

CARLOS MOACIR BONATO

ABSORÇÃO E METABOLISMO DO ENXOFRE INFLUENCIADOS PELO  
ALUMÍNIO EM DOIS CULTIVARES DE SORGO

Tese apresentada à Universidade  
Federal de Viçosa, como parte das  
exigências do Curso de Mestrado em  
Fisiologia Vegetal, para obtenção do  
título de “Magister Scientiae”

VIÇOSA  
MINAS GERAIS - BRASIL  
JUNHO - 1996

CARLOS MOACIR BONATO

ABSORÇÃO E METABOLISMO DO ENXOFRE INFLUENCIADOS PELO  
ALUMÍNIO EM DOIS CULTIVARES DE SORGO

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Curso de Mestrado em Fisiologia Vegetal, para obtenção do título de “Magister Scientiae”

APROVADA : 9 de fevereiro de 1996.

---

Prof. Renildes Lúcio F. Fontes

---

Prof. Victor Hugo Alvarez V.  
(Conselheiro)

---

Prof. Júlio César L. Neves

---

Prof. Paulo Roberto Mosquim

---

Prof. José Cambraia  
(Orientador)

**A Jéssica, minha filha.**

**A Nicolás, meu filho.**

**A minha esposa, Andréa.**

**A meus pais, Azênia e Gregório.**

## **AGRADECIMENTO**

A Deus, Ser Supremo, pela luz que me tem iluminado e pela oportunidade de existir.

À Universidade Federal de Viçosa, ao Departamento de Biologia Vegetal, à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e à Fundação de Auxílio à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG), pelas concessões das bolsas de estudo.

Aos professores que contribuíram para minha formação, especialmente ao Professor José Cambraia, meu orientador, mestre e exemplo de dedicação, a quem admiro profundamente.

Aos professores Victor Hugo Alvarez Venegas e Renato Sant'Anna, pelo acompanhamento, pelas sugestões e críticas.

Aos funcionários do Laboratório de Biofísica, Carlos e Mauro, pela colaboração e pelo agradável convívio.

Aos colegas de curso e amigos com os quais tive o prazer e a felicidade de tê-los ao meu lado, em especial, a Susana, o Marcelo, a Kacilda, o Ivan e a Elaine, que sempre me estenderam o ombro amigo diante das dificuldades.

Aos meus irmãos, sogros, cunhados e sobrinhos, pelo carinho demonstrado nas horas mais difíceis.

Ao professor Osmar Rodrigues e todas aquelas pessoas que não foram citadas nominalmente, mas que contribuíram sobremaneira para o enaltecimento de meus conhecimentos e a conquista de meus ideais.

## **BIOGRAFIA**

CARLOS MOACIR BONATO, filho de Gregório Augusto Bonato e Azênia Pulh Bonato, nasceu em Espumoso, RS , em 14 de dezembro de 1965.

Em junho de 1987 ingressou na Universidade de Passo Fundo, em Passo Fundo, RS, diplomando-se Engenheiro-Agrônomo em agosto de 1992.

Em março de 1993 iniciou o Curso de Mestrado em Fisiologia Vegetal, na Universidade Federal de Viçosa, em Viçosa, MG, defendendo tese, em fevereiro de 1996.

## CONTEÚDO

	Página
LISTA DE QUADROS.....	vii
EXTRATO.....	ix
ABSTRACT.....	xi
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	8
2.1. Obtenção do material vegetal.....	8
2.2. Determinação do peso da matéria seca e dos teores de S-total, de S-sulfato, de S-orgânico e de Al-total.....	9
2.3. Índice de utilização do S-total.....	10
2.4. Determinação de tióis solúveis totais.....	10
2.5. Atividade da sulfúrilase do ATP.....	10
2.6. Cinética de absorção de sulfato.....	11
2.7. Delineamento experimental.....	12

	página
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	13
3.1. Sintomas visuais de deficiência e aspectos morfológicos.....	13
3.2. Efeito do Al e do S sobre a produção de matéria seca.....	14
3.3. Efeito do Al e do S sobre o teor de Al .....	16
3.4. Efeito do Al sobre a cinética de absorção de sulfato.....	17
3.5. Influência do Al e do S sobre a distribuição das frações sulfuradas.....	19
3.6. Efeito do Al sobre o teor de tióis solúveis totais.....	24
3.7. Efeito do Al sobre a atividade da sulfúrilase do ATP.....	26
4. RESUMO E CONCLUSÕES.....	29
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	31
APÊNDICE.....	39

## LISTA DE QUADROS

	Página
1. Peso da matéria seca da parte aérea e do sistema radicular de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al e de S.....	15
2. Teor de Al na parte aérea e no sistema radicular de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al e de S.....	17
3. Valores das constantes cinéticas de absorção de sulfato de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al, nos meios de cultivo e de absorção.....	19
4. Distribuição das frações sulfuradas na parte aérea de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al e de S.....	21
5. Distribuição das frações sulfuradas no sistema radicular de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al e de S.....	22
6. Índice de utilização do S-total em dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al.....	23
7. Teor de tióis solúveis totais nas folhas e no sistema radicular de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al e de S....	25
8. Atividade total da sulfúrilase do ATP nas folhas e no sistema radicular de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al e de S.....	27
9. Atividade total da sulfúrilase do ATP nas folhas e no sistema radicular de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al e de S.....	28



	Página
1A. Análise de variância da produção de matéria seca da parte aérea (MSPA) e do sistema radicular (MSSR), do teor de Al na parte aérea (TAPA) e no sistema radicular (TASR) de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al e de S.....	40
2A. Análise de variância do teor de S-total na parte aérea (STPA) e no sistema radicular (STSR), do S-orgânico na parte aérea (SOPA) e no sistema radicular (SOSR) e do teor de S-sulfato na parte aérea (SSPA) e no sistema radicular (SSSR) de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al e de S.....	41
3A. Análise de variância do índice de utilização de S-total na parte aérea (IUSPA) e no sistema radicular (IUSSR) de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al.....	41
4A. Análise de variância das constantes cinéticas de absorção de sulfato de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al no meio de cultivo (AIMc) e no meio de absorção (AIMa) .....	42
5A. Análise de variância do teor de tióis solúveis totais nas folhas (TTF) e no sistema radicular (TTSR) de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al e de S.....	43
6A. Análise de variância da atividade da sulfúrilase do ATP nas folhas (ATPF) e no sistema radicular (ATPSR) e da atividade total da sulfúrilase do ATP nas folhas (ATPTF) e no sistema radicular (ATPTSR) de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al e de S.....	44

## EXTRATO

BONATO, Carlos Moacir, M. S., Universidade Federal de Viçosa, junho de 1996. **Absorção e Metabolismo do Enxofre Influenciados pelo Alumínio em Dois Cultivares de Sorgo**. Professor Orientador: José Cambraia. Professores Conselheiros: Renato Sant'Anna e Victor Hugo Alvarez Venegas.

Estudaram-se a absorção e o metabolismo do S influenciados pelo Al em dois cultivares de sorgo, um sensível (BR007A) e outro tolerante (BR006R) ao Al, com o objetivo de esclarecer alguns aspectos da tolerância a este elemento. As plantas, cultivadas em solução nutritiva, pH 4,0, foram submetidas a duas concentrações de Al (0 e 0,185 mM) e a duas concentrações de sulfato (0 e 0,6 mM) durante 10 dias. Determinaram-se, então, os pesos de matéria seca; os teores de Al, S-total, S-orgânico, S-sulfato e tíois totais; as constantes cinéticas de absorção de S; e a atividade da sulfúrilase do ATP. A produção de matéria seca foi bastante reduzida tanto na ausência de S quanto na presença de Al. O Al acumulou-se principalmente no sistema radicular dos dois cultivares, independentemente da presença de S e reduziu o valor das constantes cinéticas  $V_{max}$  e  $K_m$  nos dois cultivares ou apenas no sensível, respectivamente. O  $C_{min}$  foi idêntico nos dois cultivares, não tendo sido influenciado pelo Al. Os efeitos do Al sobre estas constantes foram sempre mais intensos quando as plantas foram cultivadas na sua presença. Os teores das frações sulfuradas decresceram na ausência de S ou na presença de Al nos dois cultivares, especialmente no sistema radicular. As reduções nas frações sulfuradas causadas pelo Al foram sempre maiores na presença de S. O cultivar tolerante, apesar do menor teor de S-total, apresentou índice de utilização deste elemento

na presença de Al maior do que o cultivar sensível, principalmente no sistema radicular. O teor de tióis, independentemente da presença de S, aumentou nos tratamentos com Al, principalmente no sistema radicular. Este aumento, contudo, parece ser uma reação geral da planta ao estresse e não um mecanismo específico de tolerância das plantas de sorgo ao Al. A redução do sulfato pela sulfilase do ATP deu-se, preferencialmente, na parte aérea. A atividade desta enzima, maior no cultivar tolerante, decresceu fortemente na presença de Al, independentemente da presença de S.

## ABSTRACT

BONATO, Carlos Moacir, M.S., Universidade Federal de Viçosa, June, 1996.  
**Sulfur uptake and metabolism affected by aluminum in two sorghum cultivars.** Adviser: José Cambraia. Committee members: Renato Sant'Anna e Victor Hugo Alvarez Venegas.

Sulfur uptake and metabolism influenced by Al were studied in two sorghum cultivars, one Al-sensitive (BR007A) and other Al-tolerant (BR006R), with the main objective to better understand some aspects of Al tolerance. Plants grown in nutrient solution, pH 4.0, were exposed to two Al concentrations (0 and 0.185 mM) and to two S concentrations (0 and 0.6 mM) during 10 days. Dry weight, Al, total-S, organic-S, sulfate-S, soluble thiol concentrations, kinetic constant of S uptake and ATP sulfurylase activity were determined. Dry weight yield was strongly reduced in the absence of S and, or presence of Al. Aluminum accumulated mainly in the root system of both cultivars, independent of the presence of S. The kinetic constants:  $V_{max}$  and  $K_m$  were reduced in the presence of Al in both cultivars or only in the Al-sensitive cultivar, respectively. The  $C_{min}$  was identical in the two cultivars and did not change with Al treatment. Aluminum effects on those kinetic constants were always stronger when Al was added to the growth medium than in the absorption medium. The concentration of the various S fractions decreased in the S absence or Al presence, especially in the root system of both cultivars. The Al-induced reductions in these S fractions were always stronger when S was present. Although showing lower S-total concentration the Al-tolerant cultivar had in the presence of Al a higher S utilization index than the Al-sensitive one. The thiol concentration increase with

Al treatment independent of S presence, especially in the root system. This increase however seems to be a general plant reaction to the stress rather than a specific Al tolerance mechanism in sorghum. The sulfate reduction, based on ATP sulfurylase activity occurred mainly in the leaves. The activity of this enzyme, higher in the Al-tolerant cultivar, was strongly reduced by Al in both cultivars, whether S was present or not in the growth medium.

## 1. INTRODUÇÃO

Em diferentes regiões do mundo, a presença de Al trocável ( $\text{Al}^{3+}$ ), em níveis tóxicos para as plantas cultivadas, é uma característica dos solos ácidos (FLOSS, 1992). Segundo KOCHIAN (1995), 40% de todo solo arável do Planeta é ácido, e, no Brasil, cerca de 1,8 milhão de  $\text{km}^2$  desses solos está sob cerrado, ou seja, 20% do território brasileiro está sujeito à toxidez do Al (EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA - EMBRAPA, 1978; CAMBRAIA, 1989).

A toxidez do Al é importante fator limitante do crescimento dos cereais nos solos sob cerrado, no Brasil (FAGERIA e ZIMMERMANN, 1979). A toxidez desse elemento é particularmente severa em solos com pH abaixo de 5,0, mas pode ocorrer em valores de pH de até aproximadamente 5,5 (FOY, 1992). As formas do Al consideradas como responsáveis pela toxidez deste elemento para as plantas são os monômeros  $\text{Al}^{3+}$  e  $\text{Al}(\text{OH})^{2+}$  (PAVAN e BINGHAN, 1982; KOCHIAN, 1995), presentes na faixa de pH de 4,0 a 5,0. Quando presentes em quantidades elevadas no solo, o Al trocável, que passa à solução, atua essencialmente sobre o sistema radicular das plantas, modificando sua anatomia e interferindo na absorção e no transporte de água e nutrientes (FOY, 1966 e 1992), na deposição de polissacarídeos nas paredes celulares (FOY, 1974) e na atividade de algumas enzimas.

As células das raízes de plantas estressadas por Al podem sofrer alterações citológicas, ocasionando paralisação no seu crescimento. O Al

interfere no processo de divisão celular, principalmente na replicação do DNA, durante a interfase (CLARKSON, 1966 e 1969; MINOCHA et al., 1992).

Em geral, o Al reduz os teores e interfere na absorção, no transporte e uso de vários nutrientes (FOY, 1974; CALBO e CAMBRAIA, 1980; ROY et al., 1988; FOY e FLEMING, 1978).

A fisiologia da tolerância de plantas ao Al foi revisada por FOY (1974); FOY e FLEMING (1978); TAYLOR (1988); ROY et al. (1988); FURLANI (1989); e, mais recentemente, por KOCHIAN (1995). Muitos mecanismos têm sido propostos, talvez, porque a tolerância ao Al seja controlada em algumas espécies por apenas um gene dominante, mas, em outras, dois ou mais genes podem estar envolvidos (FOY, 1974).

Ainda não são muito claras as modificações bioquímicas e fisiológicas, associadas ao mecanismo de tolerância das plantas ao Al, que se relacionam com o comportamento diferencial entre cultivares (KOCHIAN, 1995). Muitos mecanismos fisiológicos permanecem desconhecidos, provavelmente em razão dos efeitos variados do Al nas plantas (FOY e FLEMING, 1978).

Algumas evidências confirmam que a tolerância de certas plantas ao Al está relacionada com a capacidade de absorção e metabolização do P. Na presença de Al, o P é parcialmente adsorvido/precipitado na forma de fosfato de Al, no espaço livre aparente (ELA). A absorção do P é, pois, reduzida (CALBO e CAMBRAIA, 1980), observando-se sintomas de sua deficiência nas plantas. Nas células, o Al passa a interferir com o metabolismo de açúcares fosforilados, nucleotídeos e ácidos nucléicos, inclusive DNA (MATSUMOTO et al., 1976). O Al forma complexo com ATP e inibe as ATPases (CALBO e CAMBRAIA, 1980) e outras fosfatases da membrana plasmática, dificultando ou impedindo a utilização da energia contida nas ligações do ATP pelas células. Segundo esta hipótese, as plantas tolerantes ao Al são aquelas capazes de absorver mais o P ou utilizá-lo mais eficientemente.

Alguns cultivares de trigo, cevada, arroz, ervilha e milho tolerantes ao Al promovem aumento do pH da solução nutritiva ou da rizosfera, diminuindo, assim, a solubilidade e a toxidez desse elemento (FOY e FLEMING, 1978). Este fato poderia ser atribuído à maior absorção do nitrato, em detrimento do amônio (FOY e FLEMING, 1978). Estudos de cinética de absorção do nitrato mostram que o Al reduz drasticamente o  $V_{max}$  e aumenta o  $K_m$  do transportador

(CAMBRAIA et al., 1989). Cultivares tolerantes parecem apresentar a enzima redutase do nitrato menos sensível ao Al (FOY e FLEMING, 1978; CAMBRAIA et al., 1989), podendo manter, conseqüentemente, maior assimilação de N (ROY et al., 1988).

Segundo FOY e FLEMING (1978), a tolerância ao Al por parte de alguns cultivares de trigo, cevada, soja e feijão está associada à capacidade de a planta resistir à deficiência de Ca, induzida pelo Al. Absorção de quantidades reduzidas de Ca é, em geral, observada em plantas injuriadas pelo Al (CLARKSON 1969), podendo ser restaurada pelo aumento na concentração desta. O Al reduz tanto a quantidade de Ca associada com o espaço livre aparente quanto sua taxa de absorção pela plasmalema. Sugeriu-se que o Al neutralizaria as cargas negativas dos poros do ELA, reduzindo sua capacidade de ligar Ca. A partir disso, foi postulado que Al deveria aumentar a capacidade do ELA de ligar ânions e a absorção total de ânions pelas plantas. Recentemente, foi sugerido um efeito do Al sobre a proteína chamada calmodulina (CaM) (KOCHIAN, 1995). A afinidade desta proteína pelo Al é cerca de 10 vezes maior do que pelo Ca, e a ligação do Al à molécula da CaM provoca mudanças conformacionais, resultando em perda total de sua capacidade regulatória (Siegel e Haug, 1983, citados por KOCHIAN, 1995). Considerando a importância da CaM para vários processos regulados pelo Ca, admite-se como certa a participação deste sistema no mecanismo de tolerância ao Al.

A formação de complexos solúveis de ácidos orgânicos com Al pode eliminar sua toxidez em plantas (MIYASAKA et al., 1991; DELHAIZE et al., 1993). Estes ácidos produzidos pelas plantas funcionam como quelantes do Al, formando um sistema de desintoxicação ou proteção (DELHAIZE e RYAN, 1995). Em um cultivar tolerante de sorgo foi encontrada uma concentração substancialmente mais elevada de ácido transaconítico e málico do que no cultivar sensível (CAMBRAIA et al., 1983). MIYASAKA et al. (1991) verificaram aumento de 70 vezes no teor de citrato em cultivares tolerantes de feijão, submetidos a níveis tóxicos de Al por um período de oito dias. DELHAIZE e RYAN (1995) admitem que o malato possa funcionar como quelante do Al no ápice radicular, evitando a toxidez deste elemento por exclusão. Segundo SUHAYDA e HAUG (1986), os ácidos orgânicos, principalmente o cítrico, são



capazes de diminuir ou até eliminar totalmente os efeitos do Al sobre a fluidez da membrana e sobre a atividade da  $Mg^{++}$ -ATPase de frações isoladas de membrana plasmática.

A membrana plasmática é, provavelmente, um dos mais importantes locais de ligação e injúria pelo Al (CAMBRAIA, 1989). O Ca, essencial para a integridade estrutural e a permeabilidade das membranas biológicas, apresenta-se, usualmente, ligado às cargas negativas dos fosfolípidios, conferindo às membranas a correta fluidez, necessária ao desempenho de sua função. O Al, em função de sua maior carga elétrica, é capaz de deslocar o Ca ou qualquer outro cátion divalente destes sítios negativos. A membrana na presença de Al apresenta menor fluidez e maior permeabilidade, facilitando a perda de metabólitos essenciais para o meio exterior. Além disso, o Al, provavelmente por modificar a interação lipídio e proteína, causa inibição de várias enzimas localizadas nas membranas, como  $H^+$ ,  $K^+$ ,  $Mg^{++}$ -ATPase (CALBO e CAMBRAIA, 1980) e  $Ca^{++}$ -ATPase, aumentando, conseqüentemente, o potencial elétrico através da membrana (SUHAYDA e HUAG, 1986).

Há muitos trabalhos mostrando a influência do Al sobre o metabolismo de Ca, P, N, Mg e outros elementos, mas pouco se tem estudado acerca da influência do Al sobre a absorção e, principalmente, sobre o metabolismo do S.

A deficiência de S pode causar redução na taxa fotossintética líquida, pelo decréscimo no conteúdo de clorofila e pela redução da abertura estomática. Além disso, este nutriente é constituinte dos aminoácidos cisteína e metionina, importantes na composição de proteínas (MARSCHNER, 1995).

O S na forma de  $SO_2$  pode ser absorvido pela parte aérea das plantas superiores (KANNAN, 1986; TAIZ e ZEIGER, 1991; SALISBURY e ROSS, 1992), mas a maior parte dele é absorvida na forma de sulfato ( $SO_4^{2-}$ ) pelas raízes.

A absorção do sulfato pelas raízes é um processo ativo (MARSCHNER, 1995), provavelmente mediado por um carreador protéico específico (ANSARI e BOWLING, 1972; SCHIFF e HODSON, 1973; SCHIFF, 1983), cuja natureza em plantas superiores ainda é desconhecida (SCHMIDT e JAGER, 1992). Em solos com pH baixo, como os solos sob cerrado, a absorção de sulfato é mais intensa, podendo ocorrer mediante um sistema de co-transporte  $2H^+/SO_4^{2-}$  (LIN, 1981).

A absorção e o acúmulo de sulfato são influenciados por diversos fatores, como a presença de cisteína, selenato (LEGGETT e EPSTEIN, 1956; SMITH e LANG, 1988) e nitrato. No caso do nitrato parece haver algum tipo de regulação conjunta na atividade das enzimas envolvidas nos metabolismos de S e de N, ocorrendo forte interação entre os metabolismos desses íons (LAKKINENI et al., 1990).

A absorção de sulfato, além de aumentar com o decréscimo do pH (LEGGETT e EPSTEIN, 1956; SMITH e CHEEMA, 1985), parece ser regulada pela concentração intracelular deste ânion.

A maior parte do S absorvido é transportada para a parte aérea, onde se dá sua redução. Algumas espécies, entretanto, são capazes de reduzir parte do sulfato em suas raízes, podendo este ser encontrado na seiva do xilema sob a forma de metionina e, em menor proporção, como cisteína e glutathione (PATE, 1965).

O sulfato transportado para as células foliares pode ser incorporado em compostos orgânicos via rota assimilatória ou armazenado como sulfato livre nos vacúolos. O sulfato vacuolar constitui, em alguns casos, até 99% do S total, como se observa em *Lemna minor* (SALYSBURY e ROSS, 1992).

O processo de assimilação envolve a redução do sulfato e a formação de intermediários antes da incorporação do S reduzido a compostos orgânicos. Em plantas superiores, as enzimas responsáveis pela redução e assimilação do sulfato estão localizadas nos cloroplastos das células da folha e nos proplastídeos das células corticais da raiz. Nas plantas C<sub>4</sub>, os cloroplastos das células da bainha do feixe vascular são os principais sítios de redução do S (TAIZ e ZEIGER, 1991).

O primeiro passo na assimilação do S é a ativação do íon  $\text{SO}_4^{2-}$  pelo ATP. Nesta reação, a enzima sulfúrilase do ATP cataliza a substituição de dois grupos fosfatos do ATP por um grupo sulfúril, formando adenosina fosfosulfato (APS) e pirofosfato. Para a redução, o grupo sulfúril da APS liga-se a um tiol (-SH) de um carreador de baixo peso molecular, provavelmente a glutathione reduzida. Segue-se a transferência de elétrons da ferredoxina para a redução do grupo tiosulfato e a incorporação/assimilação do grupo -SH à cisteína. A cisteína, como primeiro produto estável formado, atua como precursor para a

síntese de todos os outros compostos orgânicos sulfurados, sendo essencial para a síntese de proteínas (MARSCHNER, 1995).

A enzima sulfúrilase do ATP, como descrito acima, cataliza a primeira reação do processo de assimilação do sulfato inorgânico (ADAMS e JOHNSON, 1968). Esta enzima é amplamente distribuída na natureza e parece ser formada por um dímero assimétrico de 57 kD por subunidade (OSSLUND et al., 1982). A atividade da enzima é regulada tanto pela nutrição do S quanto pela do N. A sulfúrilase do ATP é reprimida quando existe S suficiente para suportar um crescimento ótimo, sendo desreprimida quando o S se torna limitante para o crescimento (REUVENY e FILNER, 1977). Desta forma, a assimilação do S estaria sujeita a dois tipos de controle: um mecanismo de controle negativo, em que o produto final, possivelmente um composto contendo S reduzido, atuaria no sentido de reprimir a síntese da enzima, e um mecanismo de controle positivo, em que os produtos da assimilação do N atuariam na desrepressão da síntese da enzima sulfúrilase do ATP (REUVENY e FILNER, 1977; ZINK, 1984).

Recentemente, KNECHT et al. (1995) demonstraram uma relação direta entre a atividade da sulfúrilase do ATP e o aumento de fitoquelatinas, em plantas expostas a metais pesados.

Estudos envolvendo Al e S quanto a aspectos metabólicos são bastante escassos em plantas. GOSNELL e LONG (1970) constataram marcante redução do conteúdo de Al em folhas de cana-de-açúcar tratadas com S em relação aos controles. Por outro lado, CAMBRAIA et al. (1987) observaram reduções significativas nos teores de sulfato em raízes de um cultivar de sorgo sensível e um tolerante, submetidos a 5 mg/L de Al, e na parte aérea do cultivar sensível. FAGERIA e CARVALHO (1982) testando o efeito de cinco diferentes concentrações de Al, em pH 4,0, na composição química de 30 cultivares de arroz, constataram decréscimo no conteúdo de S somente em altas concentrações de Al (40 e 60 mg/L). A redução nos teores de S na parte aérea, causada pela concentração mais elevada de Al, foi considerada alta em 20% dos cultivares, média em 57% dos cultivares e baixa em 23% dos cultivares.

KINRAIDE e PARKER (1987), testando o efeito de  $AlSO_4^+$  em plântulas de trigo e trevo vermelho, concluíram que esta forma foi atóxica e 10 vezes

menos tóxica do que o  $\text{Al}^{3+}$ , respectivamente. TANAKA et al. (1987), comparando a toxidez das formas  $\text{Al}^{3+}$  e  $\text{AlSO}_4^+$ , verificaram que, na presença de sulfato, o íon  $\text{AlSO}_4^+$  predomina, seguido de  $\text{Al}^{3+}$  em pH 4,0; enquanto o  $\text{AlSO}_4^+$  e  $\text{Al}(\text{OH})_2^+$  predominam em pH 5,0. Neste trabalho, o  $\text{AlSO}_4^+$  mostrou-se, também, não-tóxico ou muito menos tóxico do que a forma  $\text{Al}^{3+}$ . NOBLE et al. (1988) verificaram que com o aumento na concentração de  $\text{CaSO}_4$  na solução nutritiva havia aumento na concentração do íon  $\text{AlSO}_4^+$ , decréscimo proporcional na concentração de  $\text{Al}^{3+}$  em pH 4,2 e, portanto, menor inibição do crescimento radicular nas plantas de soja testadas.

Não se sabe, ainda, se o efeito tóxico do Al sobre a absorção do sulfato ocorre diretamente sobre o transportador ou sobre as enzimas da redução/assimilação ou se é indireto, eliminando o suprimento de energia para este sistema (CAMBRAIA et al., 1987).

Como estudos envolvendo conjuntamente enxofre e alumínio são escassos e pouco elucidativos, e na tentativa de contribuir para o esclarecimento da ação tóxica do Al em sorgo, resolveu-se estudar a influência do Al sobre alguns aspectos da absorção e do metabolismo do S em dois cultivares de sorgo, com tolerância diferencial ao Al.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

Nos experimentos, foram utilizados dois cultivares de sorgo (**Sorghum bicolor** L. Moench), com tolerância diferencial ao Al, sendo o BR007A o cultivar sensível e o BR006R o cultivar tolerante ao Al, fornecidos pelo Centro Nacional de Pesquisa de Milho e Sorgo, em Sete Lagoas, MG.

### 2.1. Obtenção do material vegetal

As sementes, selecionadas quanto ao tamanho e forma, após tratamento com hipoclorito de sódio 2%, durante 15 min e lavagem em água corrente e em água desmineralizada, foram colocadas para germinar em cartuchos de papel- toalha (pH neutro) imersos em vasos contendo solução nutritiva de CLARK (1975), com 1/3 da força iônica, sob arejamento. Nos primeiros três dias de germinação, os cartuchos de papel foram cobertos com sacos plásticos para se criar uma câmara úmida. Após esse período, os sacos foram removidos, ficando as plântulas por mais quatro dias nos cartuchos.

Plântulas de sete dias foram selecionadas quanto à uniformidade em tamanho e transferidas em número de quatro para vasos plásticos com capacidade de 1,5 L, contendo solução nutritiva completa de CLARK (1975), pH 4,0, em que permaneceram por três dias. Após este período, as plântulas foram transferidas para solução nutritiva de CLARK (1975), pH 4,0, contendo duas doses de  $SO_4^{2-}$  (0 e 0,6 mM) na forma de  $MgSO_4$  e duas doses de Al (0 e 0,185 mM) na forma de  $AlCl_3$ . Na dose de S igual a 0 (zero), o Mg foi adicionado na forma de  $MgCl_2$ . Todos os experimentos foram conduzidos em

sala de crescimento com temperatura controlada ( $25\pm 3^{\circ}\text{C}$ ), fluxo de fótons de  $230\ \mu\text{mol m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$  e fotoperíodo de 16 h. Os vasos receberam arejamento contínuo, e o pH da solução nutritiva foi ajustado diariamente para 4,0 mediante a adição de HCl 1,0 N ou NaOH 1,0.

## **2.2. Determinação do peso da matéria seca e dos teores de S-total de S-sulfato, de S-orgânico e de Al-total**

Após 10 dias de exposição aos tratamentos, as plantas foram colhidas, lavadas em água corrente e, a seguir, em água desmineralizada, secas em papel-toalha, ficando expostas ao ar durante 15 min, e divididas em raízes e parte aérea. A matéria seca foi determinada após a secagem do material vegetal em estufa a  $75^{\circ}\text{C}$  até peso constante. Amostras de 100 mg de matéria seca de cada unidade experimental, previamente triturada em moinho elétrico (WIG-L-BUG AMALGAMATOR), foram submetidas à digestão nítrico-perclórica (ALLAN, 1969).

O S-total e o S-sulfato foram determinados nos extratos minerais, pela técnica turbidimétrica de BLANCHARD et al. (1965), modificada. Tomou-se uma alíquota do digerido de cada amostra, ajustou-se o pH para 1,3 com  $\text{NH}_4\text{OH}$  8,0 N e adicionou-se o reagente de trabalho, constituído de  $\text{BaCl}_2\cdot 2\text{H}_2\text{O}$  (70 g/L), goma arábica (0,7 g/L),  $\text{MgCl}_2\cdot 6\text{H}_2\text{O}$  (28,8 g/L),  $\text{CH}_3\text{COONH}_4$  (2,77 g/L),  $\text{KNO}_3$  (0,60 g/L) e etanol 98% (20,16 mL/L). A turbidez produzida foi determinada em espectrofotômetro HITACHI U - 1100, no comprimento de onda de 420 nm.

A determinação do S-sulfato na matéria seca foi feita após sua extração, segundo metodologia descrita por JONES (1975), com algumas modificações. Adicionaram-se 5 mL de ácido acético (2%) a 100 mg de matéria seca moída, incubando a mistura à temperatura ambiente durante 30 min, sob agitação. Clarificou-se a amostra com adição de 200 mg de carvão ativado, agitando-se por mais 20 min. Em seguida, a amostra foi filtrada em filtros de passagem lenta, tomando-se, em seguida, alíquotas do filtrado para determinação do S-sulfato. Tendo sido ajustado o pH do filtrado para 1,3, adicionou-se o reagente de trabalho, determinando, então, o S-sulfato pela técnica de BLANCHARD et al. (1965). O S-orgânico foi calculado pela diferença entre o S-total e o S-sulfato.

O Al foi determinado no extrato nítrico-perclórico pela técnica da aluminona (WANG e WOOD, 1973).

### 2.3. Índice de utilização do S-total

Para a determinação do índice de utilização de S-total, utilizou-se a seguinte fórmula, desenvolvida por SIDDIQI e GLASS (1981):

$$I = \frac{W_2}{W_1} \times \frac{C_1}{C_2}$$

em que

- I = índice de utilização de S-total;
- $W_1$  = peso da matéria seca na ausência de S na solução nutritiva;
- $W_2$  = peso da matéria seca na presença de S na solução nutritiva;
- $C_1$  = concentração de S-total na planta, na ausência de S na solução nutritiva; e
- $C_2$  = concentração de S-total na planta, na presença de S na solução nutritiva.

### 2.4. Determinação de tióis solúveis totais

Para a extração do teor de tióis solúveis totais, 500 mg de matéria fresca de cada parte da planta foram homogeneizados em almofariz de porcelana, em nitrogênio líquido, e adicionaram-se 5 mL do tampão constituído de EDTA 1 mM e de ácido acético 0,1 M, com o pH ajustado para 2,0, mediante o uso de HCl 1 N. Após centrifugação do homogeneizado a 10.000 x g durante 30 min retirou-se alíquota de 1,0 mL do sobrenadante, à qual acrescentaram 2,0 mL do reagente de Ellman (OBATA e UMEBAYASHI, 1993). O teor de tióis solúveis totais foi determinado com base na absorvância medida no comprimento de onda de 412 nm, utilizando-se uma curva-padrão de cisteína (OBATA e UMEBAYASHI, 1993).

### 2.5. Atividade da sulfúrilase do ATP

A enzima sulfúrilase do ATP foi extraída segundo metodologia descrita por SCHMUTZ e BRUNOLD (1982). Amostras de 500 mg do material vegetal (folha ou raiz) fresco foram homogeneizadas em nitrogênio líquido e tampão Tris-HCl 0,1 M, pH 8 contendo  $MgCl_2$  2 mM, KCl 100 mM e DTE 10 mM, em almofariz de porcelana, na proporção de 10 mL de tampão por grama de tecido

fresco. O homogenato foi centrifugado a 10.000 x g durante 15 min e o sobrenadante, utilizado para a avaliação da atividade da enzima.

A atividade da sulfúrilase do ATP foi determinada com base na metodologia descrita por ADAMS e JOHNSON (1968), com algumas modificações. A 0,8 mL do meio de reação, contendo 18,75  $\mu\text{mol}$   $\text{MgCl}_2$ , 187,5  $\mu\text{mol}$  de tampão Tris-HCl, pH 9,0 e 4,69  $\mu\text{mol}$  de  $\rho\text{CMB}$  ( $\rho$ cloromercuribenzoato) foi adicionado 0,2 mL do extrato enzimático, seguindo-se incubação a 25°C durante 5 min. A seguir, adicionou-se ao meio 0,5 mL de uma solução contendo 60  $\mu\text{mol}$  de  $\text{Na}_2\text{MoO}_4$  (ou 120  $\mu\text{mol}$  NaCl para o branco) e 30  $\mu\text{mol}$  de ATP, sendo feita nova incubação a 25°C. Após 20 min paralisou-se a reação com a adição de 1 mL de ácido tricloroacético 10% p/v gelado. Após centrifugação, tomou-se uma alíquota de 0,1 mL do sobrenadante e determinou-se o fosfato inorgânico liberado pela metodologia proposta por LINDEMANN (1958).

## 2.6. Cinética de absorção de sulfato

Plântulas de dois cultivares de sorgo, obtidas após sete dias de embebição das sementes foram expostas ao Al nas concentrações de 0 e 0,185 mM, durante 10 dias, em vasos contendo 500 mL de solução nutritiva de CLARK, pH 4,0. Vinte e quatro horas antes do ensaio de exaustão, a solução nutritiva passou a ser renovada de seis em seis horas, mudando-se a concentração de sulfato para 5  $\mu\text{M}$ . No momento do ensaio propriamente dito renovou-se novamente a solução nutritiva, e metade das plantas de cada concentração de Al foi tratada com este elemento na concentração de 0,185 mM, adicionando-se, então, 1 mL de  $\text{Na}_2^{35}\text{S}\text{O}_4$  (0,042 MBq/mL) em todos os vasos. O ensaio de esgotamento do sulfato da solução nutritiva foi realizado de acordo com a metodologia proposta por CLAASSEN e BARBER (1974). Após a introdução das plantas na solução de absorção, passou-se a coletar alíquotas de 1,0 mL de cada vaso, a intervalos de 60 min, até que o nível da radioatividade da solução nutritiva se estabilizasse, isto é, até que houvesse equilíbrio entre o influxo e efluxo do ânion sulfato (obtenção do  $C_{\text{min}}$ ). A quantidade de radioatividade em cada alíquota, após adição de 10 mL do coquetel de cintilação líquida, constituído de difenil oxaxol (PPO) (5 g/L), naftaleno (100 g/L) e dioxano (q.s.q.1L), foi determinada em espectrômetro beta



de cintilação líquida, Beckman, modelo LS 233. Após o término do experimento, as raízes das plantas foram destacadas, lavadas com água destilada e secas em estufa a 75°C, até peso constante, para a determinação do peso da matéria seca. De posse desses dados foram estimados os valores das constantes cinéticas,  $K_m$ ,  $V_{max}$  e  $C_{min}$  mediante aproximação gráfico-matemática sugerida por RUIZ (1985). Os valores de  $V_{max}$  foram expressos com base no peso seco das raízes.

## **2.7. Delineamento experimental**

Os tratamentos foram dispostos num esquema fatorial ( 2 x 2 x 2), correspondendo, respectivamente, aos dois cultivares, às duas doses de Al e às duas doses de S, no delineamento de blocos casualizados com três repetições. No ensaio de cinética de absorção utilizou-se um esquema fatorial (2 x 2 x 2) constituído de dois cultivares, duas doses de Al em crescimento e duas doses de Al colocadas no meio de absorção.

Os resultados foram submetidos à análise de variância, sendo as médias comparadas pelo teste Tuckey, a 5 % de probabilidade.

### **3. RESULTADOS E DISCUSSÃO**

#### **3.1. Sintomas visuais de deficiência e aspectos morfológicos**

As plantas crescidas em solução nutritiva que não receberam S apresentaram sintomas de deficiência deste elemento, após três dias de cultivo. Observaram-se arroxamento da parte aérea e clorose das folhas jovens, conforme descrito por WILKINSON (1994) e MARSCHNER (1995), indicando baixa taxa de translocação de sulfato (DIJKSHOORN e van WIJK (1967). As plantas, 10 dias após a aplicação dos tratamentos, apresentaram supressão do seu crescimento, tanto da parte aérea como do sistema radicular, sendo este efeito mais evidente no cultivar sensível ao Al.

As plantas submetidas a 0,185 mM de Al em solução nutritiva apresentaram, após três dias, início de clorose internerval (ROY et al., 1988), culminando com clorose acentuada no final do experimento. O cultivar tolerante apresentou clorose internerval menos acentuada, demonstrando tolerância diferencial ao Al. Além disso, as plantas expostas ao Al apresentaram restrição no crescimento da parte aérea e do sistema radicular, diminuição de ramificações, engrossamento das raízes e escurecimento dos ápices radiculares, conforme verificado por FOY (1978, 1992), ROY et al. (1988) e KOCHIAN (1995). O cultivar tolerante, ao contrário do sensível, apresentou maior número de pequenas ramificações no sistema radicular.

As plantas crescidas na ausência de S e na presença do Al apresentaram sintomas visuais (modificações morfológicas e de crescimento) característicos da deficiência de S e da toxidez do Al ao mesmo tempo.

### **3.2. Efeito do Al e do S sobre a produção de matéria seca**

A produção de matéria seca da parte aérea e do sistema radicular foi grandemente influenciada pela presença do Al e pela ausência do S na solução nutritiva (Quadro 1).

Na parte aérea, na ausência do Al, houve aumento de 3,4 e 3,8 vezes no peso de matéria seca dos cultivares sensível e tolerante, respectivamente, com a adição de sulfato à solução nutritiva, tendo os cultivares diferidos entre si nas duas doses de S em solução (Quadro1). O cultivar tolerante apresentou, em média, 1,7 vez maior peso de matéria seca do que o cultivar sensível. A menor produção de matéria seca, quando se omitiu o sulfato em solução nutritiva, deve-se, provavelmente, à redução na biossíntese dos aminoácidos, cisteína e metionina (WILKINSON 1994; MARSCHNER, 1995), essenciais para o crescimento de plantas. Além disso, os cloroplastos contêm proteínas ricas em S (BOUMA, 1975; MASCARENHAS, 1977), e a deficiência deste parece afetar consideravelmente a morfologia dos cloroplastos (BASZYNSKI et al., 1972; HALL et al., 1972; WHATLEY, 1984), com conseqüente queda de produção de matéria seca.

Na presença de Al, o aumento na produção de matéria seca na parte aérea observado com a adição do S em solução nutritiva foi menor do que na ausência de Al, demonstrando a inibição ocasionada por este cátion. O cultivar tolerante acumulou em média 1,4 vez mais matéria seca do que o cultivar sensível. Na presença de Al ocorreu ligeiro aumento na produção de matéria seca na ausência de sulfato, havendo, porém, redução quando este ânion estava presente, nos dois cultivares.

Nas raízes, o aumento no peso da matéria seca com a adição de sulfato à solução nutritiva foi menor do que o observado na parte aérea. O cultivar tolerante apresentou maior incremento no peso da matéria seca que o cultivar sensível nas duas doses de S em solução.

Quadro 1 - Peso da matéria seca da parte aérea e do sistema radicular de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al e de S

Doses do elemento		Matéria seca			
		Parte aérea		Sistema radicular	
Al	S	Sensível	Tolerante	Sensível	Tolerante
mM		g/vaso			
0	0	<sup>b</sup> 0,19 Bb	<sup>b</sup> 0,30 Ba	<sup>a</sup> 0,18 Bb	<sup>a</sup> 0,29 Ba
	0,6	<sup>a</sup> 0,65 Ab	<sup>a</sup> 1,15 Aa	<sup>a</sup> 0,24 Ab	<sup>a</sup> 0,48 Aa
0,185	0	<sup>a</sup> 0,24 Bb	<sup>a</sup> 0,35 Ba	<sup>a</sup> 0,18 Ba	<sup>b</sup> 0,17 Ba
	0,6	<sup>b</sup> 0,49 Ab	<sup>b</sup> 0,70 Aa	<sup>a</sup> 0,22 Ab	<sup>b</sup> 0,37 Aa

As médias, seguidas pelas mesmas letras maiúsculas nas colunas e minúsculas nas linhas para cada dose de S e pela mesma letra sobrescrita e subscrita à esquerda para cada dose de Al, para cada parte da planta, não diferem estatisticamente pelo teste Tuckey, a 5% de probabilidade.

Na presença do Al, as raízes apresentaram aumento de aproximadamente 22 e 118% no peso da matéria seca em resposta à adição de sulfato à solução nutritiva, para os cultivares sensível e tolerante, respectivamente. Na presença do sulfato, o cultivar tolerante apresentou produção de matéria seca significativamente superior à do cultivar sensível.

O Al reduziu significativamente a produção de matéria seca das raízes apenas no cultivar tolerante, independentemente da presença de sulfato na solução nutritiva. Segundo ROY et al. (1988) e KOCHIAN (1995), o Al causa anormalidades no sistema radicular em várias espécies, incluindo redução ou inibição do crescimento da raiz principal, necrose e indução à formação de raízes laterais numerosas e conseqüente redução no peso de matéria seca, tanto na parte aérea quanto no sistema radicular.

O cultivar tolerante não apenas apresenta maior capacidade de produção de matéria seca, independentemente da presença de Al, como também foi mais tolerante à deficiência do S em solução nutritiva.

### 3.3. Efeito do Al e do S sobre o teor de Al

O teor de Al na parte aérea, na ausência de Al no meio de cultivo, foi bastante baixo e, quer na presença, quer na ausência de S, não foi estatisticamente diferente nos dois cultivares (Quadro 2). Já, na presença de Al, os teores deste elemento aumentaram significativamente, tanto na presença como na ausência de S, exceto no cultivar sensível que, na ausência deste ânion em solução, não diferiu estatisticamente daquele observado em plantas crescidas na ausência de Al. O cultivar tolerante, nesta condição, apresentou teor de Al maior do que o cultivar sensível. Segundo ROY et al. (1988), o Al na parte aérea de cultivares tolerantes liga-se à parede celular da epiderme e das células do mesófilo, não alcançando, assim, os sítios metabólicos nas células. Por outro lado, embora o Al não seja um elemento essencial, em baixas concentrações, algumas vezes, tem-se mostrado benéfico a muitas plantas (FOY, 1984; MARSCHNER, 1995), corrigindo a toxicidade de fósforo (CLARK, 1977) e de Fe (ROY et al. 1988) e agindo algumas vezes como fungicida (KO e HORA, 1972).

A adição de sulfato à solução nutritiva aumentou significativamente o teor de Al na parte aérea, apenas no cultivar sensível e na presença deste cátion.

No sistema radicular, mesmo na ausência de Al, observou-se maior teor deste elemento em relação à parte aérea nas duas doses de S estudadas (Quadro 2). O cultivar sensível apresentou, na presença de S, um teor de Al 2,5 vezes superior ao do cultivar tolerante. Na ausência de S, entretanto, não houve diferença significativa entre os dois cultivares. Na presença de Al observou-se aumento médio de 7,8 vezes no teor deste elemento. Resultados semelhantes foram obtidos por GONÇALVES (1994), com os mesmos cultivares de sorgo utilizados neste trabalho. Os teores mais elevados de Al foram encontrados nas raízes do cultivar tolerante, na presença de S, e no cultivar sensível, na ausência de S. Deve-se ressaltar, no entanto, que o cultivar tolerante, embora tenha apresentado em média maior teor de Al, manteve seu crescimento, características morfológicas e funções metabólicas sempre em níveis mais elevados que o cultivar sensível. TAYLOR (1991) acredita que os cultivares tolerantes ao Al possuem um mecanismo de exclusão

do metal. Este mecanismo poderia envolver a produção de ácidos orgânicos pelo ápice

Quadro 2 - Teor de Al na parte aérea e no sistema radicular de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al e de S

Doses do elemento (mM)		Teor de Al			
Al	S	Parte aérea		Sistema radicular	
		Sensível	Tolerante	Sensível	Tolerante
mM		mg kg <sup>-1</sup> MS			
0	0	<sup>a</sup> 8,3Aa	<sup>b</sup> 3,9Aa	<sup>b</sup> 134,9Aa	<sup>b</sup> 104,6Aa
	0,6	<sup>b</sup> 14,1Aa	<sup>b</sup> 11,4Aa	<sup>b</sup> 184,7Aa	<sup>b</sup> 74,3Ab
0,185	0	<sup>a</sup> 14,4Bb	<sup>a</sup> 37,1Aa	<sup>a</sup> 1.042,1Aa	<sup>a</sup> 891,7Bb
	0,6	<sup>a</sup> 28,0Ab	<sup>a</sup> 39,4Aa	<sup>a</sup> 810,7Bb	<sup>a</sup> 1.143,7Aa

As médias, seguidas pelas mesmas letras maiúsculas nas colunas e minúsculas nas linhas para cada dose de S e pela mesma letra sobrescrita e subscrita à esquerda para cada dose de Al, para cada parte da planta, não diferem estatisticamente pelo teste Tuckey, a 5% de probabilidade.

radicular, o aumento do pH da rizosfera e a imobilização do Al pelas cargas negativas do apoplasto (ELA) (LEMOS FILHO et al. 1983) ou pelo efluxo deste metal pela membrana plasmática (KOCHIAN, 1995; DELHAIZE e RYAN, 1995).

### 3.4. Efeito do Al sobre a cinética de absorção de sulfato

O Al adicionado ao meio de absorção, apenas no momento da avaliação das constantes cinéticas, reduziu os valores de  $K_m$  para o sulfato nos dois cultivares (Quadro 3). Nesta condição, os dois cultivares não diferiram estatisticamente entre si, na presença ou não de Al em solução nutritiva. Quando as plantas do cultivar sensível foram cultivadas durante 10 dias na presença de Al, o valor de  $K_m$  foi menor do que nas plantas-controle. Já o cultivar tolerante tendeu a aumentar o valor de  $K_m$ . Com a adição de Al ao meio de absorção, apenas no cultivar tolerante houve aumento significativo do  $K_m$ . Nas plantas cultivadas na presença de Al, estando este elemento presente ou não no meio de absorção, o cultivar sensível apresentou menor valor de  $K_m$ , ou seja, o transportador apresentou nessas plantas maior afinidade para com o

ânion sulfato do que nas plantas do cultivar tolerante. Ao contrário do observado por CAMBRAIA et al. (1989) com relação à absorção de nitrato, verificou-se, neste experimento, que o Al aumentou a afinidade do sistema de transporte para com o ânion sulfato, exceto para o cultivar tolerante, na presença simultânea de Al no período de cultivo e no meio de absorção. Caso se confirme a idéia de que o transporte de sulfato é mediado por um simporte  $2H^+/SO_4^{2-}$  (LIN, 1981 e CRAM, 1983), os resultados do presente trabalho parecem sugerir que o Al promove uma mudança benéfica na configuração do transportador, principalmente no cultivar sensível.

Os valores de  $V_{max}$  para o cultivar sensível foram sempre superiores aos do cultivar tolerante (Quadro 3). Esta maior capacidade de absorção de sulfato pelo cultivar sensível pode explicar seus maiores teores de S-total, principalmente nas raízes (Quadro 5).

O Al adicionado no meio de absorção reduziu a  $V_{max}$  apenas no cultivar sensível. O cultivo das plantas na presença de Al, porém, causou redução de 65 e 75% nos valores de  $V_{max}$  dos cultivares sensível e tolerante, respectivamente. A adição simultânea de Al nos meios de cultivo e de absorção não alterou significativamente as reduções de  $V_{max}$  observadas na presença de Al apenas no meio de cultivo.

De modo geral, os efeitos do Al sobre a  $V_{max}$  foram maiores do que sobre o  $K_m$ . Além do mais, ficou evidente que o efeito do Al foi muito mais intenso nas plantas cultivadas na presença deste elemento do que naquelas que foram expostas a ele apenas no meio de absorção. Isto está, provavelmente, relacionado com as alterações anatômicas e celulares que ocorreram durante o cultivo das plantas. Além das profundas modificações sofridas pelo sistema radicular na presença de Al, conforme salienta KOCHIAN, (1995), as reduções de  $V_{max}$  sugerem ter havido diminuição do número de transportadores (LEE, 1982; ALVES, 1984), pela redução na síntese *de novo* da molécula de proteína (CACCO et al., 1977; JENSEN e KONIG, 1982).

Os valores de  $C_{min}$  obtidos nesse experimento foram de 0,04  $\mu M$  nos dois cultivares, independentemente de o Al ter sido adicionado ou não ao meio de cultivo e ao meio de absorção.

Quadro 3 - Valores das constantes cinéticas de absorção de sulfato de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al, nos meios de cultivo e de absorção

Al		K <sub>m</sub>		V <sub>max</sub>	
Meio de cultivo	Meio de absorção	Sensível	Tolerante	Sensível	Tolerante
	mM	μM		μmol h <sup>-1</sup> g <sup>-1</sup> MS	
0	0	<sup>a</sup> 0,53 Aa	<sup>ab</sup> 0,50 Aa	<sup>a</sup> 1,69 Aa	<sup>a</sup> 1,12 Ab
	0,185	<sup>b</sup> 0,46 Ba	<sup>b</sup> 0,43 Ba	<sup>b</sup> 1,43 Ba	<sup>b</sup> 1,05 Ab
0,185	0	<sup>b</sup> 0,42 Ab	<sup>ab</sup> 0,55 Ba	<sup>c</sup> 0,58 Aa	<sup>c</sup> 0,28 Ab
	0,185	<sup>b</sup> 0,42 Ab	<sup>a</sup> 0,60 Aa	<sup>c</sup> 0,55 Aa	<sup>c</sup> 0,34 Ab

As médias, seguidas pelas mesmas letras maiúsculas nas colunas e minúsculas nas linhas, e pelas mesmas letras à esquerda para os valores de K<sub>m</sub> e V<sub>max</sub>, não diferem estatisticamente pelo teste Tuckey, a 5% de probabilidade.

Os valores de K<sub>m</sub>, V<sub>max</sub> e de C<sub>min</sub> encontrados para os dois cultivares são bastante similares aos obtidos por SILVA (1995) para milho e soja. O sorgo, entretanto, possui maior afinidade e maior taxa de absorção de sulfato do que as culturas mencionadas anteriormente. Deve-se ressaltar, porém, que K<sub>m</sub> e V<sub>max</sub>, podem variar consideravelmente, entre espécies ou mesmo entre cultivares, com o estágio de desenvolvimento das plantas e com a concentração de sulfato, nas soluções de pré-tratamento e de absorção (JENSEN e KONIG, 1982).

### 3.5. Influência do Al e do S sobre a distribuição das frações sulfuradas

Na parte aérea, na ausência de Al, observou-se aumento médio de cerca de 3,2 vezes no teor de S-total, com a adição de sulfato à solução nutritiva, não tendo os cultivares diferido estatisticamente entre si (Quadro 4). Na presença de Al, o aumento médio no teor de S-total, com a adição de sulfato à solução nutritiva, foi aproximadamente o mesmo, mas o cultivar tolerante, na presença de S, apresentou um teor de S-total significativamente menor que o sensível. O Al somente reduziu o teor de S-total do cultivar tolerante na presença de sulfato. FAGERIA e CARVALHO (1982) e FAGERIA (1985) encontraram este tipo de efeito na parte aérea de cultivares de arroz, e



CAMBRAIA et al. (1983), na parte aérea e no sistema radicular de dois cultivares de sorgo. Talvez os efeitos do Al tenham sido menores, neste experimento, pelo fato de as plantas terem sido cultivadas na ausência de Al durante três dias, antes que fossem submetidas aos tratamentos. O menor teor de S-total encontrado na parte aérea do cultivar tolerante, na presença do Al, não deve ser tomado como menor eficiência deste cultivar. O índice de utilização de S-total na produção de matéria seca foi 44,4% maior no cultivar tolerante do que no cultivar sensível (Quadro 6), comprovando que a referida redução no teor de S-total não comprometeu o metabolismo do S no cultivar tolerante.

Na ausência de Al, o teor de S-orgânico, com a adição de sulfato à solução nutritiva, aumentou 2,4 e 4,8 vezes nos cultivares sensível e tolerante, respectivamente (Quadro 4). O cultivar sensível apresentou um teor significativamente maior de S-orgânico do que o cultivar tolerante, tanto na presença como na ausência de sulfato na solução nutritiva.

Na presença de Al, o aumento no S-orgânico, com a adição de sulfato à solução nutritiva, foi similar àquele observado na ausência de Al, embora, neste caso, não tenha havido diferença significativa entre os cultivares. O Al reduziu os teores de S-orgânico na presença ou não de sulfato, exceto no cultivar tolerante, na ausência de sulfato. No cultivar sensível, esta redução foi de 49,3 e 35,4%, respectivamente na ausência e presença de S em solução nutritiva, enquanto no tolerante, na presença de S, foi de 25,4%. Isto sugere que o cultivar tolerante tenha maior capacidade de redução e, ou, assimilação do sulfato ou seja mais eficiente na utilização do S absorvido do que o cultivar sensível. O cultivar tolerante apresenta também, na presença de Al e de S, maior percentual de S-orgânico em relação ao S-total do que o cultivar sensível. O possível modo de ação do Al sobre a redução/incorporação do S em compostos orgânicos, especialmente em proteínas, praticamente não tem sido mencionado na literatura pesquisada, não sendo encontrada nenhuma referência específica sobre o assunto.

Na ausência de Al, o cultivar tolerante apresentou maior teor de S-sulfato, independentemente de este ânion ter sido adicionado à solução nutritiva (Quadro 4). A adição de sulfato à solução nutritiva resultou em aumento médio no teor de S-sulfato de cerca de 3,4 vezes nos dois cultivares.

Quadro 4 - Distribuição das frações sulfuradas na parte aérea de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al e de S

Doses do elemento		S-Total		S-Orgânico*		S-Sulfato	
Al	S	Sensível	Tolerante	Sensível	Tolerante	Sensível	Tolerante
mM		g kg <sup>-1</sup> MS					
0	0	<sup>a</sup> 0,85Ba	<sup>a</sup> 0,69Ba	<sup>a</sup> 0,69Ba	<sup>a</sup> 0,27Bb	<sup>b</sup> 0,16Bb	<sup>a</sup> 0,42Ba
	0,6	<sup>a</sup> 2,55Aa	<sup>a</sup> 2,35Aa	<sup>a</sup> 1,64Aa	<sup>a</sup> 1,30Ab	<sup>b</sup> 0,90Ab	<sup>a</sup> 1,06Aa
0,185	0	<sup>a</sup> 0,67Ba	<sup>a</sup> 0,70Ba	<sup>b</sup> 0,35Ba	<sup>a</sup> 0,24Ba	<sup>a</sup> 0,32Bb	<sup>a</sup> 0,46Ba
	0,6	<sup>a</sup> 2,54Aa	<sup>b</sup> 1,80Ab	<sup>b</sup> 1,06Aa	<sup>b</sup> 0,97Aa	<sup>a</sup> 1,48Aa	<sup>b</sup> 0,83Ab

\* S-Orgânico = S-total - S-Sulfato.

As médias, seguidas pelas mesmas letras maiúsculas nas colunas e minúsculas nas linhas para cada dose de S e pela mesma letra sobrescrita e subscrita à esquerda para cada dose de Al, para cada parte da planta, não diferem estatisticamente pelo teste Tuckey, a 5% de probabilidade.

O Al aumentou o teor de S-sulfato no cultivar sensível, mas não o afetou, e diminuiu no cultivar tolerante na ausência ou presença de S-sulfato, respectivamente. Na presença de Al e de S na solução nutritiva, o cultivar sensível apresentou cerca de 78% mais S-sulfato que o cultivar tolerante, talvez porque este possua maior capacidade de redução e, ou, assimilação deste ânion ou porque este cultivar seja mais eficiente no uso do S.

Nas raízes e na ausência de Al, observou-se aumento médio de cerca de 3,6 vezes no teor de S-total, com a adição de sulfato à solução nutritiva, tendo os cultivares diferido entre si apenas na presença de sulfato (Quadro 5). Neste tratamento, o cultivar sensível apresentou um teor de S-total 60% maior do que o cultivar tolerante. Embora, em média, o cultivar sensível tenha apresentado maior teor de S-total, o tolerante, à semelhança do que foi observado para a parte aérea, apresentou melhor índice de utilização deste elemento (Quadro 6). Na presença de Al, o teor de S-total ainda aumentou com a adição do sulfato à solução, mas em menor proporção. O Al diminuiu significativamente o teor de S-total nos dois cultivares, apenas na presença de sulfato, apresentando o

Quadro 5 - Distribuição das frações sulfuradas no sistema radicular de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al e de S

Doses do elemento		S-Total		S-Orgânico*		S-Sulfato	
Al	S	Sensível	Tolerante	Sensível	Tolerante	Sensível	Tolerante
mM		g kg <sup>-1</sup> MS					
0	0	<sup>a</sup> 1,00Ba	<sup>a</sup> 0,89Ba	<sup>a</sup> 0,51Ba	<sup>a</sup> 0,35Ba	<sup>a</sup> 0,49Ba	<sup>a</sup> 0,55Ba
	0,6	<sup>a</sup> 4,20Aa	<sup>a</sup> 2,62Ab	<sup>a</sup> 2,25Aa	<sup>a</sup> 1,22Ab	<sup>a</sup> 1,95Aa	<sup>a</sup> 1,40Ab
0,185	0	<sup>a</sup> 1,06Ba	<sup>a</sup> 0,70Bb	<sup>a</sup> 0,45Ba	<sup>a</sup> 0,20Ab	<sup>a</sup> 0,62Ba	<sup>a</sup> 0,50Ba
	0,6	<sup>b</sup> 2,98Aa	<sup>b</sup> 1,74Ab	<sup>b</sup> 1,36Aa	<sup>b</sup> 0,90Ab	<sup>b</sup> 1,62Aa	<sup>b</sup> 0,85Ab

\* S-Orgânico = S-total - S-Sulfato.

As médias, seguidas pelas mesmas letras maiúsculas nas colunas e minúsculas nas linhas para cada dose de S e pela mesma letra sobrescrita e subscrita à esquerda para cada dose de Al, para cada parte da planta, não diferem estatisticamente pelo teste Tuckey, a 5% de probabilidade.

cultivar tolerante menor teor deste elemento, tanto na presença como na ausência de sulfato. Segundo ROY et al. (1988), os cátions polivalentes, como o Al<sup>3+</sup> e o Ca<sup>2+</sup>, estimulam a absorção de sulfato pelas células radiculares. CAMBRAIA et al. (1987) e KELTJENS e van ULDEN (1987), ao contrário, mostram que a absorção de sulfato é reduzida na presença de Al. O Al interfere na absorção de íons como o sulfato, principalmente inibindo o crescimento das raízes (KOCHIAN, 1995), reduzindo o suprimento de energia para o transportador e aumentando a viscosidade do protoplasma nas células das raízes (FAGERIA e CARVALHO, 1982) ou modificando as características da proteína transportadora, conforme verificado neste experimento. Apesar de o Al ter reduzido o teor de S-total, na presença de sulfato em solução nutritiva, com maior intensidade no cultivar tolerante, este cultivar apresentou índice de utilização de S-total duas vezes maior do que o sensível (Quadro 6).

O teor de S-orgânico na ausência de Al aumentou com a adição de sulfato à solução nutritiva, tendo os cultivares diferido apenas na presença de sulfato (Quadro 5). Neste caso, o cultivar sensível apresentou um teor de

Quadro 6 - Índice de utilização de S-total em dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al

Elemento	Parte aérea		Sistema radicular		
	Al	Sensível	Tolerante	Sensível	Tolerante
mM					
0		1,15 Aa	1,12 Aa	0,30 Bb	0,57 Ba
0,185		0,54 Bb	0,78 Ba	0,43 Ab	0,89 Aa

As médias, seguidas pelas mesmas letras maiúsculas nas colunas e minúsculas nas linhas, para cada parte da planta, não diferem estatisticamente pelo teste Tuckey, a 5% de probabilidade.

S-orgânico cerca de 84% maior do que o do tolerante. O Al reduziu o teor de S-orgânico nos dois cultivares, sendo esta redução significativa apenas na presença de sulfato. Neste caso, à semelhança do que se observou na parte aérea, a maior redução no teor do S-orgânico ocorreu no cultivar sensível. Na presença do Al, o cultivar sensível apresentou, também, maior teor de S-orgânico do que o cultivar tolerante, nas duas doses de S na solução nutritiva.

O teor de S-sulfato aumentou com a adição de sulfato à solução nutritiva, independentemente da presença de Al, tendo os cultivares diferido entre si, estatisticamente, apenas na presença de sulfato (Quadro 5). Nesta condição, o cultivar sensível apresentou maior teor de S-sulfato. O Al reduziu os teores de S-sulfato nos dois cultivares, na presença de sulfato em solução nutritiva, não havendo, entretanto, diferença na ausência deste ânion. Verifica-se, neste caso, que no cultivar tolerante houve maior redução no teor de S-sulfato do que no cultivar sensível, sugerindo, como mencionado anteriormente, que na presença de Al o cultivar tolerante possui maior capacidade de redução e, ou, assimilação do sulfato do que o cultivar sensível.

Os resultados comprovam que o S-sulfato se manteve em concentração mais alta do que o S-orgânico, mesmo quando este ânion foi omitido na solução nutritiva. Isto é pouco usual, em face de alguns resultados que mostram que, sob deficiência de S, praticamente todo este elemento aparece na parte aérea, na fração orgânica (STEWART e PORTER, 1969). CALDEIRA (1988), por outro lado, relata que plantas crescidas na ausência de S podem diminuir a absorção

de nitrogênio e, com isso, reduzir a incorporação do S em proteínas, aumentando proporcionalmente o teor de S-sulfato. Alto teor de sulfato na planta, entretanto, nem sempre indica suprimento adequado deste elemento. Segundo DIJKSHOORN e van WIJK (1967), uma taxa lenta de redistribuição e um consumo metabólico localizado do sulfato podem significar que parte do S-sulfato não está facilmente disponível para a planta.

Observou-se também, neste experimento, maior teor de S nas raízes. Resultados semelhantes foram obtidos por SILVA (1995) e por CALBO e CAMBRAIA (1980). Segundo RENNEMBERG (1984), as células do sistema radicular sob alta disponibilidade deste elemento não são capazes de evitar a absorção excessiva de S. O S absorvido parece ficar retido metabolicamente no vacúolo, conforme indicam experimentos em girassol com o uso do 2,4 dinitrofenol (PETTERSON, 1960).

A presença de S nas plantas crescidas na ausência deste elemento deve-se, principalmente, ao pré-tratamento que essas plantas receberam durante três dias em solução nutritiva completa de CLARK (1975), visando obter quantidade de matéria seca suficiente para certas análises.

### **3.6. Efeito do Al sobre o teor de tióis solúveis totais**

O teor de tióis solúveis totais nas folhas foi sempre maior do que no sistema radicular, independentemente do tratamento aplicado ou do cultivar analisado (Quadro 7). A maior parte (90%) destes tióis solúveis totais é constituída de glutatona (MARSCHNER, 1995) e localiza-se predominantemente nas folhas (De Kok e Stulen, 1993, citados por MARSCHNER, 1995).

Tanto na ausência como na presença de Al, observou-se decréscimo no teor de tióis nos dois cultivares com a adição de sulfato à solução nutritiva. Este comportamento, em parte, pode ser explicado, pelo fato de que algumas enzimas responsáveis pela redução/assimilação de sulfato, como a sulfurilase do ATP, podem ser reprimidas na presença de níveis supra-ótimos de S (ADAMS e RINNE, 1969; REUVENY e FILNER, 1977; WILKINSON, 1994).

Quadro 7 - Teor de tióis solúveis totais nas folhas e no sistema radicular de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al e de S

Doses do elemento		Teor de tióis solúveis totais			
Al	S	Folhas		Sistema radicular	
		Sensível	Tolerante	Sensível	Tolerante
	mM	mmol kg <sup>-1</sup> MF			
0	0	<sup>b</sup> 0,60Ab	<sup>b</sup> 1,05Aa	<sup>b</sup> 0,26Aa	<sup>b</sup> 0,28Aa
	0,6	<sup>a</sup> 0,42Bb	<sup>a</sup> 0,80Ba	<sup>b</sup> 0,25Aa	<sup>b</sup> 0,26Aa
0,185	0	<sup>a</sup> 0,77Ab	<sup>a</sup> 1,40Aa	<sup>a</sup> 0,36Aa	<sup>a</sup> 0,36Aa
	0,6	<sup>a</sup> 0,40Bb	<sup>b</sup> 0,66Ba	<sup>a</sup> 0,35Aa	<sup>a</sup> 0,33Ba

As médias, seguidas pelas mesmas letras maiúsculas nas colunas e minúsculas nas linhas para cada dose de S e pela mesma letra sobrescrita e subscrita à esquerda para cada dose de Al, para cada parte da planta, não diferem estatisticamente pelo teste Tuckey, a 5% de probabilidade.

O cultivar tolerante apresentou um teor médio de tióis 76 e 81% superior ao cultivar sensível, na presença e ausência de Al, respectivamente. É evidente, em todos os tratamentos, a maior capacidade do cultivar tolerante em manter altos teores de tióis solúveis, em relação ao cultivar sensível.

Na presença de Al, mas na ausência de S, observou-se aumento no teor de tióis solúveis totais nos dois cultivares, tendo o cultivar tolerante apresentado maior incremento neste teor. Na presença de S na solução nutritiva, o Al reduziu o teor de tióis solúveis totais apenas no cultivar tolerante, embora este teor ainda tenha sido maior do que no cultivar sensível.

No sistema radicular, na ausência de Al, estando o S presente ou não, os teores de tióis solúveis totais não sofreram alterações significativas nos dois cultivares (Quadro 7).

Na presença de Al, observou-se aumento médio de 39 e 28% no teor de tióis nos cultivares sensível e tolerante, respectivamente. Na presença de metais pesados, como o Cd na concentração de apenas 50 µM, observa-se acúmulo de tióis de até 300% (RÜEGSEGGER e BRUNOLD, 1992; FLORIJN et al., 1993). Trabalho recente de KOCHIAN (1995) mostra haver ainda pouca evidência de que o Al induza a produção de compostos sulfurados de baixo peso molecular como as fitoquelatinas. Em alguns casos, o Al parece induzir a

síntese de certas proteínas no ápice radicular de algumas plantas, mas, na maioria das vezes, estas proteínas foram encontradas tanto nos cultivares tolerantes quanto nos cultivares sensíveis ao Al (CRUZ-ORTEGA e OWNBY, 1993). O aumento dessas proteínas parece ser consequência do estresse causado pelo Al, mas não um mecanismo de tolerância. Fica evidente, desta forma, que o aumento no teor de tióis solúveis totais, desencadeado pela presença do Al, principalmente no sistema radicular, não é componente importante no mecanismo de tolerância ao Al, mas apenas um desvio do metabolismo do S, em razão do estresse causado por este elemento.

### **3.7. Efeito do Al sobre a atividade da sulfúrilase do ATP**

Nas folhas, a atividade da sulfúrilase do ATP não apresentou variação significativa, com a adição ou não de S e de Al à solução nutritiva (Quadro 8). Os cultivares testados também não diferiram entre si em qualquer das doses de S e Al estudadas. A atividade da sulfúrilase do ATP geralmente aumenta em condições limitantes de sulfato (REUVENY e FILNER, 1977; ZINK, 1984; ADAMS e RINNE, 1969), parecendo existir estreita relação entre a absorção do sulfato e a sua atividade (CACCO et al., 1977). Neste experimento, entretanto, talvez pelo fato de todas as plantas terem sido cultivadas na presença de sulfato antes da aplicação dos tratamentos, durante três dias, não se observou qualquer efeito da adição de sulfato sobre a atividade da sulfúrilase do ATP.

Nas raízes, independentemente da presença ou não de Al, não se observou diferença significativa na atividade da sulfúrilase do ATP entre os cultivares (Quadro 8). A atividade desta enzima também não se alterou significativamente com a adição ou não de sulfato à solução nutritiva.

A presença de Al na solução nutritiva, entretanto, aumentou a atividade da sulfúrilase do ATP nos dois cultivares. KNECHT et al. (1995) acreditam que a atividade desta enzima na presença de metais pesados possa aumentar o substrato para a biossíntese de fitoquelatinas, envolvidas em mecanismos de tolerância a estes metais. O aumento na atividade da sulfúrilase do ATP observado nas raízes dos dois cultivares (Quadro 8) foi proporcional ao aumento observado no teor de tióis solúveis totais (Quadro 7), indicando a ocorrência de

Quadro 8 - Atividade da sulfúrilase do ATP nas folhas e no sistema radicular de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al e de S

Doses do elemento		Atividade da sulfúrilase do ATP			
		Folha		Sistema radicular	
		Sensível	Tolerante	Sensível	Tolerante
Al	S	mmol h <sup>-1</sup> g <sup>-1</sup> MF			
0	0	2,68	2,73	2,17	2,17
	0,6	2,87	2,97	2,39	2,37
Média				2,28 B	2,27 B
0,185	0	2,70	2,88	2,49	2,67
	0,6	2,78	2,75	2,69	2,40
Média				2,59 A	2,54 A

As médias, seguidas pelas mesmas letras nas colunas no sistema radicular, não diferem estatisticamente pelo teste Tuckey, a 5% de probabilidade.

um deslocamento do metabolismo do S para a produção de substâncias como a glutatona (RÜEGSEGGER et al., 1990; VAN ASSCHE e CLIJSTERS, 1990), importante precursor da síntese de fitoquelatinas (ROBINSON et al., 1993; KNEER e ZENK, 1992; TOMSETT e THURMAN, 1988) ou atenuador de estresses oxidativos causados por metais (De VOS et al., 1992). Acredita-se, entretanto, que o aumento no teor de tióis solúveis totais detectado neste experimento não seja importante no mecanismo de tolerância destas plantas ao Al.

A atividade total da enzima na parte aérea foi, em média, 9,5 e 5,5 vezes maior do que no sistema radicular, na ausência e na presença de Al, respectivamente (Quadro 9). Estes números confirmam os resultados de outros autores, segundo os quais, o sulfato é reduzido e, ou, assimilado preferencialmente na parte aérea (RENNEMBERG, 1984; MARSCHNER, 1995).

A atividade total da enzima na parte aérea aumentou enormemente com a adição de sulfato à solução nutritiva, nos dois cultivares, tendo o cultivar tolerante apresentado maior atividade do que o sensível.



Quadro 9 - Atividade total da sulfúrilase do ATP nas folhas e no sistema radicular de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al e de S

Doses do elemento		Atividade da sulfúrilase do ATP			
Al	S	Parte aérea		Sistema radicular	
		Sensível	Tolerante	Sensível	Tolerante
mM		mmol h <sup>-1</sup> planta			
0	0	<sup>a</sup> 0,13Bb	<sup>a</sup> 0,25Ba	<sup>a</sup> 0,03Bb	<sup>a</sup> 0,06Ba
	0,6	<sup>a</sup> 1,33Ab	<sup>a</sup> 1,75Aa	<sup>a</sup> 0,10Ab	<sup>a</sup> 0,18Aa
0,185	0	<sup>a</sup> 0,14Bb	<sup>a</sup> 0,27Ba	<sup>a</sup> 0,04Bb	<sup>a</sup> 0,08Ba
	0,6	<sup>b</sup> 0,43Ab	<sup>b</sup> 0,84Aa	<sup>b</sup> 0,07Ab	<sup>b</sup> 0,12Aa

As médias, seguidas pelas mesmas letras maiúsculas nas colunas e minúsculas nas linhas, sobscrita e subscrita à esquerda, para as doses 0 e 0,6 mM de S, respectivamente, para cada parte da planta, não diferem estatisticamente pelo teste Tuckey, a 5% de probabilidade.

O Al diminuiu significativamente a atividade total da sulfúrilase do ATP apenas na presença de sulfato, nos dois cultivares, não havendo diferença significativa quando se omitiu o S da solução nutritiva. A mesma tendência ocorreu no sistema radicular.

Os aumentos observados na atividade total da sulfúrilase do ATP parecem refletir os efeitos que o Al e o S tiveram sobre a produção de matéria seca pelos dois cultivares e não sobre a atividade da enzima em si.

#### 4. RESUMO E CONCLUSÕES

Estudou-se a absorção e o metabolismo do S influenciados pelo Al em dois cultivares de sorgo, um sensível (BR007A) e outro tolerante (BR006R) ao Al. Eles foram submetidos a duas concentrações de Al (0 e 0,185 mM) e a duas concentrações de sulfato (0 e 0,6 mM), no delineamento em blocos casualizados, com três repetições. As plântulas após 10 dias de tratamento foram colhidas e analisadas quanto à produção de matéria seca; aos teores de Al, S-total, S-sulfato, S-orgânico e tióis solúveis totais; às constantes cinéticas de absorção de sulfato; e à atividade da sulfúrilase do ATP.

Na ausência de S, estando presente ou não o Al, a produção de matéria seca foi muito baixa nas duas partes das plantas dos dois cultivares. Com a adição de S, a produção de matéria seca aumentou nas duas partes das plantas, sendo grande parte deste incremento eliminado na presença do Al, principalmente no cultivar tolerante.

Na presença de Al, os teores desse elemento nas duas partes das plantas foram altos, principalmente nas raízes. Neste caso, o cultivar sensível e o tolerante apresentaram maior acúmulo deste elemento na ausência e presença de S, respectivamente.

A presença do Al apenas no meio de absorção resultou em redução nos valores de  $K_m$  nos dois cultivares. Após a exposição das plantas ao Al durante 10 dias, porém, apenas o cultivar sensível reduziu o valor de  $K_m$  em relação ao controle. O cultivar sensível apresentou, pois, maior afinidade para com o

sulfato do que o cultivar tolerante, sempre que as plantas foram expostas ao Al.

A  $V_{\max}$  de absorção reduziu significativamente na presença de Al, principalmente quando as plantas foram expostas durante 10 dias a este elemento. O cultivar sensível apresentou em todos os tratamentos maior capacidade de absorção de sulfato que o cultivar tolerante.

Os valores de  $C_{\min}$  foram idênticos nos dois cultivares, não sendo influenciados pela presença ou ausência do Al no meio de cultivo e de absorção.

Os teores de todas as frações sulfuradas, tanto na parte aérea como nas raízes, foram baixos na ausência de S, tendo o Al pouco ou nenhum efeito sobre eles nesta condição. Na presença de S, os teores de todas as frações sulfuradas aumentaram nas duas partes das plantas dos dois cultivares. O Al reduziu os teores de S-total, com maior intensidade nas raízes do que na parte aérea. O cultivar sensível apresentou maior teor de S-total, entretanto, o índice de utilização de S-total foi maior no cultivar tolerante, que, por sua vez, apresentou maior redução nos teores de S-sulfato na presença do Al, indicando ter este cultivar maior capacidade de reduzir e, ou, assimilar este ânion.

Os teores de tióis solúveis totais foram menores na ausência de S apenas na parte aérea, independentemente da presença ou não de Al. Nas raízes, o teor de tióis solúveis totais aumentou, com a adição de Al, nos dois cultivares, sugerindo um deslocamento no metabolismo do S para proteger a planta contra o estresse causado por este elemento.

A atividade da sulfúrilase do ATP na presença de Al também aumentou apenas no sistema radicular dos dois cultivares, independentemente da presença de S. A atividade total da sulfúrilase do ATP, ao contrário, foi muito maior na parte aérea e na presença de S, sendo a maior parte dessa eliminada pelo Al.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMS, C. A., JOHNSON, R. E. ATP sulfurylase activity in the soybean (*Glycine max* (L.) Merrill ). **Plant Physiol.**, v.43, p.2041 - 2044, 1968.
- ADAMS, C.A., RINNE, R.W. Influence of age and sulfur metabolism on ATP sulfurylase activity in the soybean and a survey of selected species. **Plant Physiol.**, v.44. p.1241-1246,1969.
- ALLAN, J.E. **The preparation of agricultural samples for analysis by atomic absorption spectroscopy.**[s.l.]: Varian Techtron, 1969. 15p. (Bulletin, 12/69).
- ALVES, V.M.C. **Efeito do alumínio sobre a cinética de absorção e translocação de fosfato e sobre o crescimento e composição mineral de dois cultivares de trigo.** Viçosa, MG. 45p. Dissertação (Mestrado em Solos e Nutrição de Plantas) - Universidade Federal de Viçosa, 1984.
- ANSARI, A. Q., BOWLING, D. J. F. Measurement of the transroot electrical potential of plants grown in soil. **New Phytol.**, v.71, p.111-117, 1972.
- BASZYNSKY, T., BRAND, J., BARR, R. et al. Some biochemical characteristics of chloroplasts from mineral-deficient maize. **Plant Physiol.**, v.50, p.410-411, 1972.
- BLANCHAR, R. W., REHM, G., CADWELL, A. C. Sulfur in plant material by digestion with nitric and perchloric acids. **Soil Sci. Soc. Proc.**, v.29, p.71-72, 1965.
- BOUMA, D. The uptake and translocation of sulphur in plants. In: McLACHLAM, K. D. (Ed.). **Sulphur in australasian agriculture.** Sydney: University Press, 1975. p.79-86.

- CACCO, G., SACCOMANI, M., FERRARI, G. Development of sulphate uptake capacity and ATP-sulfurylase activity during root elongation in maize. **Plant Physiol.**, v.60, p.582-584,1977.
- CALBO, A. G., CAMBRAIA, J. Efeito do alumínio sobre a composição mineral de dois cultivares de sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench.) **Rev. Ceres**, v.27, p.368-78, 1980.
- CALDEIRA, M.T.M. **Interações metabólicas do nitrogênio e do enxofre em plantas de *Eucalyptus grandis* W. Hill ex-Maiden.** Viçosa, MG. 51p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) -Universidade Federal de Viçosa, 1988.
- CAMBRAIA, J. Mecanismos de tolerância à toxidez de alumínio em plantas. In: REUNIÃO BRASILEIRA DE FIOLOGIA VEGETAL. 2,1989, Piracicaba. **Anais.** Piracicaba: SBFV/ESALQ, 1989. p. 85-92.
- CAMBRAIA, J., CHANDIAS, J. E. T., ESTEVÃO, M. M., et al.. Efeito do alumínio sobre o balanço iônico e sobre a capacidade das plantas de sorgo para modificar o pH das soluções nutritivas. **Rev. Ceres**, v.34, p.284-292, 1987.
- CAMBRAIA, J., GALVANI, F. R., ESTEVÃO, M. D. M., et al.. Effects of aluminum on organic acid, sugar and amino acid composition of the root system of sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench.). **J. Plant Nutr.**, v. 6, p.313-22, 1983.
- CAMBRAIA, J., PIMENTA, J.A., ESTEVÃO, M.M., et al.. Aluminum effects on nitrate uptake and reduction in sorghum. **J. Plant Nutr.**, v.12, p.1435-45, 1989.
- CAMBRAIA, J., LEMOS FILHO, J.P., ESTEVÃO, M.M., et al.. Efeito do Al sobre os teores de Mg, Fe, Mn e Cu em sorgo. **Rev. Ceres**, v.30, p.45-54, 1983.
- CLAASSEN, N., BARBER, S. A. A method for characterizing the relation between nutrient concentration and flux into roots of intact plants. **Plant Physiol.**, v.54, p.564-568, 1974.
- CLARK, R. B. Characterization of phosphatase of intact maize roots. **J. Agric. Food Chem.**, v.23, p.458-460, 1975.
- CLARK, R. B. Effect of aluminium on growth and mineral elements of Al-tolerance and Al-intolerant corn. **Plant and Soil**, v.47, p.653-662, 1977.
- CLARKSON, D. T. Effect of aluminum on the uptake and metabolism of phosphorus by barley seedlings. **Plant Physiol.**, v.41, p.165-72, 1966.
- CLARKSON, D. T. Metabolic aspects of aluminum toxicity and some possible mechanisms for resistance. In: RORISON, I. H. (Ed.). **Ecological aspects of mineral nutrition of plants.** Oxford: Blackwell Scientific, 1969. p. 381-94.

- CRAM, W. J. Sulphate accumulation is regulated at the tonoplast. **Plant Sci. Letters**, v.31, p.329-38, 1983.
- CRUZ-ORTEGA, R., OWNBY, J.D. A protein similar to PR (pathogenesis-related) proteins is elicited by metal toxicity in wheat roots. **Physiol. Plant.**, v.89, p.211-219, 1993.
- DE VOS, C.H.R., VONK, M.J., VOOIJS, R., et al.. Glutathione depletion due to copper-induced phytochelatin synthesis causes oxidative stress in *Silene cucubalus*. **Plant Physiol.**, v.98, p.853-858, 1992.
- DELHAIZE, E., CRAIG, S., BEATON C.D., et al.. Aluminum tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). I. Uptake and distribution of aluminum in root apices. **Plant Physiol.**, v.103, p.685-693, 1993.
- DELHAIZE, E., RYAN, P.R. Aluminum toxicity and tolerance in plants. **Plant Physiol.**, v.107, p.315-321, 1995.
- DIJKSHOORN, W., WIJK, A. I. van. The sulphur requirements of plants as evidenced by the sulphur-nitrogen ratio inorganic matter. A review of published data. **Plant and Soil**, v.25, p.129-57, 1967.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. **Relatório técnico anual**, 1976/77. Brasília, DF, 1978. 183p.
- FAGERIA, N. K. Influence of aluminum in nutrient solutions on chemical composition in two rice cultivars at different growth stages. **Plant and Soil**. v.85, p.423-429, 1985.
- FAGERIA, N. K., CARVALHO, J. R. P. Influence of aluminum in nutrient solutions on chemical composition in upland rice cultivars. **Plant and Soil**, v.69, p.31-44, 1982.
- FAGERIA, N. K., ZIMMERMANN, F. J. P. Seleção de cultivares de arroz para tolerância à toxidez do alumínio. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**. Brasília, v.14, p.41-47, 1979.
- FLORIJN, P.J., KNECHT, J.A. DE, BEUSICHEM, M.L.Van. Phytochelatin concentrations and binding state of Cd in roots of maize genotypes differing in shoot/root Cd partitioning. **J. Plant Physiol.**, v.142, p.537-542, 1993.
- FLOSS, E. L. **Avaliação da toxicidade do alumínio em genótipos de aveia**. Piracicaba. 296p. Tese (Doutorado em Agricultura) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 1992.
- FOY, C. D. Effect of aluminum on the uptake and metabolism of phosphorus by barley seedlings. **Plant Physiol.**, v.41, p.165-72, 1966.

- FOY, C. D. Effects of aluminum on plant growth. In: Carson, E. W. (Ed.) **The plant root and its environment.**, 1974. p.601-42.
- FOY, C. D. Soil Chemical factors limiting plant root growth. In: HATFIELD, J. L., STEWART, B. A. (Ed.). **Limitations to plant root growth.** New York, 1992. p.97-149.
- FOY, C. D., FLEMING, A. L. The physiology of plant tolerance to excess available aluminum and manganese in acids soils. In: JUNG, G. A., (Ed.). **Crop tolerance to suboptimal land conditions.**, 1978. p. 301-328.
- FURLANI, P. R. Efeitos fisiológicos do alumínio em plantas. In: SIMPÓSIO AVANÇADO DE SOLOS E NUTRIÇÃO DE PLANTAS, 2, 1989, Piracicaba. **Anais.** Campinas: Fundação Cargill, 1989. p.73-90.
- GONÇALVES, J. F. C. **Efeito da interação Al e Zn sobre alguns aspectos do metabolismo do ácido indolil-acético e de ácido ribonucléico em dois cultivares de sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench), com tolerância diferencial ao Al.** Viçosa, MG. 58p. Dissertação (Mestrado em Solos e Nutrição de Plantas) - Universidade Federal de Viçosa., 1994.
- GOSNELL, J. M., LONG, A. C. A sulphur deficiency in sugarcane. **The Sulphur Inst. J.**, v.5, p.8-9, 1970.
- HALL, J.D., BARR, R., AL-ABBAS, A.H., et al.. The ultrastructure of chloroplast in mineral-deficient maize leaves. **Plant Physiol.**,v.50, p.404-409, 1972.
- JENSEN, P., KONIG, T. Development of regulation mechanisms of  $SO_4^{2-}$  influx in spring wheat roots. **Plant Physiol.**, v.55, p.459-464, 1982.
- JONES, M. B. Plant assays for recognition of sulphur deficiency. In: McLACHLAN, K. D. (Ed.). **Sulphur in Australasian agriculture.** Sydney: University Press, 1975. p.165-81.
- KANNAN, S. Foliar absorption and transport of inorganic nutrients. **Crit. Rev. Plant Sci.**, v.4, p.341-375, 1986.
- KELTJENS, W. G., ULDEN, P. S. R. van. Effects of Al on nitrogen ( $NH_4^+$  and  $NO_3^-$ ) uptake, nitrate reductase activity and proton release in two sorghum cultivars differing in Al tolerance. **Plant and Soil**, v.104, p.227-234, 1987.
- KINRAIDE, T. B., PARKER, D. R. Non-phytotoxicity of the aluminum sulfate ion,  $AlSO_4^+$ . **Physiol. Plant.**, v.71, p.207-212, 1987.
- KNECHT, J.A. de, BAREN, N. van, BOOKUM, W.M.T., et al.. Synthesis and degradation of phytochelatins in cadmium-sensitive and cadmium-tolerant *Silene vulgaris*. **Plant Sci.**, v.106, p.8-18, 1995.

- KNEER, R., ZENK, M. H. Phytochelatins protect plant enzymes from heavy metal poisoning. **Phytochemistry**. v.31, p.2663-2667, 1992.
- KO, W.H., HORA, F. K. Identification of an Al ion as a soil fungotoxin. **Soil Sci.**, v.113, p.42-45, 1972.
- KOCHIAN, L.V. Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants. **Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.**, v.46, p.237-260, 1995.
- LAKKINENI, K.C., NAIR, T.V.R., ABROL, Y.P. S and N interactions in relation to H<sub>2</sub>S emission in some crop species. In: RENNENBERG, H., BRUNOLD, C., DE KOK, L.J., et al.. (Ed.). **Sulfur nutrition and sulfur assimilation in higher plants**. The Hague, SPB Academic, 1990. p.213-216.
- LEE, R. B. Selectivity and kinetics of ion uptake by barley plants following nutrient deficiency. **Ann. Bot.**, v.50, p.429-449, 1982.
- LEGGETT, J. E., EPSTEIN, E. Kinetics of sulfate absorption by barley roots. **Plant Physiol.**, v.44, p.1182-6, 1956.
- LEMOES FILHO, J.P., CAMBRAIA, J., OLIVA, M.O., et al.. Efeito do Al sobre a fotossíntese em dois cultivares de sorgo. **Rev. Ceres**, v.30, p.55-62, 1983.
- LIN, W. Inhibition of anion transport in corn root protoplasts. **Plant Physiol.**, v.68, p.435-438, 1981.
- LINDEMAN, W. Observations on the behaviour of phosphate compounds in *Clorella* at transition from dark to light. In: UNITED NATIONS INTERNATIONAL CONFERENCE ON THE PEACEFUL USES OF ATOMIC ENERGY, 2, 1958, Geneva. **Proceedings...Geneva**: s.n., 1958. p.8-15. v.24, pt.1: Isotopes in biochemistry and physiology.
- MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. London: Academic Press, 1995. 889p.
- MASCARENHAS, H. Enxofre no solo e na planta. In: Cálcio, enxofre e ferro no solo e na planta. Fundação Cargill, 1977. p.25-47.
- MATSUMOTO, H., HIRSAWA, F., MORIMURA, S., et al.. Localization of aluminum in tea leaves. **Plant Cell Physiol.**, v.17, p.890-895, 1976.
- MINOCHA, R., MINOCHA, S.C., STEPHANIE, L.L., et al.. Effects of aluminum on DNA synthesis, cellular polyamines, polyamine biosynthetic enzymes and inorganic ions in cell suspension cultures of a woody plant. *Catharauthus roseus*. **Physiol. Plant.**, v.85, p.417-424, 1992.
- MIYASAKA, S.C., BUTA, J. G., HOWELL, R.K., et al.. Mechanisms of aluminum tolerance in snapbeans. Root exudation of citric acid. **Plant Physiol.**, v.96, p.737-743, 1991.



- NOBLE, A. D., SUMNER, M. E., ALVA, A. K. Suitability of the aluminum technique for measuring phytotoxic aluminum in solutions with varying sulfate concentrations. **Commun. Soil Sci. Plant Anal.**, v.19, p.1495-1508, 1988.
- OBATA, H., UMEBAYASHI, M. Production of SH compounds in higher plants of different tolerance to Cd. **Plant and Soil**, v.155/156, p.533-536, 1993.
- OSSLUND, T., CHANDLER, C., SEGEL, I.H. ATP sulfurylase from higher plants. **Plant Physiol.**, v.70, p.39-45, 1982.
- PATE, J.S. Roots as organs of assimilation of sulfate. **Science**, v.149, p.547-548, 1965.
- PAVAN, M. A., BINGHAN, F. T. Toxicity of aluminum to coffee seedlings grown in nutrient solution. **Soil Sci. Soc. Proc.**, v.46, p. 993-7, 1982.
- PETTERSON, M.S. Ion absorption in young sunflower plants. I - Uptake and transport mechanisms for sulfate. **Physiol. Plant.**, v.13, p.133-147, 1960.
- RENNEBERG, H. The fate of excess sulfur in higher plants. **Ann. Rev. Plant Physiol.**, v.35, p.121-153, 1984.
- REUVENY, Z., FILNER, P. Regulation of adenosine triphosphate sulfurylase in cultured tobacco cells. Effects of sulfur and nitrogen sources on the formation and decay of the enzyme. **J. Biol. Chem.**, v.252, p.1858-64, 1977.
- ROBINSON, N. J., TOMMEY, A. M., KUSKE, C., et al.. Plant metallothioneins. **Biochem. J.**, v.295, p.1-10, 1993.
- ROY, K. A., SHARMA, A., TALUKTER, G. Some aspects of aluminum toxicity in plants. **Bot. Rev.**, v.54, p.145-78, 1988.
- RÜEGSEGGER, A., SCHMUTZ, D., BRUNOLD, C. Regulation of glutathione synthesis by cadmium in *Pisum sativum* L. **Plant. Physiol.**, v.93, p.1579-1584, 1990.
- RÜEGSEGGER, A., BRUNOLD, CH. Effect of cadmium and/or removal of kernels or shoots on the levels of cysteine,  $\gamma$ -glutamyl-cysteine, glutathione, and TCA-soluble thiols in maize seedlings. **Phyton (Horn, Austria) Special issue: "Sulfur metabolism"**, v.32, p.109-112, 1992.
- RUIZ, H. A. Estimativa dos parâmetros cinéticos  $K_M$  e  $V_{MAX}$  por uma aproximação gráfico-matemática. **Revista Ceres**, v.32, p.79-84, 1985.
- SALISBURY, F. B., ROSS, C. W. **Plant Physiology**. Belmont: Wadsworth Publishing Company. 1992. 682p.

- SCHIFF, J.A., HODSON, R.C. The metabolism of sulfate. **Ann. Rev. Plant Physiol.**, v.24, p.381-414, 1973.
- SCHIFF, J.A. Reduction and other metabolic reactions of sulfate. In: LAUCHLI, A., BIELESKY, R.L., (Ed.). **Inorganic plant nutrition**. Berlin: Springer-Verlag, 1983. p.401-421. (Encyclopedia of plant physiology - New series, 15A).
- SCHMIDT, A., JAGER, K. Open question about sulfur metabolism in plants. **Ann. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.**, v.43, p.325-349, 1992.
- SCHMUTZ, D., BRUNOLD, C. Rapid and simple measurement of ATP sulfurylase activity in crude plant extracts using an ATP meter for bioluminescence determination. **Anal. Biochem.**, v.121, p.151-155, 1982.
- SCHMUTZ, D., RÜEGSEGG, A., BRUNOLD, C. Effects of heavy metals on assimilatory sulfate reduction in pea roots. In: Sulfur nutrition on sulfur assimilation in higher plants. Netherlands: SPB Academic, 1990. p.241-243.
- SIDDIQI, M. Y., GLASS, A.D.M. A modified approach to the estimation and comparison of nutrient utilization efficiency in plants. **J. Plant Nutr.**, v.4, p.289-302, 1981.
- SILVA, J. D. **Transporte no solo, absorção, translocação e redistribuição de enxofre em plantas de milho e de soja**. Viçosa, MG. 85p. Tese (Doutorado em Solos e Nutrição de Plantas) - Universidade Federal de Viçosa, 1995.
- SMITH, I.K., CHEEMA, H.K. Sulphate transport into plants and excised roots of soybean (*Glycine max* L.). **Ann. Bot.**, v.56, p.219-224, 1985.
- SMITH, I.K., LANG, A.L. Translocation of sulfate in soybean (*Glycine max* L. Merr). **Plant Physiol.**, v.86, p.798-802, 1988.
- STEWART, B. A., PORTER, L. W. Nitrogen sulphur relationships in wheat (*Triticum aestivum* L.), corn (*Zea mays* L.) and bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Agron. J.**, v.61, p.267-71, 1969.
- SUHAYDA, C.G., HAUG, A. Organic acids reduce aluminum toxicity in maize root membranes. **Physiol. Plant.**, v.68, p.189-95, 1986.
- TAIZ, L., ZEIGER, E. **Plant Physiology**. California: Cumming Publishing Company, 1991. 559p.
- TANAKA, A., TADANO, T., YAMAMOTO, K., et al.. Comparison of toxicity to plants among  $Al^{3+}$ ,  $AlSO_4^+$ , and Al-F complex ions. **Soil Sci. Plant Nutr.**, v.33, p. 43-45, 1987.

- TAYLOR, G.J. Current views of the aluminum stress response; the physiological basis of tolerance. **Current Topics in Plant Biochemistry and Physiology**, v.10, p. 57-93, 1991.
- TAYLOR, G. J. The physiology of aluminum tolerance in higher plants. **Commun. Soil Sci. Plant Anal.**, v.19, p.1179-94, 1988.
- TOMSETT, A. B., THURMAN, D. A. Molecular biology of metal tolerance of plants. **Plant Cell Environ.**, v.11, p.383-394, 1988.
- VAN ASSCHE, F., CLIJSTERS, H. Effects of metals on activity in plants. **Plant Cell Environ.**, v.13, p.195-206,1990.
- WANG, C., WOOD, F.A. A modified aluminon reagent for the determination of aluminum after  $\text{HNO}_3$  -  $\text{H}_2\text{SO}_4$  digestion. **Can. J. Soil Sci.**, v.53, p.237-239, 1973.
- WHATLEY, J.M. Ultrastructural changes in chloroplasts of *Phaseolus vulgaris* during development under conditions of nutrient deficiency. **New Phytol.**, v.62, p.2107-2113,1984.
- WILKINSON, R.E. **Plant-environment Interactions**. New York: Marcel Dekker, 1994. 599p.
- ZINK, M. W. Regulation of ATP sulfurylase by various nitrogen and sulfur in cultured *Ipomea* sp. **Can. J. Bot.**, v.62, p.2107-13, 1984.

## **APÊNDICES**

## APÊNDICE

Quadro 1A - Análise de variância da produção de matéria seca da parte aérea (MSPA) e do sistema radicular (MSSR), do teor de Al na parte aérea (TAPA) e no sistema radicular (TASR) de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al e de S

FV	GL	Quadrado médio			
		MSPA	MSSR	TAPA	TASR
Blocos	2	0,00077	0,00008	13,793	247,15
S	1	1,36374**	0,08869**	284,771**	601,23
Al	1	0,09462**	0,02464**	2.579,040**	4.309.162,00**
Cult	1	0,32970**	0,09065**	244,501**	0,63
S x Al	1	0,18815**	0,00015	0,369	0,36
S x Cult	1	0,08967**	0,03190**	24,126*	61.007,52**
Al x Cult	1	0,03443**	0,01776**	584,393**	39.186,98**
S x Al x Cult	1	0,03307**	0,00063*	48,795*	119.079,30**
Resíduo	14	0,00052	0,00011	20,660	1.048,37
CV (%)		4,5	4,0	23,0	5,9

\*\* e \* : Significativo a 1 e 5 % de probabilidade.

Quadro 2A - Análise de variância do teor de S-total na parte aérea (STPA) e no sistema radicular (STSR), do S-orgânico na parte aérea (SOPA) e no sistema radicular (SOSR) e do teor de S-Sulfato na parte aérea (SSPA) e no sistema radicular (SSSR) de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al e de S

FV	GL	Quadrado médio					
		STPA	STSR	SOPA	SOSR	SSPA	SSSR
Blocos	2	0,00060	0,00067	0,00016	0,00716*	0,00028	0,00482
S	1	1,49660**	2,60061**	0,42926**	0,81317**	0,32436**	0,50573**
Al	1	0,02004*	0,26635**	0,06501**	0,13113	0,01297**	0,02380**
Cult	1	0,04290**	0,52205**	0,03775**	0,20827**	0,00017	0,07079**
S x Al	1	0,00556*	0,21631**	0,00925	0,07884**	0,00052	0,03417**
S x Cult	1	0,02470**	0,28940**	0,00057	0,08702**	0,03265**	0,05848**
Al x Cult	1	0,00486*	0,01090*	0,01335*	0,03290**	0,03446**	0,00609
S x Al x Cult	1	0,02074**	0,04063**	0,00040	0,04455**	0,01575**	0,00011
Resíduo	14	0,00254	0,00124	0,00223	0,00167	0,00018	0,00178
CV (%)		10,5	5,7	18,3	13,5	6,1	13,4

\*\* e \* : Significativo a 1 e 5 % de probabilidade.

Quadro 3A - Análise de variância do índice de utilização de S-total na parte aérea (IUSPA) e no sistema radicular (IUSSR) de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al

FV	GL	Quadrado médio	
		IUSPA	IUSSR
Blocos	2	0,03065	0,00700
Al	1	0,62269**	0,08841**
Cult	1	0,03413	0,30400**
Al x Cult	1	0,05333*	0,00521
Resíduo	6	0,00714	0,00174
CV (%)		9,4	8,0

\*\* e \* : Significativo a 1 e 5 % de probabilidade.

Quadro 4A - Análise de variância das constantes cinéticas de absorção de sulfato de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al no meio de cultivo (AIMc) e no meio de absorção (AIMa)

FV	GL	Quadrado médio	
		$K_m$	$V_{max}$
Blocos	2	0,00155	0,00987
AIMa	1	0,00281	0,03526*
AIMc	1	0,00202	4,69935**
Cult	1	0,02041**	0,79935**
AIMa x AIMc	1	0,01306**	0,04681*
AIMa x Cult	1	0,00060	0,02801
AIMc x Cult	1	0,04860**	0,07706**
AIMa x AIMc x Cult	1	0,00135	0,00426
Resíduo	14	0,00132	0,00692
CV (%)		7,5	9,4

\*\* e \* : Significativo a 1 e 5 % de probabilidade.

Quadro 5A - Análise de variância do teor de tióis solúveis totais nas folhas (TTF) e no sistema radicular (TTSR) de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al e de S

FV	GL	Quadrado médio	
		TTF	TTSR
Blocos	2	0,00028	0,00057
S	1	0,89861**	0,00264**
Al	1	0,05152**	0,04386**
Cult	1	1,10768**	0,00002
S x Al	1	0,17819**	0,00010
S x Cult	1	0,07348**	0,00047
Al x Cult	1	0,00194	0,00064
S x Al x Cult	1	0,03082**	0,00005
Resíduo	14	0,00051	0,00027
CV (%)		3,0	5,4

\*\* e \* : Significativo a 1 e 5 % de probabilidade.



Quadro 6A - Análise de variância da atividade da sulfúrilase do ATP nas folhas (ATPF) e no sistema radicular (ATPSR) e da atividade total da sulfúrilase do ATP nas folhas (ATPTF) e no sistema radicular (ATPTSR) de dois cultivares de sorgo na ausência e na presença de Al e de S

FV	GL	Quadrado médio			
		ATPF	ATPSR	ATPTF	ATPTSR
Blocos	2	0,04318	0,05002	2.074,223	0,112
S	1	0,05161	0,05226	4.723,000**	26,290**
Al	1	0,00774	0,50925**	1.193,768**	1,652**
Cult	1	0,03146	0,00539	443,411**	13,277**
S x Al	1	0,09412	0,09500	1.279,560**	5,577**
S x Cult	1	0,00956	0,09702	126,299**	1,459**
Al x Cult	1	0,00001	0,00380	0,184	0,309
S x Al x Cult	1	0,02400	0,07437	0,048	1,214*
Resíduo	14	0,04219	0,03878	3,180	0,138
CV (%)		7,4	8,2	8,8	13,9

\*\* e \* : Significativo a 1 e 5 % de probabilidade.