

Alumínio estimula o crescimento radicular de erva-mate?

Eliziane Luiza Benedetti^{1*}, Delmar Santin², Nairam Félix de Barros³, Greice Leal Pereira³, Hermínia Prieto Martinez³, Julio César Lima Neves³

¹Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia de Santa Catarina, Av. Expedicionários, 2150, CEP 89460-000, Canoinhas, SC, Brasil

²Rua Saulo de Carvalho, n.1006, CEP 89460-000, Canoinhas, SC, Brasil

³Universidade Federal de Viçosa, Av. Peter Henry Rolfs s/n, CEP 36570-900, Viçosa, MG, Brasil

***Autor correspondente:**

eliziane.benedetti@ifsc.edu.br

Termos para indexação:

Raízes
Tolerância
Ilex paraguariensis

Index terms:

Roots
Tolerance
Ilex paraguariensis

Histórico do artigo:

Recebido em 13/07/2013
Aprovado em 17/05/2017
Publicado em 30/06/2017

doi: 10.4336/2017.pfb.37.90.983

Resumo - A toxicidade por Al em plantas se dá de várias maneiras, sendo a inibição do crescimento radicular uma das primeiras a se expressar, embora não seja prontamente perceptível em razão do hábito de crescimento das raízes. O objetivo desse trabalho foi avaliar a tolerância da erva-mate ao Al por meio do crescimento de raízes de mudas submetidas a doses crescentes do elemento. Para isso, testaram-se, três clones (C1, C2 e C3), doses de 100, 500, 1.000 e 2.000 $\mu\text{mol L}^{-1}$ de Al ($\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$) e um controle sem Al. Após 50 dias, determinaram-se massa seca das raízes, comprimento e volume total do sistema radicular, comprimento e volume total das raízes em diferentes diâmetros. O Al influenciou positivamente o crescimento das raízes de todos os clones. O maior comprimento radicular foi apresentado pelo clone C2, seguido pelo C3 e C1 em doses superiores a 1.500 $\mu\text{mol L}^{-1}$. Os maiores volumes foram obtidos para os clones C3, C2 e C1 nas doses respectivas de 2.000, 1.355 e 1.988 $\mu\text{mol L}^{-1}$ de Al. Maiores comprimentos e volume radicular foram provenientes de raízes finas em doses superiores a 1.500 $\mu\text{mol L}^{-1}$ de Al. O Al estimula o crescimento radicular e os clones testados apresentam tolerância diferencial ao Al.

Does Aluminum stimulate mate root growth?

Abstract - Aluminum toxicity can affect various plant processes; mainly root development which is not easily observed due to root growth habit. The objective was to evaluate root growth of mate when subjected to increased Al concentrations in the nutrient solution. Seedlings of three mate clones (C1, C2 and C3) were grown in nutrient solution added with 0, 100, 500, 1,000 and 2,000 $\mu\text{mol L}^{-1}$ Al ($\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$) and a control without Al. Fifty days after transferring the plants to these solutions, dry matter of root, length and volume of roots of different diameters were evaluated. Al increase promoted root growth of all clones. Highest root length was observed for C2, followed by C3 and C1, for Al concentrations higher than 1,500 $\mu\text{mol L}^{-1}$. The higher volumes were obtained by the clones C3, C2 and C1 with Al concentration off 2,000, 1,355 and 1,988 $\mu\text{mol L}^{-1}$, respectively. The smaller root volume of C2 was obtained for Al concentration of 1,355 $\mu\text{mol L}^{-1}$. The best fine root growth (dry matter and length) was obtained in Al concentrations above 1,500 $\mu\text{mol L}^{-1}$. The results indicate that Al stimulates mate root growth, and the magnitude of Al tolerance is clone dependent.

Introdução

A comprovação de inúmeros benefícios da erva-mate (*Ilex paraguariensis* St. Hil.) à saúde (Heck & Mejia, 2007; Mejía et al., 2010; Dahmer et al., 2012; Gosmann et al., 2012; Lückemeyer et al., 2012; Gao et al., 2013; Pérez et al., 2014) tem ampliado sua utilização também para a indústria farmacêutica, até então baseada no consumo de chimarrão, tererê e chás. A espécie ocorre em solos de baixa fertilidade e muito ácidos (Carvalho, 2003) com altos teores de Al^{3+} (Carvalho, 2003; Santin et al., 2013), apresenta elevados teores foliares de Al (Barbosa et al., 2015; Oliva et al., 2014) e baixa resposta a calagem (Santin et al., 2013), indícios de sua tolerância ao Al. Em alguns casos, há registro de teores foliares superiores a 1.000 mg kg^{-1} (Reissmann et al., 1999), condição que, de acordo com Haridasan (1982), permite considerá-la como espécie tolerante ao Al.

Em relação à tolerância ao Al, vários são os mecanismos propostos e ou comprovados em diversas espécies vegetais. Dentre eles, destacam-se o acúmulo de Al nas raízes (Mattiello et al., 2008) ou em locais ou organelas menos ativos das plantas (Tolrà et al., 2011), exclusão do Al (Giannakoula et al., 2008; Yang et al., 2008), indução da síntese de calose (Silva et al., 2010), exsudação de ácidos orgânicos, como o citrato (Sharma et al., 2016), colonização de raízes por fungos micorrízicos arbusculares (Seguel et al., 2013), além da combinação de vários mecanismos de tolerância (Ezaki et al., 2013).

No entanto, devido ao fato das raízes serem o primeiro órgão a entrar em contato com o Al, essas são as mais indicadas para se avaliar o efeito do Al, sendo a inibição do seu crescimento um dos principais sintomas visíveis de sua toxicidade (Kochian, 1995; Degenhardt et al., 1998; Kopittke et al., 2008; Horst et al., 2010; Arroyave et al., 2011; Yang et al., 2012). O Al interfere na divisão celular das raízes, deixando-as curtas, grossas, quebradiças e com ausência de ramificações finas (Zobel et al., 2007). Essas alterações reduzem a produção de matéria seca, o número e o comprimento de raízes, inibem o desenvolvimento de raízes laterais e são, frequentemente, associadas ao aumento do raio médio e do volume radicular (Foy et al., 1978; Kochian, 1995), conseqüentemente, reduz a área superficial específica das raízes para absorver nutrientes.

O crescimento radicular tem sido amplamente utilizado como indicador de tolerância ao Al (Alves et al., 2004), sendo o alongamento o mais sensível (Massot

et al., 1992). A inibição do crescimento radicular é uma das características que podem variar entre espécies tolerantes e sensíveis, em diferentes graus (Kochian, 1995). Em *Cicer arietinum* (Sharma et al., 2016) e em *Zea mays* (Souza et al., 2016) os genótipos tolerantes ao Al apresentaram menor inibição do crescimento radicular em relação ao genótipo sensível ao Al.

Desta forma, o objetivo deste estudo foi avaliar se a erva-mate é tolerante ao Al por meio da medição do crescimento de raízes de clones submetidos a doses crescentes de Al.

Material e métodos

O estudo foi conduzido em casa de vegetação com mudas de erva-mate (*Ilex paraguariensis* St. Hil.) produzidas por miniestaquia, com aproximadamente quatro meses de idade. Foram utilizados três clones: clone 1 (C1), procedente de São Mateus do Sul, PR, e clones 2 (C2) e 3 (C3), procedentes de Bocaiúva do Sul, PR.

No momento da transferência das mudas do substrato para solução nutritiva, as raízes foram lavadas em água deionizada. A solução nutritiva utilizada foi a de Wendling et al. (2007) modificada. A concentração dos macronutrientes (mmol L^{-1}) e dos micronutrientes ($\mu\text{mol L}^{-1}$), e as respectivas fontes utilizadas foram: N = 4,43 (NH_4NO_3 e $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$); P = 0,24 (KH_2PO_4); K = 1,79 (KCl, KH_2PO_4 e K_2SO_4); Ca = 1,50 ($\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$); Mg = 0,68 ($\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$); S = 0,93 (K_2SO_4); B = 23,15 (H_3BO_3); Cu = 3,93 ($\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$); Mn = 18,21 ($\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$); Zn = 7,65 ($\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$); Fe = 45,00 ($\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$) e Mo = 0,36 ($\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$).

As mudas foram mantidas em solução nutritiva durante 30 dias para aclimação. Após este período, adicionaram-se as doses de 100, 500, 1.000 e 2.000 $\mu\text{mol L}^{-1}$ de Al, na forma de cloreto de alumínio ($\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$) além de um controle sem Al. O pH das soluções foi ajustado para $4,2 (\pm 0,2)$ a cada 2 dias com HCl $0,1 \text{ mol L}^{-1}$ ou NaOH $0,1 \text{ mol L}^{-1}$. As soluções foram mantidas sob arejamento constante, sendo substituídas a cada 10 dias.

Os tratamentos foram arrançados em esquema fatorial (3×5), com três clones e cinco doses de Al, dispostos em quatro repetições no delineamento blocos casualizados. Cada unidade experimental foi composta por um vaso com 3 L de solução, contendo três plantas do mesmo clone.

Após serem submetidas aos tratamentos por 50 dias, as raízes foram separadas e determinados o comprimento total (CRT) e o volume total do sistema radicular (VRT).

As raízes foram separadas por classes de diâmetro (entre 0,00-0,50; 0,51-1,00; 1,01-2,00; 2,01-3,00; 3,01-4,00 e maiores de 4,01 mm), para determinação do comprimento total e volume total em cada classe. Essas determinações foram realizadas utilizando-se scanner acoplado a um computador e software WinRhizo, modelo LA 2400 versão 2009. Posteriormente, as raízes foram secas em estufa a 65 °C, para determinação da matéria seca das raízes (MSR). Esse resultado foi usado para determinar o comprimento radicular específico (CRE) e o volume radicular específico (VRE), obtidos, respectivamente, pela razão entre CRT e MSR e entre VRT e MSR.

A partir dos resultados do comprimento total e do volume total das raízes (100%) de todos os intervalos de diâmetro (0,00 até > 4,01 mm), calculou-se o percentual de crescimento, em comprimento e volume, das raízes com diâmetro entre 0,00-0,50 mm, obtido pela equação 1.

$$\text{Crescimento}(\%) = \frac{\text{Comprimento raiz}_{0,00-0,50} \times 100}{\text{comprimento raiz}_{\text{total}}} \quad (1)$$

Após análise da variância, as características foram analisadas por meio de regressão, utilizando-se o software Sisvar (Ferreira, 2008). Para as análises considerou-se o nível de 5% de probabilidade ($p < 0,05$).

Resultados e discussão

Ocorreu interação significativa entre os clones e as doses de alumínio, para todas as variáveis analisadas. De maneira geral, o Al estimulou o crescimento das raízes de todos os clones (Figuras 1, 2 e 3). O maior comprimento total do sistema radicular (CRT) (Figura 1a) foi apresentado pelo C2 (20,4 m planta⁻¹), seguido do C3 (18,6 m planta⁻¹) e do C1 (13,2 m planta⁻¹) em doses superiores a 1.500 µmol L⁻¹ de Al. Em relação ao volume total do sistema radicular (VRT) (Figura 1b), os maiores valores (20,7, 17,3 e 12,4 cm³ planta⁻¹), respectivamente, para os clones C3, C2 e C1, foram obtidos nas doses de 2.000, 1.355 e 1.988 µmol L⁻¹ de Al, sendo o VRT mínimo no clone C3 (8,9 cm³ planta⁻¹) com a dose de

471 µmol L⁻¹ de Al. O comprimento radicular específico (CRE) máximo foi observado nos clones C2 e C3 na maior dose de Al (Figura 1c); o mesmo foi observado para o volume radicular específico (VRE) dos clones C1 e C3, enquanto que, para o C2, o VRE máximo foi obtido com a dose de 1.388 µmol L⁻¹ de Al (Figura 1d).

O comprimento radicular é considerado característica padrão para a determinação da densidade e do crescimento radicular (Rossiello et al., 1995), sendo normalmente inibido algumas horas após a exposição ao mineral (Kopittke et al., 2008, Horst et al., 2010, Arroyave et al., 2011). No entanto, os maiores comprimentos das raízes, para todos os clones, foram observados em doses acima de 1.500 µmol L⁻¹ de Al (Figura 1a), mesmo após 50 dias de exposição. Isto sinaliza que o Al pode favorecer o crescimento radicular da espécie, a exemplo do observado em *Melaleuca cajuputi*, espécie tolerante ao Al, em que o cultivo em solução com 2.500 µmol de Al não prejudicou o alongamento das raízes (Tahara et al., 2008b); no entanto, em *Melaleuca bracteata*, espécie sensível, após 3 h de exposição ao Al, o alongamento das raízes foi inibido (Tahara et al., 2008a). Para os três clones de erva-mate estudados, o aumento no comprimento de raízes em função das doses de Al indica que as plantas são beneficiadas pela presença do Al.

O comportamento dos clones C1 e C2 ao Al foi semelhante para o CRT e o VRT. Maiores VRT foram obtidos, respectivamente nas doses de 1.988 e 1.355 µmol L⁻¹ de Al (Figura 1b), e de 1.735 e 1.516 µmol L⁻¹ de Al, nas quais também foi observado o maior CRT (Figura 1a). O C3 apresentou o maior CRT e VRT na maior dose testada, porém o aumento linear do CRT (Figura 1a) e o aumento mais pronunciado do VRT nas maiores doses testadas (1.000 e 2.000 µmol L⁻¹ de Al) (Figura 1b), indica engrossamento das raízes nas maiores doses de Al para esse clone, sintoma típico de toxidez por Al (Foy et al., 1978; Kochian, 1995). Os resultados mostram que os maiores volumes foram consequência de altas doses de Al. No entanto, a medida do volume isoladamente não esclarece se este é resultante da presença de raízes grossas (menos eficientes) ou de muitas raízes finas (mais eficientes), devendo-se ter cautela na análise dessa variável isoladamente, pois segundo Massot et al. (1992), o comprimento radicular reflete melhor o efeito do Al.

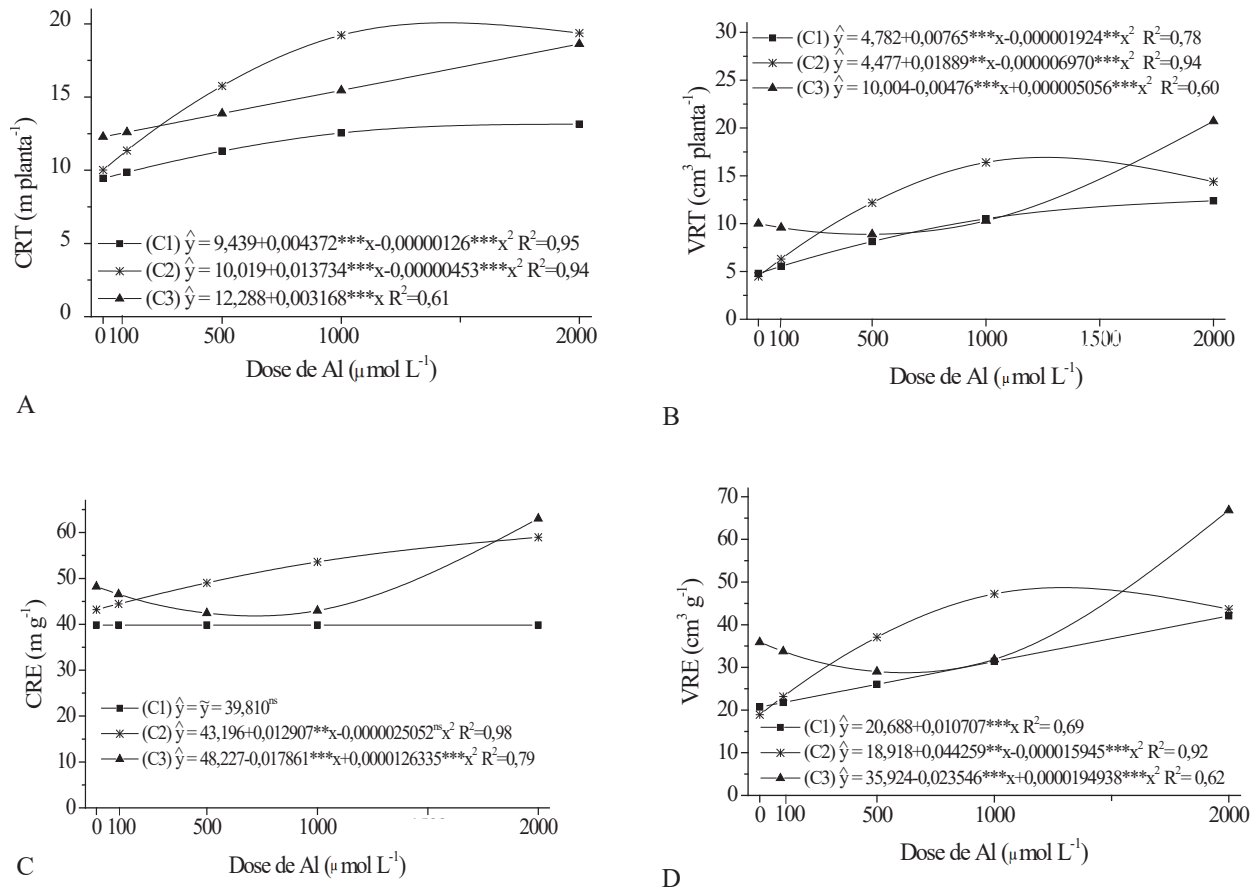


Figura 1. Comprimento total (CRT) (A); volume total (VRT) (B); comprimento específico (CRE) (C) e volume específico das raízes (VRE) (D) de clones de erva-mate (C1, C2 e C3) submetidos a doses de Al. *, **, *** significativo respectivamente, a 5, 1 e 0,1% e ns não significativo.

Como a inibição do crescimento das raízes é o primeiro sintoma visível de toxidez por Al (Kochian, 1995; Degenhardt et al., 1998), o menor comprimento total das raízes observado no tratamento controle para todos os clones (Figuras 1a), corrobora afirmações da adaptação da espécie a solos ácidos (Carvalho, 2003). Esse comportamento possibilita que a espécie seja cultivada em sub-bosque da Floresta Ombrófila Mista, como ocorre principalmente nos Estados do Paraná e Santa Catarina, favorecendo muitas vezes a conservação desses ambientes (Benedetti & Dallabrida, 2016). Porém, mesmo que o maior crescimento radicular tenha ocorrido nas maiores doses de Al (Figura 1) e sendo adaptada a solos ácidos, não significa que a erva-mate não necessite de reposição nutricional. Isso porque em solos ácidos a concentração de bases disponíveis é baixa, e mesmo com maior crescimento radicular nessa condição, a área de solo explorada pelas raízes parece não ser suficiente para nutrir adequadamente a planta. Esse fato pode ser comprovado pelo aumento da

produtividade e de teores foliares de nutrientes obtido em ervais após aplicação de adubação (Santin et al., 2014, 2016; Benedetti & Dallabrida, 2016) e calcário (Santin et al., 2013; Benedetti & Dallabrida, 2016). A partir do CRE (Figura 1c) e VRE (Figura 1d), observa-se maior eficiência no uso dos recursos de crescimento nas doses entre 1.388 e 2.000 µmol L⁻¹ de Al, deixando claro os benefícios deste mineral no crescimento da cultura. Isso permite inferir que a calagem na cultura da erva-mate deve ser utilizada visando suprir a necessidade de Ca da espécie, sem pretensões de neutralizar totalmente o Al³⁺ do solo, uma vez que esse estimula o crescimento radicular da planta.

Raízes mais finas, com diâmetros entre 0,00-1,00 mm, apresentaram maiores comprimentos, quando comparadas às raízes com maiores diâmetros (Figuras 2a e 2b). Nas raízes mais finas, o maior comprimento foi observado no C2 (1.528 µmol L⁻¹ de Al), seguido pelo C3 (2.000 µmol L⁻¹ de Al) e C1 (1.636 µmol L⁻¹ de Al) (Figura 2a). As raízes com diâmetros entre 0,51-

1,00, 1,01-2,00 e 2,01-3,00 mm dos clones C1 e C3 apresentaram maior comprimento na dose de 2.000 $\mu\text{mol L}^{-1}$ (Figuras 2b, 2c e 2d). O C2 apresentou o máximo comprimento de raízes, nas doses de 1.488, 1.415 e de 1.317 $\mu\text{mol L}^{-1}$ de Al, respectivamente, para os mesmos intervalos de diâmetro. Em raízes com diâmetros entre 3,01-4,00 mm, maior comprimento foi observado nas doses de 1.667, para o C1, e de 2.000 $\mu\text{mol L}^{-1}$ de Al para C2 e C3 (Figura 2e). Os tratamentos não influenciaram o comprimento das raízes mais grossas

do C2. O C1 apresentou maior comprimento na dose de 1.747 $\mu\text{mol L}^{-1}$ de Al, superior aos 1.219 $\mu\text{mol L}^{-1}$ de Al necessários para o C3 (Figura 2f).

Tendo em vista que os principais sintomas da toxidez por Al são inibição do crescimento e engrossamento radicular (Foy et al., 1978), as maiores extensões de raízes com menor diâmetro (0,00-0,50 mm) obtidas pelos clones C2 e C3 (Figura 2a), principalmente nas maiores doses de Al, podem ser indicativo da maior tolerância desses clones ao Al.

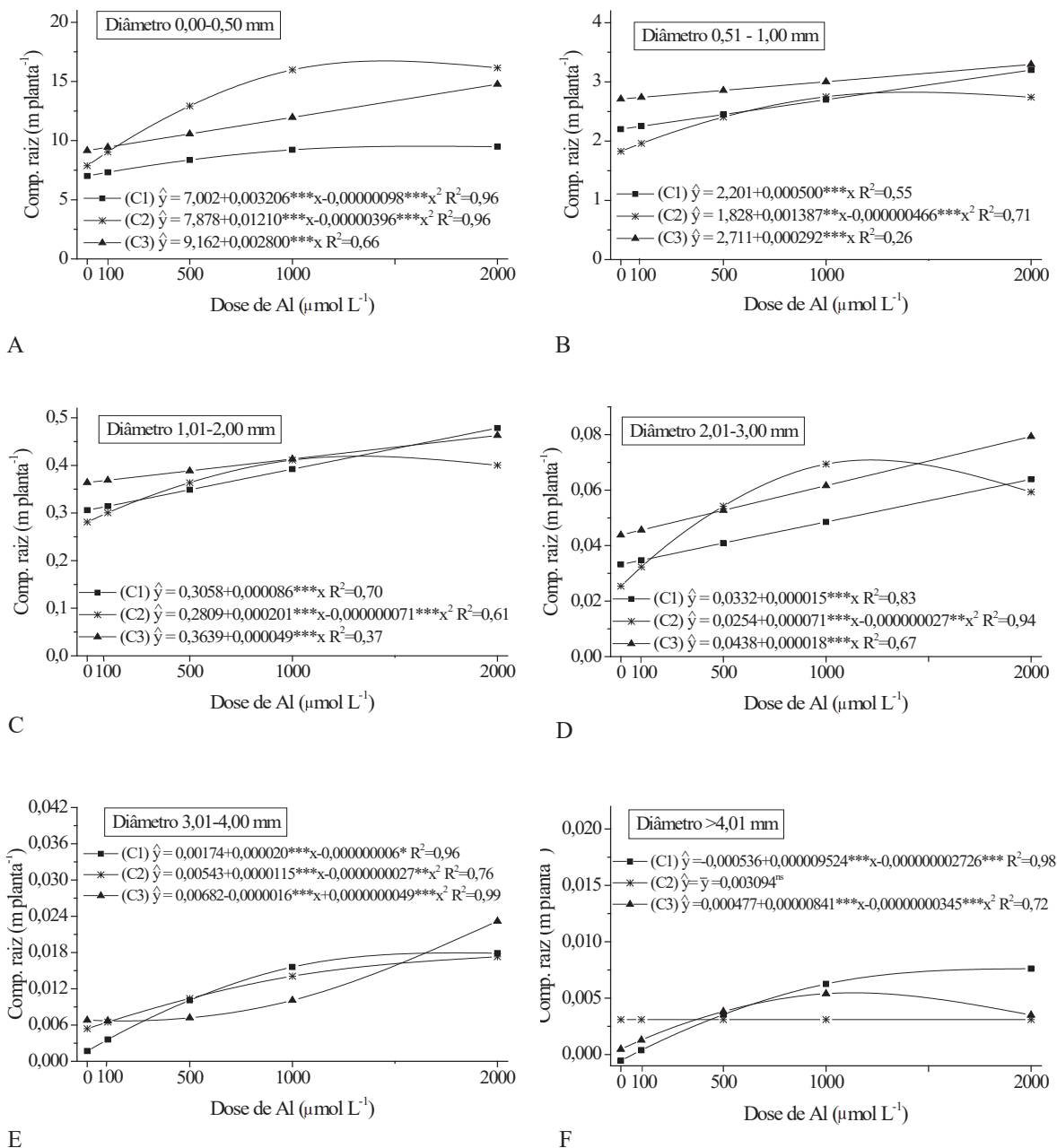


Figura 2. Comprimento de raízes com diâmetro entre 0,00-0,50 mm (A); 0,51- 1,00 mm (B); 1,01-2,00 mm (C); 2,01-3,00 mm (D); 3,01-4,00 (E) e acima de 4,01 mm (F) de clones de erva-mate (C1, C2 e C3) submetidos a doses de Al. *, **, *** significativo, respectivamente, a 5, 1 e 0,1% e ^{ns} não significativo.

Além disso, de maneira geral, maiores comprimentos radiculares, independentemente do diâmetro das raízes, ocorreram em doses acima de $1.219 \mu\text{mol L}^{-1}$ de Al para todos os clones, demonstrando o efeito benéfico do Al no comprimento de raízes de erva-mate.

Assim como para o comprimento, maior volume foi obtido em raízes de menor diâmetro (Figura 3). Entre os diâmetros de 0,00-0,50 mm observou-se aumento expressivo no volume radicular do tratamento controle comparado às maiores doses de Al, especialmente para C2 e C3. Maior volume foi observado no C2 ($1.868 \mu\text{mol L}^{-1}$ de Al), seguido pelo C3 e C1, ambos na dose de $2.000 \mu\text{mol L}^{-1}$ de Al (Figura 3a). Maiores volumes de raízes com diâmetro entre 0,51-1,00 mm foram observados para C3, C1 e C2 em doses acima de $1.049 \mu\text{mol L}^{-1}$ de Al (Figura 3b).

Apesar do aumento do volume ter sido menos pronunciado para os intervalos de maiores diâmetros de raízes, dentro de cada clone, a dose de maximização de crescimento foi semelhante. É importante salientar que nos intervalos de diâmetro de 0,00-0,50; 0,51-1,00 e 1,01-2,00 mm (Figuras 3a, 3b e 3c), enquanto o C1 respondeu positivamente de forma linear às doses de Al, o C2, com resposta quadrática, apresentou tendência de redução de crescimento na maior dose de Al. Indicativo de que, para esse clone, doses de Al acima de $2.000 \mu\text{mol L}^{-1}$ podem prejudicar fortemente o crescimento de raízes mais finas. Por outro lado, todos os clones de erva-mate responderam ao Al com crescimento linear do volume de raízes com maiores diâmetros (maior que 3,01 mm) (Figuras 3e e 3f). Silva et al. (2004), ao avaliarem o efeito da atividade do Al nas raízes de *Eucalyptus grandis* e *E. globulus*, observaram que o crescimento de raízes finas foi afetado negativamente pelo mineral.

Os mesmos autores relataram que as raízes grossas de *E. grandis* foram mais sensíveis à toxicidade do Al do que as de *E. globulus*. Isso permite inferir que, enquanto para espécies do gênero *Eucalyptus* o crescimento de raízes grossas pode ser indicador de tolerância ao Al, para a erva-mate o crescimento de raízes mais finas é melhor indicador.

O percentual de crescimento em comprimento foi mais acentuado nas raízes finas (diâmetro entre 0,00-0,50 mm), em especial para o C2 (Figura 3g). A maior porcentagem do volume de raízes finas foi observada na maior dose de Al para todos os clones, com maior proporção para o C2 (Figura 3h).

Aparentemente, as raízes grossas do C2 foram as mais sensíveis aos altos teores de Al. Os clones C3 e C1 sofreram maior prejuízo no comprimento de raízes mais finas (Figura 2a), observado a partir do incremento (diferença entre o comprimento obtido no controle e na dose de máximo comprimento) do comprimento radicular. O comprimento total de raízes finas (0,00-1,00 mm) de 18,98, 18,06 e 12,69 m, respectivamente para C2, C3 e C1, demonstra que os clones C2 e C3 apresentaram melhor resposta ao Al para essa variável.

Apesar dos resultados indicarem benefícios do Al no crescimento radicular da erva-mate, a busca por material genético mais sensível não deve ser descartada, pois altos teores foliares de Al (Reissmann et al., 1999) podem ocorrer nas plantas que crescem em solos ácidos com alta disponibilidade de Al (Carvalho, 2003). Considerando que há indicativos de que o Al tenha uma possível participação no Mal de Alzheimer (Ferreira et al., 2008), deve-se buscar genótipos que cresçam bem em solos com pH mais elevado, com menor disponibilidade de Al. Isso permitiria produzir matéria prima com maior qualidade nutricional, com maior teor de Ca e menor de Al.

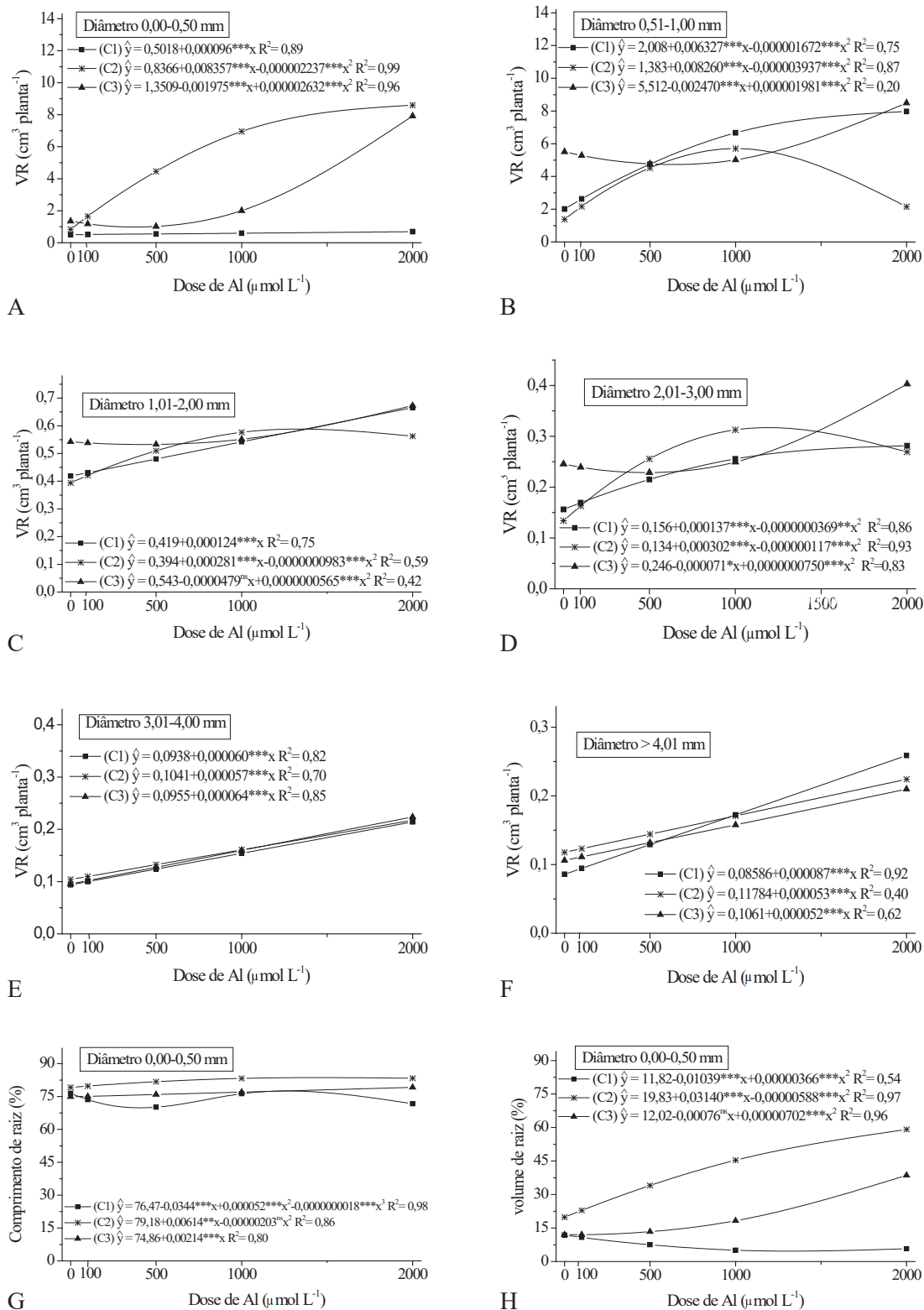


Figura 3. Volume de raízes com diâmetro entre 0,00-0,50 mm (A); 0,51-1,00 mm (B); 1,01-2,00 mm (C); 2,01-3,00 mm (D); 3,01-4,00 (E) e acima de 4,01 mm (F); porcentagem do comprimento (G) e volume (H) de raízes com diâmetro entre 0,00 e 0,50 mm em relação ao total de clones de erva-mate (C1, C2 e C3) submetidos a doses de Al. *, **, *** significativo, respectivamente, a 5, 1 e 0,1% e ns não significativo.

Conclusões

O alumínio estimula o crescimento radicular da erva-mate.

O crescimento das raízes, em especial o alongamento, é bom indicador da tolerância da erva-mate ao Al.

Os clones de erva-mate testados apresentam tolerância diferencial ao Al.

Agradecimentos

Ao Departamento de Solos da UFV, à Embrapa Florestas, à Fapemig pela concessão de bolsa e auxílio (APQ 02595-13 e 913-12) para condução dos experimentos, e à Epamig escritório de Viçosa por disponibilizar o uso do WinRhizo, possibilitando a realização do trabalho.

Referências

- Alves, V. M. C. et al. Toxidez por alumínio e hidrogênio no crescimento de raízes de milho. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, v. 3, p. 311-318, 2004. DOI: 10.18512/1980-6477/rbms.v3n2p311-318.
- Arroyave, C. et al. Aluminium-induced changes in root epidermal cell patterning, a distinctive feature of hyperresistance to Al in *Brachiaria decumbens*. **Journal of Inorganic Biochemistry**, v. 105, p. 1477-1483, 2011. DOI: 10.1016/j.jinorgbio.2011.07.011.
- Barbosa, J. Z. et al. Composition, hot-water solubility of elements and nutritional value of fruits and leaves of yerba-mate. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 39, n. 6, p. 593-603, 2015. DOI: 10.1590/S1413-70542015000600006.
- Benedetti, E. L. & Dallabrida, V. R. Aspectos da multifuncionalidade no planalto norte catarinense: adubação orgânica no incremento da produção de erva-mate. **Desenvolvimento Regional em Debate**, v. 6, n. 2, nesp., p. 147-169, 2016.
- Carvalho, P. E. R. **Espécies arbóreas brasileiras**. Colombo: Embrapa Florestas, 2003. 1039 p.
- Dahmer, T. et al. Antithrombotic effect of Chikusetsusaponin IVa Isolated from *Ilex paraguariensis* (Maté). **Journal of Medicinal Food**, v. 15, n. 12, p. 1073-1080, 2012. DOI: 10.1089/jmf.2011.0320.
- Degenhardt, J. et al. Aluminum resistance in the Arabidopsis mutant alr-104 is caused by an aluminum-induced increase in rhizosphere pH. **Plant Physiology**, v. 117, p. 19-27, 1998.
- Ezaki, B. et al. A combination of five mechanisms confers a high tolerance for aluminum to a wild species of Poaceae, *Andropogon virginicus* L. **Environmental and Experimental Botany**, v. 93, p. 35-44, 2013. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2013.05.002.
- Ferreira, D. F. Sisvar: um programa para análises e ensino de estatística. **Revista Científica Symposium**, v. 6, p. 36-41, 2008.
- Ferreira, P. C. et al. Aluminum as a riskfactor for Alzheimer's disease. **Revista Latino Americana de Enfermagem**, v. 16, p. 151-157, 2008. DOI: 10.1590/S0104-11692008000100023.
- Foy, C. D. et al. The physiology of metal toxicity in plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 29, p. 511-566, 1978.
- Gao, H. et al. Effects of yerba mate tea (*Ilex paraguariensis*) on vascular endothelial function and liver lipoprotein receptor gene expression in hyperlipidemic rats. **Fitoterapia**, v. 84, p. 264-272, 2013. DOI: 10.1016/j.fitote.2012.12.024.
- Giannakoula, A. et al. Aluminum tolerance in maize is correlated with increased levels of mineral nutrients; carbohydrates and proline; and decreased levels of lipid peroxidation and accumulation. **Journal of Plant Physiology**, v. 165, p. 385-396, 2008. DOI: 10.1016/j.jplph.2007.01.014.
- Gosmann, G. et al. Phenolic compounds from maté (*Ilex paraguariensis*) inhibit adipogenesis in 3T3-L1 preadipocytes. **Plant Foods for Human Nutrition**, v. 67, p. 156-161, 2012. DOI: 10.1007/s11130-012-0289-x.
- Haridasan, M. Aluminium accumulation by some cerrado native species of central Brazil. **Plant and Soil**, v. 65, n. 2, p. 265-273, 1982. DOI: 10.1007/BF02374657.
- Heck, C. I. & Mejia, E. G. Yerba mate tea (*Ilex paraguariensis*): a comprehensive review on chemistry, health implications, and technological considerations. **Journal of Food Science**, v. 72, p. 138-151, 2007. DOI: 10.1111/j.1750-3841.2007.00535.x.
- Horst, W. J. et al. The role of the root apoplast in aluminium-induced inhibition of root elongation and in aluminum resistance of plants: a review. **Annals of Botany**, v. 106, p. 185-197, 2010. DOI: 10.1093/aob/mcq053.
- Kochian, L. V. Cellular mechanism of aluminum toxicity and resistance in plants. **Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 46, p. 237-260, 1995. DOI: 10.1146/annurev.pp.46.060195.001321.
- Kopittke, P. M. et al. Toxicities of soluble Al, Cu, and La include ruptures to rhizodermal and root cortical cells of cowpea. **Plant and Soil**, v. 303, p. 217-227, 2008. DOI: 10.1007/s11104-007-9500-5.
- Lückemeyer, D. D. et al. Effects of *Ilex paraguariensis* A. St. Hil. (Yerba Mate) on herpes simplex virus types 1 and 2 replication. **Phytotherapy Research**, v. 26, p. 535-540, 2012. DOI: 10.1002/ptr.3590.
- Massot, N. et al. Differential response of three bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cultivars to aluminum. **Acta Botanica Neerlandica**, v. 41, p. 293-298, 1992.
- Mattiello, E. M. et al. Produção de matéria seca, crescimento radicular e absorção de cálcio, fósforo e alumínio por *Coffea canephora* e *Coffea arabica* sob influência da atividade do alumínio em solução. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 32, p. 425-434, 2008.
- Mejía, E. G. et al. Yerba mate tea (*Ilex paraguariensis*): phenolics, antioxidant capacity and in vitro inhibition of colon cancer cell proliferation. **Journal of Functional Foods**, v. 2, p. 23-34, 2010. DOI: 10.1016/j.jff.2009.12.003.

- Oliva, E. V. et al. Composição nutricional de procedências e progênes de erva-mate (*Ilex paraguariensis* St. Hil.) cultivadas em Latossolo vermelho distrófico. **Ciência Florestal**, v. 24, n. 4, p. 793-805, 2014. DOI: 10.5902/1980509816577.
- Pérez, J. M. et al. Comparative antioxidant, antiproliferative and apoptotic effects of *Ilex laurina* and *Ilex paraguariensis* on colon cancer cells. **Tropical Journal of Pharmaceutical Research**, v. 13, n. 8, p. 1279-1286, 2014. DOI: 10.4314/tjpr.v13i8.12.
- Reissmann, C. B. et al. Chemical composition of *Ilex paraguariensis* St. Hil. under different management conditions in seven localities of Paraná State. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 42, p. 187-194, 1999. DOI: 10.1590/S1516-89131999000200009.
- Rossello, R. O. P. et al. Comparação dos métodos fotoelétrico e da interseção na determinação de área, comprimento e raio médio radicular. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 30, p. 633-638, 1995.
- Santin, D. et al. Effect of potassium fertilization on yield and nutrition of yerba mate (*Ilex paraguariensis*). **Revista Brasileira Ciência do Solo**, v. 38, n. 5, p. 1469-1477, 2014. DOI: 10.1590/S0100-06832014000500012.
- Santin, D. et al. Intervalos de colheita e adubação potássica influenciam a produtividade da erva-mate. **Floresta**, v. 46, n. 4, p. 509-518, 2016. DOI: 10.5380/ufv46i3.41551
- Santin, D. et al. Nutrição e crescimento da erva-mate submetida à calagem. **Ciência Florestal**, v. 23, n. 1, p. 55-66, 2013. DOI: 10.5902/198050988439.
- Seguel, A. et al. The role of arbuscular mycorrhizas in decreasing aluminium phytotoxicity in acidic soils: a review. **Mycorrhiza**, v. 23, p. 167-183, 2013. DOI: 10.1007/s00572-013-0479-x.
- Sharma, M. et al. Rapid activation of catalase followed by citrate efflux effectively improves aluminum tolerance in the roots of chick pea (*Cicer arietinum*). **Protoplasma**, v. 253, n. 3, p. 709-718, 2016. DOI: 10.1007/s00709-015-0913-3.
- Silva, I. R. et al. Responses of eucalypt species to aluminum: the possible involvement of low molecular weight organic acids in the Al tolerance mechanism. **Tree Physiology**, v. 24, p. 1267-1277, 2004.
- Silva, S. et al. Differential aluminium changes on nutrient accumulation and root differentiation in an Al sensitive vs. tolerant wheat. **Environmental and Experimental Botany**, v. 68, p. 91-98, 2010. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2009.10.005.
- Souza, L. T. de. et al. Effects of aluminum on the elongation and external morphology of root tips in two maize genotypes. **Bragantia**, v. 75, n. 1, p. 19-25, 2016. DOI: 10.1590/1678-4499.142.
- Tahara, K. et al. Aluminum distribution and reactive oxygen species accumulation in root tips of two *Melaleuca* trees differing in aluminum resistance. **Plant and Soil**, v. 307, p. 167-178, 2008a. DOI: 10.1007/s11104-008-9593-5.
- Tahara, K. et al. Role of aluminum-binding ligands in aluminum resistance of *Eucalyptus camaldulensis* and *Melaleuca cajuputi*. **Plant and Soil**, v. 302, p. 175-187, 2008b. DOI: 10.1007/s11104-007-9464-5.
- Tolrà, R. et al. Localization of aluminium in tea (*Camellia sinensis*) leaves using low energy X-ray fluorescence spectro-microscopy. **Journal of Plant Research**, v. 124, p. 165-172, 2011. DOI: 10.1007/s10265-010-0344-3.
- Wendling, I. et al. Produção e sobrevivência de miniestacas e minicepas de erva-mate cultivadas em sistema semi-hidropônico. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 42, n. 2, p. 289-292, 2007.
- Yang, J. L. et al. Cell wall polysaccharides are specifically involved in the exclusion of aluminum from the rice root apex. **Plant Physiology**, v. 146, n. 2, p. 602-611, 2008. DOI: 10.1104/pp.107.111989.
- Yang, Z. B. et al. Physiological and molecular analysis of the interaction between aluminium toxicity and drought stress in common bean (*Phaseolus vulgaris*). **Journal of Experimental Botany**, v. 63, n. 8, p. 3109-3125, 2012. DOI: 10.1093/jxb/ers038.
- Zobel, R. W. et al. Fine root diameters can change in response to changes in nutrient concentrations. **Plant and Soil**, v. 297, n. 1-2, p. 243-254, 2007. DOI: 10.1007/s11104-007-9341-2.

