b>	<b>C<sub>i</sub></b>	<b>Trmmol</b>	<b>EUA</b>
SMIJ319-7	Controle	349,49 ± 2,45 Aa	5,73 ± 0,03 Aa	2,56 ± 0,22 Ab
	0,5 Si	134,36 ± 36,5 Bb	0,88 ± 0,20 Bc	10,6 ± 2,95 Aa
	1,0 Si	344,05 ± 1,51 Aa	5,31 ± 0,06 Aa	2,88 ± 0,08 Ab
	Al	360,74 ± 35,8 Aa	3,53 ± 0,54 Ab	1,94 ± 1,47 Ab
	0,5 Si + Al	319,56 ± 9,93 Aa	2,34 ± 0,15 Ab	3,46 ± 0,60 Ab
	1,0 Si + Al	310,79 ± 24,7 Aa	2,81 ± 0,97 Ab	3,90 ± 1,06 Ab
	SMIF212-3	Controle	328,06 ± 2,99 Aa	4,07 ± 0,29 Ba
0,5 Si		281,02 ± 52,6 Ab	2,98 ± 1,66 Ab	4,77 ± 1,67 Ba
1,0 Si		333,29 ± 2,67 Aa	4,59 ± 0,23 Aa	3,20 ± 0,03 Aa
Al		341,80 ± 50,0 Aa	3,28 ± 0,84 Ab	2,69 ± 2,09 Aa
0,5 Si + Al		321,34 ± 1,86 Aa	2,40 ± 0,01 Ab	3,30 ± 0,05 Aa
1,0 Si + Al		315,68 ± 22,6 Aa	2,85 ± 1,06 Ab	3,63 ± 0,89 Aa

\*Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa entre genótipos dentro do mesmo tratamento. Letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa entre os tratamentos dentro do genótipo.

Os resultados do presente estudo mostraram que o Al promoveu uma redução nas taxas transpiratórias de ambos os genótipos de batata e que o Si não amenizou de forma significativa os efeitos tóxicos do Al. Contudo, estas reduções na taxa transpiratória e condutância estomática podem estar relacionadas a maior EUA (Tabela 1), que apresentou valores maiores na concentração de 0,5 mM de Si, na ausência de Al, para o genótipo sensível ao Al (SMIJ319-7). Isso pode ser consequência da menor taxa transpiratória (Tabela 1).

No entanto, o genótipo SMIF212-3 obteve maior crescimento do que o SMIJ319-7, possivelmente devido a melhor eficiência deste genótipo na utilização do CO<sub>2</sub> absorvido. TAKAHASHI (1995) relaciona os aumentos nas taxas fotossintéticas induzidas pelo Si devido a melhor arquitetura foliar proporcionada por este elemento, que permite uma melhor absorção de luz. GONG et al. (2005), observaram que o aumento nas taxas fotossintéticas em plantas de trigo tratadas com Si se deve ao aumento da atividade da Rubisco e da gliceraldeído-3-fosfato desidrogenase, dependente de NADPH<sup>+</sup>.

Os fatores sugeridos acima podem ter influenciado nas tendências do Si em amenizar os efeitos do Al. Embora o Si não tenha aumentado as taxas

fotossintéticas em relação ao controle na presença de Al, as plantas que foram tratadas com Al e Si mostram uma tendência no aumento destas taxas na maior dose de Si (1,0 mM) utilizada neste trabalho.

### **Conteúdo de pigmentos**

No tratamento controle, sem Al ou Si, o genótipo SMIF212-3 (tolerante ao Al), apresentou maior concentração de clorofila *a* (Fig. 3A) em comparação ao SMIJ319-7 (sensível ao Al). Essa maior concentração de clorofila pode proporcionar a esse genótipo uma maior absorção de energia luminosa, podendo haver como consequência uma maior produção de biomassa. O genótipo tolerante ao Al (SMIF212-3), apresentou menor conteúdo de clorofila *a* em ambas as concentrações de Si na ausência ou presença de Al, comparado com o controle. Portanto, o Si não promoveu respostas favoráveis para este parâmetro, tanto na presença como na ausência de Al no SMIF212-3. Pereira et al. (2010), relataram uma redução no conteúdo de pigmentos em plantas de pepino com o aumento das doses de Al. Os mesmos autores relacionaram a redução no conteúdo de clorofilas com a ação do Al na inibição de enzimas ligadas à rota de síntese de tais pigmentos (PEREIRA et al., 2006). No genótipo sensível ao Al, não houve diferença significativa entre os tratamentos, ou seja, a clorofila *a* não apresentou sensibilidade ao Al nesse genótipo.

Para o teor de clorofila *b* (Fig. 3B), o tratamento com 1,0 mM de Si promoveu um aumento no conteúdo deste pigmento no genótipo SMIF212-3, comparado com o controle. Já para o SMIJ319-7, o tratamento com 1,0 mM de Si sem Al promoveu uma redução no conteúdo de clorofila *b*, comparado com o controle, enquanto que o tratamento com 0,5 mM de Si promoveu um aumento no conteúdo deste pigmento. Nos tratamentos no qual estavam presentes Si + Al os níveis de clorofila *b* foram estatisticamente iguais ao controle e diferentes do tratamento onde somente o Al estava presente, em ambos os genótipos. No entanto, neste trabalho, o Al não promoveu uma redução no conteúdo de clorofilas, indicando que pode haver um mecanismo de proteção contra danos ocasionados pelo Al em pigmentos nesses genótipos.

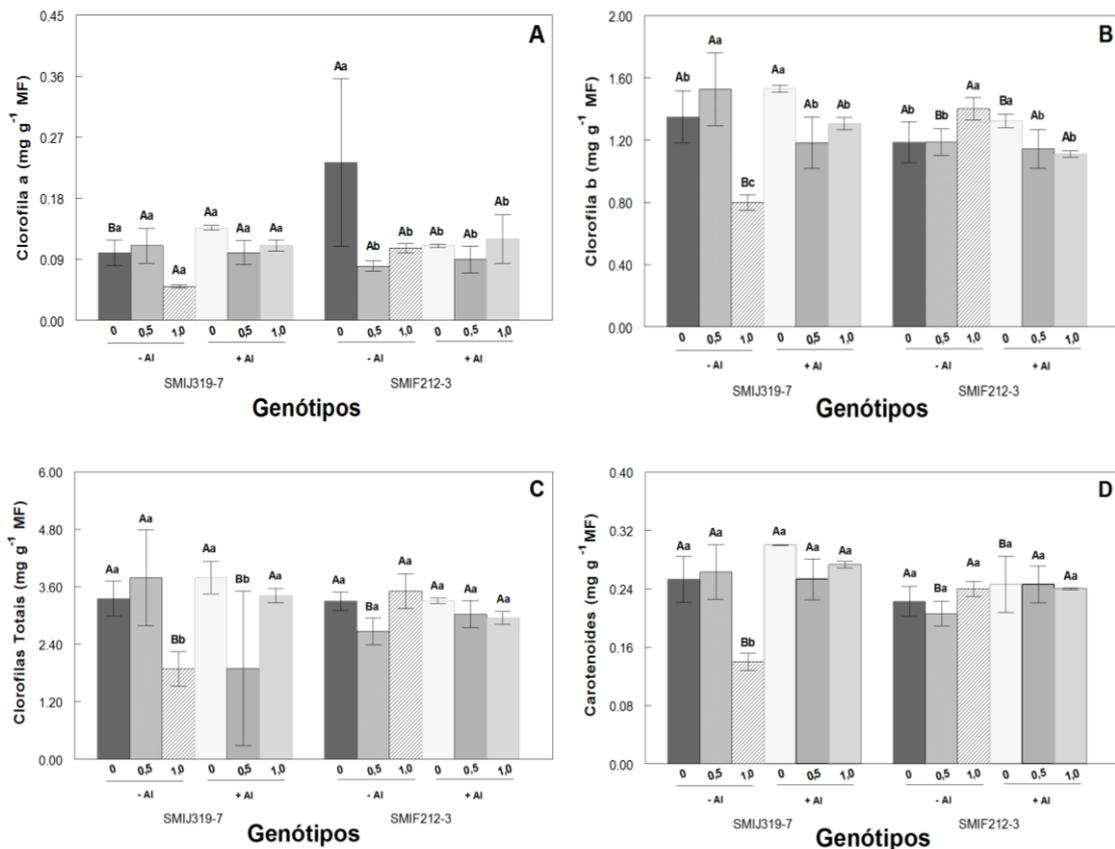


Figura 3 – Efeito de três doses de silício (0; 0,5 e 1,0 mM) sobre o conteúdo de clorofilas *a* (A), clorofila *b* (B), clorofilas totais (C) e carotenóides (D) em dois genótipos de batata, SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al) cultivados na presença (+Al; 50mg L<sup>-1</sup>) ou ausência de Al (-Al). Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa entre genótipos dentro do mesmo tratamento. Letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa entre os tratamentos dentro do genótipo.

Para o conteúdo de clorofilas totais (Fig. 3C), houve diferença significativa entre os tratamentos somente no genótipo sensível ao Al (SMIJ319-7), onde o tratamento com 1,0 mM de Si e 0,5 mM de Si + Al promoveram uma redução no conteúdo de clorofilas totais. No comparativo entre os genótipos, o SMIJ319-7 apresentou menor conteúdo de clorofilas totais nos tratamentos com 1,0 mM de Si sem Al e 0,5 mM de Si com Al, comparado com o genótipo SMIF212-3. No entanto, o tratamento com 0,5 mM de Si promoveu uma redução no conteúdo de clorofilas totais no SMIJ212-3 quando comparado com SMIJ319-7. Botelho et al. (2009) e Zanetti (2013) não observaram efeito significativo do Si sobre o conteúdo de clorofilas em plantas de café e cacau, respectivamente.

Em relação ao conteúdo de carotenóides (Fig. 3D), houve diferença significativa entre os tratamentos somente para o genótipo sensível ao Al, onde o tratamento com 1,0 mM de Si induziu uma redução no conteúdo de carotenóides.

Não houve diferença significativa nos teores de carotenóides entre os tratamentos para o SMIF212-3. Esta não diferenciação no conteúdo de clorofilas totais e carotenóides no SMIF212-3 pode ser devido a uma possível expressão constitutiva destas moléculas, o que pode ser um dos fatores que levam a este genótipo ser mais tolerante ao Al.

Por outro lado, a redução na concentração de clorofila *b*, clorofilas totais e carotenóides no genótipo sensível (SMIJ319-7) exposto a maior dose de Si na ausência de Al pode ser devido a um efeito de diluição. Nesse genótipo foi observado um aumento do crescimento da parte aérea (Fig. 1A), número de folhas e área foliar (dados não demonstrados) quando as plantas foram expostas a 1,0 mM Si o que sugere uma redução na concentração dos pigmentos com o aumento da massa foliar.

### **Efeito do Al e Si sobre a peroxidação lipídica**

A concentração de malondialdeído (MDA), um dos produtos da peroxidação de lipídios de membrana, na parte aérea do genótipo sensível ao Al foi reduzida com a aplicação da maior dose de Si na ausência de Al (Fig. 4A), sugerindo que plantas crescendo na presença de Si operam caminhos metabólicos que removem mais radicais de oxigênio nesse órgão. SHI et al. (2005) observaram que o Si promoveu uma redução na peroxidação de lipídios de membrana via estimulação de antioxidantes enzimáticos e não enzimáticos. Entretanto, no genótipo tolerante ao Al não foi observado diferença significativa em relação ao controle entre as concentrações de Si na ausência de Al.

Com o aumento da concentração de Si na presença de Al houve uma redução significativa na concentração de MDA na parte aérea de ambos os genótipos, onde o Si amenizou de forma significativa os danos causados pelo Al nos lipídios de membrana. Possivelmente esta redução induzida pelo Si no acúmulo de MDA na parte aérea tenha ocasionado maior crescimento desse órgão (Fig. 1A). Esses dados também sugerem que a aplicação de Si pode efetivamente aumentar a capacidade de defesa das plantas de batata contra o estresse oxidativo induzido pela toxicidade do Al.

Nas raízes (Fig. 4B), ao contrário do que foi observado na parte aérea, em ambos os genótipos foi observado um aumento na concentração de MDA quando as plantas foram expostas a maior concentração de Si na ausência de Al. Tanto no genótipo sensível quanto no genótipo tolerante ao Al a exposição ao Al promoveu um aumento da concentração de MDA nas raízes em comparação ao controle, sendo que o genótipo sensível apresentou a maior percentagem de aumento (130% no genótipo sensível), possivelmente devido a sua característica de promover indiretamente o aumento no conteúdo de EROs (MUJIKÁ et al., 2011). O Al pode modificar o arranjo de lipídios de membrana, facilitando a peroxidação lipídica ocasionada pelo Fe(II) (GUTTERIDGE et al., 1985), o que poderá levar à modificações da permeabilidade de membranas. CHAFFAI et al. (2005) mostraram que o Al promove uma alteração no nível de insaturação dos ácidos graxos, ocasionando uma redução na fluidez de lipídios de membrana. Na presença de Al, GIANNAKOULA et al. (2010) e TABALDI et al. (2009) relataram maior acúmulo de MDA à medida que concentrações de Al eram aumentadas em plantas de milho e de batata sensíveis ao Al, respectivamente.

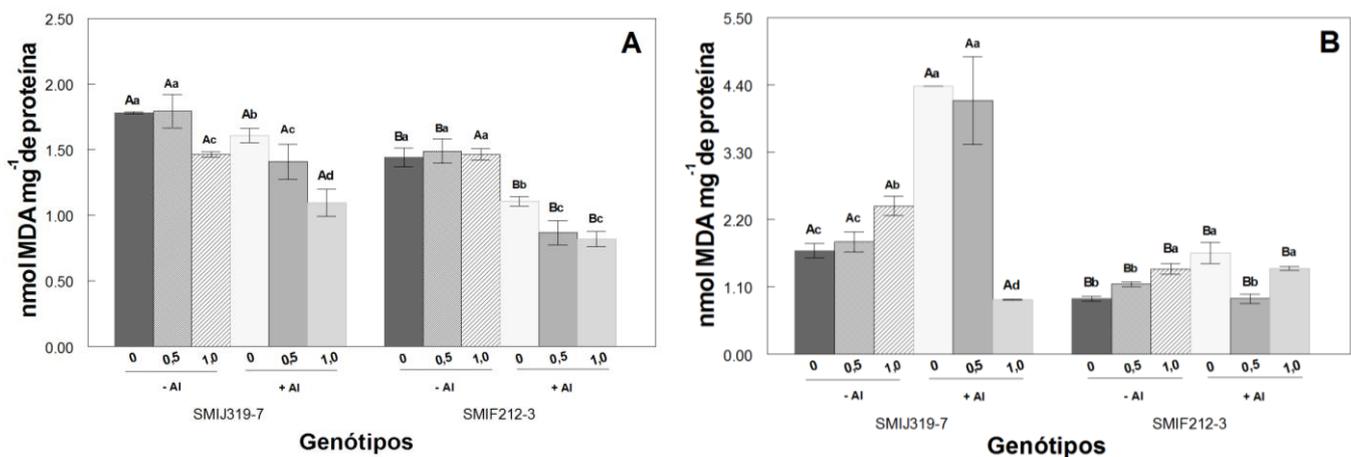


Figura 4 – Efeito de concentrações de silício (0; 0,5 e 1,0mM) sobre o conteúdo de malondialdeído (MDA) na parte aérea (A) e raiz (B) em dois genótipos de batata, SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al) cultivados na presença (+Al, 50 mg L<sup>-1</sup>) e ausência (-Al, 0 mg L<sup>-1</sup>) de Al. Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa entre genótipos dentro do mesmo tratamento. Letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa entre os tratamentos dentro do genótipo.

Na presença de Al, a aplicação de Si promoveu uma redução na concentração de MDA em raízes tanto no genótipo sensível (1,0 mM Si) quanto no genótipo tolerante ao Al (0,5 mM Si). Os efeitos amenizantes do Si tem sido

associados com um aumento nos mecanismos de defesa antioxidantes em plantas. Em geral, o genótipo tolerante ao Al (SMIF212-3) apresentou menor peroxidação de lipídios de membrana, tanto em raízes quanto em parte aérea, comparado com o genótipo sensível ao Al (SMIJ319-7), indicando que o genótipo sensível ao Al sofre maior dano oxidativo na presença de Al.

### **Efeito do Al e Si sobre a atividade de enzimas antioxidantes**

Na parte aérea (Fig. 5A), a atividade da enzima superóxido dismutase (SOD) foi reduzida com a aplicação de Si na ausência de Al no genótipo sensível ao Al. Entretanto, no genótipo tolerante essa redução foi observada somente com a aplicação de 0,5 mM de Si. Apesar dos muitos estudos sobre o Si em plantas, ainda não é possível afirmar como o mesmo atua sobre processos fisiológicos e bioquímicos. Os efeitos do Si podem envolver mudanças em outros níveis bioquímicos como transdução protéica, estrutura de proteínas ou transporte através de membranas (MOLDES et al., 2013). Para ambos os genótipos, de modo geral, a exposição ao Al induziu inibição da SOD na parte aérea, comparado com o controle. Para a sua atividade, a SOD necessita de íons metálicos tais como ferro, manganês, zinco e cobre (GILL; TUTEJA, 2010). Assim, pode-se sugerir que o Al possa estar interferindo na absorção ou na ligação desses íons ao sítio ativo da enzima. PEREIRA et al. (2010) e BLANCHETEAU et al. (2011) mostraram que concentrações altas de Al promoveram inibição da atividade desta enzima em plantas de pepino e de mirtilo, respectivamente. Porém para o genótipo sensível (SMIJ319-7), com a aplicação de 1,0 mM de Si + Al, foi observado um aumento na atividade desta enzima, se igualando aos níveis do controle (Fig. 5A). Portanto, os resultados relativos a atividade da SOD sugerem que o Si tem papel de amenizar a toxicidade do Al na parte aérea do genótipo sensível ao Al através da ativação desta enzima antioxidante.

No genótipo tolerante ao Al (SMIF212-3), o tratamento com 0,5 mM de Si + Al promoveu um aumento na atividade da SOD, quando comparado com o tratamento onde somente o Al estava presente, evidenciando que o Si apresenta potencial de amenizar a toxicidade do Al através da ativação do sistema de defesa antioxidante. Como observado na Figura 4, nas plantas expostas ao Al, a presença de Si ocasionou uma redução mais significativa na peroxidação de lipídios de membrana.

Isso pode ser um indicativo de que o dano provocado pelas espécies reativas de oxigênio sob estresse de Al foi amenizado pela adição de Si, em parte, devido a um aumento da atividade da SOD. Portanto, tais resultados sugerem que a aplicação de Si pode efetivamente aumentar a capacidade de defesa das plantas de batata contra o estresse oxidativo induzido pelo Al, principalmente na parte aérea.

Nas raízes (Fig. 5B), a aplicação de 1,0 mM de Si promoveu uma redução da atividade da SOD no genótipo sensível ao Al (SMIJ319-7) (Fig. 5B). Ao contrário, no genótipo tolerante (SMIF212-3), observou-se que o Si promoveu um aumento da atividade da SOD nas raízes. (Fig. 5B). Isto mostra um potencial do Si em estimular a atividade da SOD para o genótipo tolerante. Essa resposta também foi evidenciada na presença do Al, verificando-se um aumento na atividade da SOD com o aumento da concentração de Si.

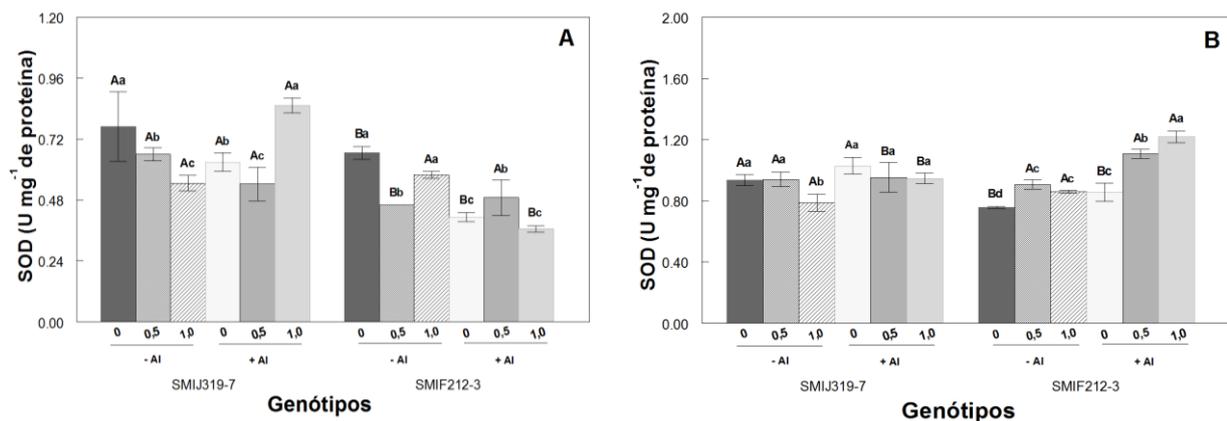


Figura 5 – Efeito de concentrações de silício (0; 0,5 e 1,0 mM) sobre a atividade da enzima Superóxido Dismutase (SOD) na parte aérea (A) e na raiz (B) em dois genótipos de batata, SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al) cultivados na presença (+Al, 50 mg L<sup>-1</sup>) e ausência (-Al, 0 mg L<sup>-1</sup>) de Al. Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa entre genótipos dentro do mesmo tratamento. Letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa entre os tratamentos dentro do genótipo.

No genótipo sensível ao Al (SMIJ319-7) a atividade da guaiacol peroxidase (POD) na parte aérea foi estimulada com a aplicação de Si tanto na ausência quanto na presença de Al, em relação ao controle (Fig. 6A), indicando que o Si tem o potencial de ativar o sistema antioxidante neste genótipo, independente da presença ou não do fator estressante, como a presença de Al. Entretanto no genótipo tolerante (SMIF212-3), foi observado que esta enzima apresenta uma atividade alta no tratamento controle, sendo reduzida na presença do Si tanto na ausência quanto

na presença de Al. A aplicação de Al promoveu uma redução ainda maior na atividade da POD, entretanto a aplicação da maior dose de Si promoveu um aumento da atividade desta enzima em relação ao tratamento com somente Al.

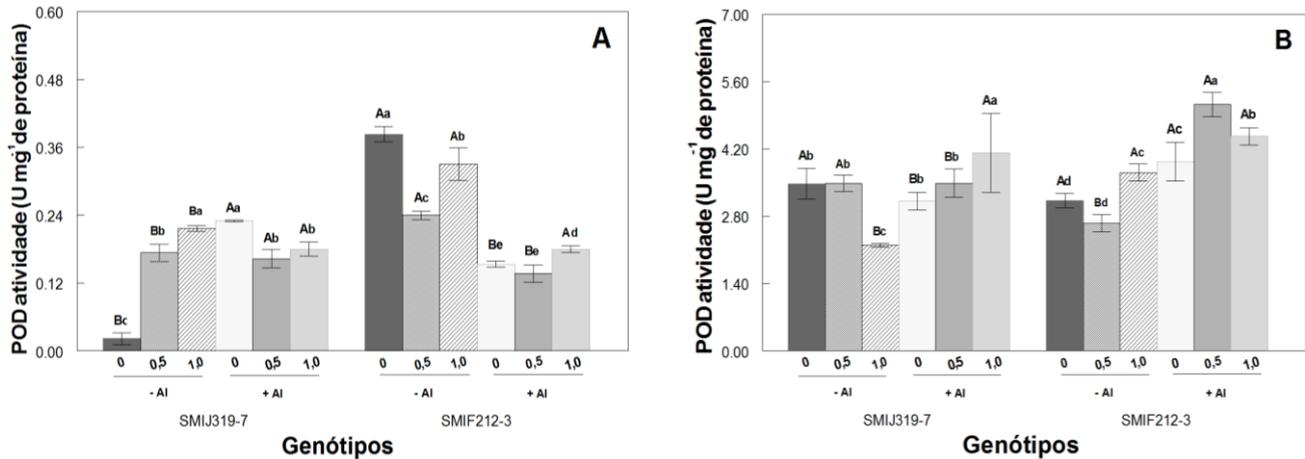


Figura 6 – Efeito de concentrações de silício (0; 0,5 e 1,0 mM) sobre a atividade da enzima Guaiacol Peroxidase (POD) de parte aérea (A) e raiz (B) em dois genótipos de batata, SMIJ319-7 (sensível ao Al) e SMIF212-3 (tolerante ao Al) cultivados na presença (+Al, 50 mg L<sup>-1</sup>) e na ausência (-Al, 0 mg L<sup>-1</sup>) de Al. Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa entre genótipos dentro do mesmo tratamento. Letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa entre os tratamentos dentro do genótipo.

Nas raízes (Fig. 6B), a exposição a maior concentração de Si na ausência de Al promoveu uma redução na atividade da POD no genótipo sensível. Entretanto, na presença de Al, foi observado aumento na atividade da POD somente com a aplicação da maior concentração de Si, comparado com o controle. No genótipo tolerante ao Al, foi observado aumento da atividade da POD na ausência de Al, somente com a aplicação da maior concentração de Si. Neste genótipo, a exposição somente ao Al promoveu um aumento da atividade da POD, em relação ao controle, evidenciando uma característica que pode estar relacionada a sua tolerância ao Al. Além disso, a aplicação de Si na presença de Al promoveu um aumento mais pronunciado da atividade da POD.

## CONCLUSÃO

O Si foi efetivo na amenização dos efeitos tóxicos do Al através da ativação do sistema antioxidante e redução de danos em lipídios de membrana. Esta amenização não se mostra tão evidente para os parâmetros de crescimento, possivelmente devido ao tempo curto de exposição aos diferentes tratamentos. Esses dados indicam que a aplicação de Si pode efetivamente aumentar a capacidade de defesa das plantas de batata contra o estresse oxidativo induzido pela toxicidade de Al nesses genótipos. Os efeitos do Si para esta amenização podem estar relacionados à estimulação das enzimas antioxidantes promovendo menores danos oxidativos às plantas. Além disso, o genótipo tolerante ao Al parece ser mais responsivo ao Si que o sensível.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALI, S. et al. The influence of silicon on barley growth, photosynthesis and ultra-structure under chromium stress. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v.89, p.66–72, 2013.

AMARAL, D.R. **Indução de resistência em cafeeiro contra *Cercospora coffeicola* por eliciadores abióticos e extratos vegetais**. 2005. 96 p. Dissertação (Mestrado em Fitopatologia) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2005.

BEAUCHAMP, C.; FRIDOVICH, I. Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. **Anal Biochemistry**, v.8, n.44, p.276–287, 1971.

BIRCH, P.R.J. et al. Crops that feed the world 8: Potato: are the trends of increased global production sustainable? **Food Security Journal**, v.30, n.4, p.477–508, 2012.

BLANCHETEAU, C.I. et al. Biochemical and molecular changes in response to aluminium-stress in highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum* L.). **Plant Physiology and Biochemistry**, v.57, n.49, p.1005-1012, 2011.

BOTELHO, D.M.S. et al. Aspectos anatômicos e fisiológicos de mudas de cafeeiro (*Coffea arabica* L.) com cercosporiose (*Cercospora coffeicola* Berk. & Cook.) adubadas com ácido silícico. **Coffee Science**, v.4, n.2, p.93-99, 2009.

CAMARGO, M.S.; KORNDÖRFER, G.H.; WYLER, P. Silicate fertilization of sugarcane cultivated in tropical soils. **Field Crops Research**, v.89, n.167, p.64–75, 2014.

CASTILHOS, G. et al. Aluminum-stress response in oat genotypes with monogenic tolerance. **Environmental and Experimental Botany**, v.34, n.74, p.114–121, 2011.

CHAFFAI, R.; MARZOUK, B.; FERJANI, E.E. Aluminum mediates compositional alterations of polar lipid classes in maize seedlings. **Phytochemistry**, v.66, p.1903–1912, 2005.

COELHO, A.; VILELA, E.R.; CHAGAS, S.D.R. Qualidade de batata (*Solanum tuberosum* L.) para fritura, em função dos níveis de açúcares redutores e amido, durante o armazenamento refrigerado e à temperatura ambiente com atmosfera modificada. **Ciência e Agrotecnologia**, v.23, n.4, p.899-910, 1999.

CORRALES, I.; POSCHENRIEDER, C.; BARCELÓ, J. Influence of silicon pretreatment on aluminium toxicity in maize roots. **Plant Soil**, v.190, p.203–209, 1997.

DARKÓ, É. et al. Aluminium toxicity, Al tolerance and oxidative stress in an Al-sensitive wheat genotype and in Al-tolerant lines developed by in vitro microspore selection. **Plant Science**, v.166, n.3, p.583–591, 2004.

DIPIERRO, N. et al. Changes in the ascorbate system in the response of pumpkin (*Cucurbita pepo* L.) roots to aluminium stress. **Journal of Plant Physiology**, v.162, n. 63, p.529–536, 2005.

EL-MOSHATY, F.I.B. et al. Lipid peroxidation and superoxide production in cowpea (*Vigna unguiculata*) leaves infected with tobacco ringspot virus or southern bean

mosaic virus. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v.39, n.43, p.109-119, 1993.

EXLEY, C. The coordination chemistry of aluminium in neurodegenerative disease. **Coordination Chemistry Reviews**, v.256, n.77, p.2142-2146, 2012.

EXLEY, C; SCHNEIDER, C; DOUCET, F.J. The reaction of aluminium with silicic acid in acidic solution: An important mechanism in controlling the biological availability of aluminium? **Coordination Chemistry Reviews**, v.228, n.51, p.127-135, 2002.

FERREIRA, D.F. SISVAR: um programa para análises estatísticas e ensino de estatística. **Revista Symposium**, v.6, n.8, p.36-41, 2008.

FOY, C.D. Physiological effects of hydrogen, aluminum and manganese toxicities in acid soil. In: F. Adams, Ed, Soil Acidity and Liming. **American Society of Agronomy**, v.23, n.15, p.57-97, 1984.

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.39, n.67, p.487–494, 2010.

GIANNOPOLITIS, C.N.; RIES, S.K. Purification and quantitative relationship with water-soluble protein in seedlings. **Journal of Plant Physiology**, v.48, n.59, p.315-318, 1977.

GILL, S.S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.48, p.909-930, 2010.

GOMES, F.B. et al. Uso de silício como indutor de resistência em batata a *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae). **Neotropical Entomology**, v.37, n.2, p.185-190, 2008.

GONG, H. et al. Silicon alleviates oxidative damage of wheat plants in pots under drought. **Plant Science**, v.169, n.15. p.313-321, 2005.

GOODWIN, S.B.; SUTTER, T.R. Microarray analysis of Arabidopsis genome response to aluminum stress. **Biologia Plantarum**, v.53, n.39, p.85–99, 2009.

GU, H.H. et al. Mitigation effects of silicon rich amendments on heavy metal accumulation in rice (*Oryza sativa* L.) planted on multi-metal contaminated acidic soil. **Journal Chemosphere**, v.83, n.26, p.1234–1240, 2011.

GU, H.H. et al. Silicon-mediated amelioration of zinc toxicity in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. **Plant and Soil**, v.189, n.350, p.193–204, 2012.

GUNES, A.; SOYLEMEZOGLU, G.; INAL, A.; BAGCI, E.G.; COBAN, S.; SAHIN, O. Antioxidant and stomatal response of grapevine (*Vitis vinifera* L.) to boron toxicity. **Sci. Hort.**, v.110, n.69, p.279-284, 2006.

GUNES, A. et al. Silicon mediates changes to some physiological and enzymatic parameters symptomatic for oxidative stress in spinach (*Spinacia oleracea* L.) grown under B toxicity. **Scientia Horticulturae**, v.53, n.113, p.113–119, 2007.

GUTTERIDGE, J.M.C. et al. Aluminum salts accelerate peroxidation of membrane lipids stimulated by iron salts. **Biochimica et Biophysica Acta**, v.835, p.441–447, 1985.

HISCOX, J. D.; ISRAELSTAM, G. F. Method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. **Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique**, v.57, n.12, p.1332-1334, 1979.

HORST, W.J.; MARSCHNER, H. Effect of silicon on manganese tolerance of bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.). **Plant and Soil**, v.50, n.66, p.287-303, 1978.

HOSSAIN, M.A. et al. Aluminum-induced lipid peroxidation and lignin deposition are associated with an increase in H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> generation in wheat seedlings. **Soil Science Plant Nutrition**, v.51, n.23, p.223-230, 2005.

HOSSAIN, M.T. et al. Growth promotion and increase in cell wall extensibility by silicon in rice and some Poaceae seedlings. **Journal Plant Research**, v.115, p.23–27, 2002.

JIANG, H-X. et al. Aluminum-induced effects on Photosystem II photochemistry in citrus leaves assessed by the chlorophyll a fluorescence transient. **Tree Physiology**, v.28, p.1863–1871, 2008.

JONES, D.L. et al. Spatial coordination of aluminium uptake, production of reactive oxygen species, callose production and wall rigidification in maize roots. **Plant Cell Environmental**, v.29, n.18, p.1309-1318, 2006.

KHAN, A.; DOBSON, J.; EXLEY, C. Redox cycling of iron by Ab42. **Free Radical Biology and Medicine**, v.40, n.22, p.557-569, 2006.

KIDD, P. S. et al. The role of root exudates in aluminium resistance and silicon-induced amelioration of aluminium toxicity in three varieties of maize (*Zea mays* L.). **Journal of Experimental Botany**, v.52, n.359, p.1339-1352, 2001.

LEE, S.K.; SOHN, E.Y.; HAMAYUN, M.; YOON, J.Y.; LEE, I.J. Effect of silicon on growth and salinity stress of soybean plant grown under hydroponic system. **Agroforest Systems**, v.80, p.333–340, 2010.

LI, P.H.; FENNEL, A. Potato Frost Hardiness. In: Li PH, ed. **Potato Physiology**, v.40, n.62, p.457-479, 1985.

LI, S. et al. Demonstrating a link between nutrient use and water management to improve crop yields and nutrient use efficiency in arid Northwest China. **Better Crops with Plant Food**, v.95, n.50, p.20–22, 2011.

LIANG, Y.C. et al. Silicon-mediated enhancement of cadmium tolerance in maize (*Zea mays* L.) grown in cadmium contaminated soil. **Chemosphere**, v.45, n.58, p.475-483, 2005.

LICHTENTHALER, H.K. Chlorophylls and Carotenoids - pigments of photosynthetic biomembranes. **Methods in Enzymology**, v.148, p.350-382, 1987.

LIU, N. et al. Salicylic acid involved in the process of aluminum induced citrate exudation in *Glycine max* L. **Plant and Soil**, v.83, n.352, p.85–97, 2011.

LUX, A. et al. Silicification in sorghum (*Sorghum bicolor*) cultivars with different drought tolerance. **Physiologia Plantarum**, v.115, p.87-92. 2002.

MA, B. et al. Aluminum-induced oxidative stress and changes in antioxidant defenses in the roots of rice varieties differing in Al tolerance. **Plant Cell Reports**, v.31, n.11, p.687-696, 2012.

MAKSIMOVIC, J.D. et al. Silicon ameliorates manganese toxicity in cucumber by decreasing hydroxyl radical accumulation in the leaf apoplast. **Journal of Experimental Botany**, v.63, n.7, p.2411–2420, 2012.

MERIÑO-GERGICHEVICH, C. et al. Al<sup>3+</sup>-Ca<sup>2+</sup> interaction in plants growing in acid soils: Al-phytotoxicity response to calcareous amendments. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v.10, p.217-243, 2010.

MOLDES, C.A. et al. Assessment of the effect of silicon on antioxidant enzymes in cotton plants by multivariate analysis. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v.61, p.11243–11249, 2013.

MUJIKA, J.I. et al. Pro-oxidant activity of aluminum: stabilization of the aluminum superoxide radical ion. **The Journal of Physical Chemistry A**, v.115, n.67, p.6717-6723, 2011.

MURASHIGE, T.; SKOOG, F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue culture. **Plant Physiology**, v.6, n.15, p.473-497, 1962.

NEUMANN, D.; NIEDEN, U.Z. Silicon and heavy metal tolerance of higher plants. **Phytochemistry**, v.56, n.56, p.685-692, 2001.

PAVLOVIC, J. et al. Silicon alleviates iron deficiency in cucumber by promoting mobilization of iron in the root apoplast. **New Phytology**, v.198(4), p.1096–1107, 2013.

PEREIRA, J.M. et al. Efeito do alumínio sobre a absorção, o acúmulo e o fracionamento do fósforo em sorgo. **Bragantia**, v.67, n.4, p.961-967, 2008.

PEREIRA, L.B. et al. Effect of aluminum on d-aminolevulinic acid dehydratase (ALA-D) and the development of cucumber (*Cucumis sativus* L). **Environmental and Experimental Botany**. v.57, n.36, p.106-115, 2006.

PEREIRA, L.B. et al. Aluminum-induced oxidative stress in cucumber. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.48, n.44, p.683-689, 2010.

PERRY, C.C.; KEELING-TUCKER, T. Crystalline silica prepared at room temperature from aqueous solution in the presence of intrasilica bioextracts. **Chemical Communications**, v.23, n.32, p.2587–2588, 1998.

POZZA, A.A.A. et al. Efeito do silício no controle da cercosporiose em três variedades de cafeeiro. **Fitopatologia Brasileira**, v.29, n.2, p.185-188, 2004.

ROSSATO, L. V. **Respostas fisiológicas e Bioquímicas ao estresse de alumínio e fósforo em genótipos de batata (*Solanum tuberosum*)**. Tese de doutorado, Programa de Pós-Graduação em Agronomia, Universidade Federal de Santa Maria, p.151, 2014.

SAVORY, J. et al. Can the controversy of the role of aluminum in Alzheimer's disease be resolved? What are the suggested approaches to this controversy and methodological issues to be considered? **Journal of Toxicology and Environmental Health**, v.48, n.59, p.615-635, 1996.

SHI, Q.H. et al. Silicon mediated alleviation of Mn toxicity in *Cucumis sativus* in relation to activities of superoxide dismutase and ascorbate peroxidase. **Phytochemistry**, v.41, n.66, p.1551-1559, 2005.

SHI, G. et al. Silicon alleviates cadmium toxicity in peanut plants in relation to cadmium distribution and stimulation of antioxidative enzymes. **Plant Growth Regulation**, v.33, n.61, p.45–52, 2010.

SONG, A. et al. The effect of silicon on photosynthesis and expression of its relevant genes in rice (*Oryza sativa* L.) under high-zinc stress. **PLoS ONE**, v.9, n.11, p.1-21, 2014.

TABALDI, L.A. et al. Oxidative stress is an early symptom triggered by aluminum in Al-sensitive potato plantlets. **Chemosphere**, v.76, n.85, p.1402–1409, 2009.

TAKAHASHI, E. Uptake mode and physiological functions of silica. In: MATSUO, T. et al. **Science of the rice plant. Food and Agriculture Policy Research Center**. v.5, n.10, p.420-433, 1995.

YAMAMOTO, Y.; KOBAYASHI, Y.; MATSUMOTO, H. Lipid peroxidation is an early symptom triggered by aluminum, but not the primary cause of elongation inhibition in pea roots. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.86, n.125, p.199-208, 2001.

WILLIAMS, D.E; VLAMIS, J. The effect of silicon on yield and manganese- 54 uptake and distribution in the leaves of barley plants grown in culture solutions. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.8, n.32, p.404-409, 1957b.

ZANETTI, L.V. **Efeitos da pulverização foliar com silício na tolerância de *Theobroma cacao* L. (Malvaceae) ao déficit hídrico.** Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal do Espírito Santo, p.61, 2013.

ZERAIK, A.E.; SOUZA, F.S.; FATIBELLO-FILHO, O. Desenvolvimento de um spot test para o monitoramento da atividade da peroxidase em um procedimento de purificação. **Química Nova**, v.31, p.731-734, 2008.

ZHU, Z; WEI, G.; LI, J.; QIAN, Q.; YU, J. Silicon alleviates salt stress and increases antioxidant enzymes activity in leaves of salt-stressed cucumber (*Cucumis sativus* L.). **Plant Science**, v.167, p.527-533, 2004.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

De fato o Si promoveu um incremento em parâmetros de crescimento, evidenciando assim seu efeito benéfico em plantas de batata. Assim pode-se selecionar a concentração de 0,5 mM de Si como a que induz maior crescimento para os genótipos de batata. No entanto, nas doses maiores de Si (2,5 e 5,0 mM) não houve incremento em parâmetros de crescimento, como área foliar, comprimento da parte aérea e massa seca de raízes.

Em alguns parâmetros utilizados para a verificação do efeito amenizante do Si sob o estresse de Al, foram observadas apenas tendências. Foram observadas médias maiores, mas não significativas para os parâmetros área foliar, número de folhas e massa seca, nos tratamentos com Si + Al, comparadas com os tratamentos apenas com Al. Entretanto, nos demais parâmetros bioquímicos e fisiológicos foram observadas diferenças significativas, para o SMIF212-3 na concentração de 0,5 mM de Si e para o SMIJ319-7 na concentração de 1,0 mM de Si. Isso pode indicar que em um nível bioquímico/fisiológico, as plantas estavam respondendo positivamente aos tratamentos com Si. Contudo, para que estas respostas bioquímicas venham a interferir em parâmetros de crescimento, é necessário um tempo de exposição maior aos tratamentos. Isso pode ser bem observado nos parâmetros bioquímicos que visam identificar danos oxidativos (peroxidação lipídica), onde o Si foi eficaz na amenização dos efeitos tóxicos do Al através da ativação do sistema antioxidante e redução de danos em lipídios de membrana, o que levou a redução no acúmulo de MDA, que é um produto da peroxidação lipídica.

Ficou bastante claro, também, que o Si pode reduzir a translocação do Al para a parte aérea. Em ambos os genótipos foi possível observar que na concentração de 0,5 mM de Si o conteúdo de Al foi menor na parte aérea. Possivelmente tenha ocorrido interação entre esses dois elementos dentro da raiz, pois em solução nutritiva com pH 4,5 não ocorre a interação entre esses elementos na solução.

Portanto, com os resultados do presente estudo conclui-se que o curto tempo de exposição aos tratamentos (14 dias) não foi suficiente para que o Si desempenhasse o seu papel na amenização dos efeitos tóxicos do Al sobre os parâmetros de crescimento. Assim, serão necessários mais estudos a fim de verificar se os efeitos a nível bioquímico e fisiológico serão refletidos no crescimento.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AMENÓS, M. et al. Different effects of aluminium on the actin cytoskeleton and Brefeldin A-sensitive vesicle recycling in root apex cells of two maize varieties differing in root elongation rate and aluminium tolerance. **Plant Cell Physiology**, v.50, p.528-540, 2009.

BAYLIS, A.D. et al. Effects of silicon on the toxicity of aluminum to soybean. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v.25, p.537-546, 1994.

BARREIROS, A.L.B.S.; DAVIS, J. M; DAVIS, J. P. Estresse oxidativo: Relação entre gerações de espécies reativas e defesa do organismo. **Química Nova**, v.29, p.113-123, 2006.

BARTOSZ, G. Oxidative stress in plants. **Acta Physiologia Plantarum**, v.19, n.1, p.47-64, 1997.

BEARDMORE, J.; EXLEY, C. Towards a model of non-equilibrium binding of metal ions in biological systems. **Journal of Inorganic Biochemistry**, v.103, p.205-209, 2009.

BEQUET, D.; PAILLER, F.M.; CORBE, H. Aluminium, hypothetic cause of Alzheimer disease. **Presse Medicale**, v.24, p.489-490, 1994.

BIRCH, P.R.J. et al. Crops that feed the world 8: Potato: are the trends of increased global production sustainable? **Food Security Journal**, v.30, n.4, p.477–508, 2012.

BIRCHALL, J.D. et al. Acute toxicity of aluminum to fish eliminated in silicon-rich acid water. **Nature**, v.338, p.146- 148, 1989.

BOSCOLO, P.R.S.; MENOSSI, M.; JORGE, R.A. Aluminum induced oxidative stress in maize. **Phytochemistry**, v.62, p.181-189, 2003.

BREGAGNOLI, M. et al. Acúmulo de nutrientes pela cultura da batata cv. Atlantic sob quatro níveis de adubação. **Horticultura Brasileira**, v.22, n.2, supl. Jul. 2004. CD-ROM.

CAROLI, S. Element speciation in bioinorganic chemistry. **Ed. Series**, Roma, cap. 7, v.135, p. 223-247, 1996.

CHEN, L.S. et al. Aluminum-induced decrease in CO<sub>2</sub> assimilation in citrus seedlings is unaccompanied by decreased activities of key enzymes involved in CO<sub>2</sub> assimilation. **Tree Physiology**, v.25, p.317-324, 2005.

COELHO, A.H.R.; VILELA, E.R.; CHAGAS, S.J. de R. Qualidade de batata (*Solanum tuberosum* L.) para fritura, em função dos níveis de açúcares redutores e de amido, durante o armazenamento refrigerado e à temperatura ambiente com atmosfera modificada. **Ciência e Agrotecnologia**, v.23, n.4, p.899-910, 1999.

COCKER, K.M.; EVANS, D.E.; HODSON, M.J. The amelioration of aluminium toxicity by silicon in wheat (*Triticum aestivum* L.): malate exudation as evidence for an in plant mechanism. **Planta**, v.204, p.318-323, 1998.

CORRALES, I.; POSCHENRIEDER, C.; BARCELÓ, J. Boron-induced amelioration of aluminum toxicity in a monocot and a dicot species. **Journal Plant Physiology**, v.165, p.504-513, 2008.

CURRIE, H.A.; PERRY, C. Silica in Plants: Biological, Biochemical and Chemical Studies. **Annals of Botany**, v.27, p.1-7, 2007.

DARBRE, P.D.; PUGAZHENDHI, D.; MANNELLO, F. Aluminium and human breast diseases. **Journal of Inorganic Biochemistry**, v.105, n.11, p.1484-1488, 2011.

DARKÓ, É. et al. Aluminium toxicity, Al tolerance and oxidative stress in an Al-sensitive wheat genotype and in Al-tolerant lines developed by in vitro microspore selection. **Plant Scienc**, v.166, p.583-591, 2004.

DIPIERRO, N. et al. Changes in the ascorbate system in the response of pumpkin (*Cucurbita pepo* L.) roots to aluminium stress. **Journal Plant Physiology**, v.162, p.529-536, 2005.

EPSTEIN, E. The anomaly of silicon in plant biology. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.91, p.11-17, 1994.

EPSTEIN, E. Silicon. **Annual Review in Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.50, p.641-664, 1999.

EXLEY, C. A biogeochemical cycle for aluminium? **Journal of Inorganic Biochemistry**, v.97, p.1-7, 2003.

EXLEY, C. Reflections upon and recent insight into the mechanism of formation of hydroxyaluminosilicates and the therapeutic potential of silicic acid. **Coordination Chemistry Reviews**, v.256, p.82-88, 2012.

EXLEY, C.; PINNEGAR, J.K.; TAYLOR, H. Hydroxyaluminosilicates and acute aluminum toxicity in fish. **Journal of Theoretical Biology**, v.189, p.133-139, 1997.

FORTUNATO, R.P.; NICOLOSO, F.T. Toxidez de alumínio em plântulas de grápia (*Apuleia leiocarpa* Vog. Macbride). **Ciência Rural**, v.34, n.1, p.89- 95, 2004.

FOY, C.D. Plant adaptation to acid, aluminum-toxic soils. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v.19, p.959-987, 1988.

FOY, C.D. **Soil chemical factors limiting plant root growth: advances in soil science**. In: HATFIELD, J.L., STEWART, B.A. (Eds.), *Limitations to Plant Root Growth*. Springer-Verlag, New York, pp.97-149, 1992.

GARZÓN, T. et al. Aluminium-induced alteration of ion homeostasis in root tip vacuoles of two maize varieties differing in Al tolerance. **Plant Science**, v.180, p.709-715, 2011.

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, p.487-494, 2010.

GUNES, A.; INAL, A.; BAGCI, E.G.; COBAN, S. Silicon mediated changes on some physiological and enzymatic parameters symptomatic of oxidative stress in barley grown in sodic-B toxic soil. **Journal Plant Physiology**, v.164, p.807- 811, 2007.

GUNES, A. et al. Antioxidant and stomatal response of grapevine (*Vitis vinifera* L.) to boron toxicity. **Scientia Horticulturae**, v.110, p.279-284, 2006.

GURA, K.M.; PHARM, D. Aluminum contamination in products used in parenteral nutrition: has anything changed? **Nutrition**, v.26, p.585-594, 2010.

HALLIWELL, B. Oxidative stress and neurodegeneration: where are we now? **Journal of Neurochemistry**, v.97, p.1634-1658, 2006.

HALLIWELL, B.; WHITEMAN, M. Measuring reactive species and oxidative damage in vivo and in cell culture: how should you do it and what do the results mean? **British Journal of Pharmacology**, v.142, p.231-255, 2004.

HIRADATE, S.; TANIGUCHI, S.; SAKURAI, K. Aluminum speciation in aluminum-silica solutions and potassium chloride extracts of acidic soils. **Soil Science Society of America Journal**, v.62, p.630-636, 1998.

HODSON, M.J.; EVANS, D.E. Aluminium/silicon interactions in higher plants. **Journal of Experimental Botany**, v.46, p.161-171, 1995.

HORST, W.J.; MARSCHNER, H. Effect of silicon on manganese tolerance of bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.). **Plant and Soil**, v.50, n.1-3, p.287-303, 1978.

HOSSAIN, M.A. et al. Aluminum-induced lipid peroxidation and lignin deposition are associated with an increase in H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> generation in wheat seedlings. **Soil Science and Plant Nutrition**, v.51, p.223-230, 2005.

IBGE, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Indicadores IBGE Estatística da Produção Agrícola**. p. 34. Set. 2013.

JONES, D.L. et al. Spatial coordination of aluminium uptake, production of reactive oxygen species, callose production and wall rigidification in maize roots. **Plant Cell and Environment**, v.29, p.1309-1318, 2006.

KABATA-PENDIAS, A. **Trace elements in soils and plants**. Taylor and Francis Group, 4<sup>a</sup> ed. 2011.

KENNEDY, I.R. **Acid Soil and Acid Rain**. 2ed. Research Studies Press; New York: J. Wiley, 1992. 254p.

KHAN, A.; DOBSON, J.; EXLEY, C. Redox cycling of iron by Ab42. **Free Radical Biology and Medicine**, v.40, p.557-569, 2006.

LI, Z.; XING, F.; XING, D. Characterization of target site of aluminum phytotoxicity in photosynthetic electron transport by fluorescence techniques in tobacco leaves. **Plant Cell Physiology**, v.53, p.1295–1309, 2012.

LIANG, X. H. et al. Induction of autophagy and inhibition of tumorigenesis by beclin. **Nature**, v.402, n.66, p.672–676, 1999.

LIANG, Y.C. et al. Silicon-mediated enhancement of cadmium tolerance in maize (*Zea mays* L.) grown in cadmium contaminated soil. **Chemosphere**, v.45, n.58, p.475-483, 2005.

LIANG, Y.C. et al. Metabolomic analysis of methyl jasmonate treated *Brassica rapa* leaves by 2-dimensional NMR spectroscopy. **Phytochemistry**, v.67, n.78, p.2503–2511, 2006.

LIANG, Y.; SUN, W.; ZHU, Y-G.; CHRISTIE, P. Mechanisms of silicon-mediated alleviation of abiotic stresses in higher plants: A review. **Environmental Pollution**, v.147, p.422-428, 2007.

LLUGANY, M.; POSCHENRIEDER, C.; BARCELÓ, J. Monitoring of aluminium induced inhibition in root elongation in four maize cultivars differing in tolerance to aluminium and proton toxicity, **Plant Physiology**, v.93, p.265- 279, 1995.

LUGOWSKI, S.J. et al. A review of silicon and silicone determination in tissue and body fluids – a need for standard reference materials. **Fresenius Journal Analytical Chemistry**, v.360, p.486-488, 1998.

LUX, A. et al. Silicification in sorghum (*Sorghum bicolor*) cultivars with different drought tolerance. **Physiologic Plantarum**, v.115, p.87-92. 2002.

MA, B. et al. Aluminum-induced oxidative stress and changes in antioxidant defenses in the roots of rice varieties differing in Al tolerance. **Plant Cell Reports** , v.31, p.687-696, 2012.

MA, J.F.; FURUKAWA, J. Recent progress in the research of external Al detoxification in higher plants: a minireview. **Journal of Inorganic Biochemistry**, v.97, p.46-51, 2003.

MA, J.F.; SASAKI, M.; MATSUMOTO, H. Al-induced inhibition of root elongation in corn, *Zea mays* L. is overcome by Si addition. **Plant Soil**, v.188, p.171-176, 1997.

MA, J.F.; MIYAKE, Y.; TAKAHASHI, E. Silicon as a beneficial element for crop plant. In: DATNOFF, L.E.; SNYDER, G.H.; KORNDÖRFER, G.H., eds. **Silicon in agriculture. The Netherlands Journal of Medicine**, Amsterdam, Elsevier, v.7, n.6, p.17-39, 2001.

MA, J.F.; YAMAJI, N. Silicon uptake and accumulation in higher plants. **Trends Plant Scienc**, v.11, p.392-397, 2006.

MAILLOUX, R.J.; LEMIRE, J.; APPANNA, V.D. Hepatic response to aluminum toxicity: Dyslipidemia and liver diseades. **Experimental Cell Research**, v.317, p.2231-2238, 2011.

MAKSIMOVIC, J.D. et al. Silicon modulates the metabolism and utilization of phenolic compounds in cucumber (*Cucumis sativus* L.) grown at excess manganese. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, v.170, n.6, p.739–744, 2007.

MARRONI, N.P. (Ed.) Estresse oxidativo e antioxidantes. Canoas: Ed. ULBRA, 2002. 189 p.

MATICHENKOV, V.V.; CALVERT, D.V. Silicon as a beneficial element for sugarcane. **Journal American Society of Sugarcane Technologists**, v.22, p.21-30, 2002.

MENDES, L. S.; SOUZA, C. H. E.; MACHADO, V. J. Adubação com silício: influência sobre o solo, planta, pragas e patógenos. **Cerrado agrociências: Revista do Centro Universitário de Patos de Minas**. v.2, n. 4, p.51-63, 2011.

MUJKA, J.I.; RUIPÉREZ, F.; INFANTE, I.; UGALDE, J.M.; EXLEY, C.; LOPEZ, X. Pro-oxidant activity of aluminum: stabilization of the aluminum superoxide radical ion. **The Journal of Physical Chemistry A**, v.115, p.6717-6723, 2011.

NEUMANN, D.; NIEDEN, U.Z. Silicon and heavy metal tolerance of higher plant. **Phytochemistry**, v.56, p.685-692, 2001.

PERRY, C.C.; KEELING-TUCKER, T. Aspects of the bioinorganic chemistry of silicon in conjunction with the biometals calcium, iron and aluminium. **Journal of Inorganic Biochemistry**, v.69, p.181-191, 1998.

PRABAGAR, S.; HODSON, M.J.; EVANS, D.E. Silicon amelioration of aluminium toxicity and cell death in suspension cultures of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). **Environmental and Experimental Botany**, v.70, p.266-276, 2011.

SALVADOR, M.; HENRIQUES, J. A. P. (Eds.) **Radicais livres e a resposta celular ao estresse oxidativo**. Canoas: Ed. ULBRA, 2004. 204p.

SAVANT, N.K. et al. Silicon nutrition and sugarcane production: a review. **Journal of Plant Nutrition**, v.22, n.12, p.1853-1903, 1999.

SAVORY, J. et al. Can the controversy of the role of aluminum in Alzheimer's disease be resolved? What are the suggested approaches to this controversy and methodological issues to be considered? **Journal of Toxicology Environmental Health**, v.48, p.615-636, 1996.

SCHAEDLE, M. et al. Response of tree seedlings to aluminum. **Tree Physiology**, v.5, p.337-356, 1989.

SHAN, K. et al. Effect of cadmium on lipid peroxidation, superoxide anion generation and activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings. **Plant Science**, v.161, n.6, p.1135-1144, 2001.

SHI, X.H. et al. Effect of Si on the distribution of Cd in rice seedlings. **Plant and Soil**, v.272, n.1-2, p.53-60, 2005a.

SHI, Q.H. et al. Silicon-mediated alleviation of Mn toxicity in *Cucumis sativus* in relation to activities of superoxide dismutase and ascorbate peroxidase. **Phytochemistry**, v.66, n.13, p.1551-1559, 2005b.

SODHI, C. et al. The development of animal models for the study of necrotizing enterocolitis. **Dis Model Mechanisms**, v.1, n.2-3, p.94-98, 2008.

SWADDLE, T.W. Silicate complexes of aluminum(III) in aqueous systems. **Coordination Chemistry Reviews**, v.219-221, p.665-686, 2001.

TABALDI, L.A. et al. Micronutrient concentration in potato clones with distinct physiological sensitivity to Al stress. **Ciência Rural**, v.39, p.379-385, 2009.

TOMLJENOVIC, L. Aluminum and Alzheimer's disease: after a century of controversy, is there a plausible link? **Journal of Alzheimers Disease**, v.23, p.567-598, 2011.

WESTERMANN, D.T.; DAVIS, J.R. Potato nutritional management changes and challenges into the next century. **American Potato Journal**, v.69, n.23, p.753-767, 1992.

WILLIAMS, D.E.; VLAMIS, J. The effect of silicon on yield and manganese-54 uptake and distribution in the leaves of barley plants grown in culture solutions. **Plant Physiology**, v.32, n.5, p.404-409, 1957.

YAMAMOTO, Y.; KOBAYASHI, Y.; MATSUMOTO, H. Lipid peroxidation is an early symptom triggered by aluminum, but not the primary cause of elongation inhibition in pea roots. **Plant Physiology**, v.125, p.199-208, 2001.

YU, H.N. et al. The effect of aluminum treatments on the root growth and cell ultrastructure of two soybean genotypes. **Crop Protection**, v.30, p.323-328, 2011.