

EFFECTO DEL ALUMINIO EN EL CRECIMIENTO Y CONTENIDO DE CLOROFILA EN PLÁNTULAS DE MAÍZ

EFFECT OF ALUMINUM ON GROWTH AND CHLOROPHYLL CONTENT IN MAIZE SEEDLINGS

Luis A. Rodríguez-Larramendi¹, Francisco Guevara-Hernández^{2*}, Manuel A. La O-Arias², Emanuel Romero-José¹, Vidal Hernández-García¹ y Miguel A. Salas-Marina¹

¹Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Facultad de Ingeniería, Villa Corzo, Chiapas, México. ²Universidad Autónoma de Chiapas, Facultad de Ciencias Agronómicas, Villaflores, Chiapas, México.

*Autor de correspondencia (francisco.guevara@unach.mx)

RESUMEN

El aluminio es el elemento más limitante del crecimiento de las plantas en suelos ácidos. Estudiar el efecto de este elemento en las plantas contribuye a mejorar las prácticas agrícolas. El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto del aluminio en plántulas de maíz (*Zea mays* L.), bajo la hipótesis de que el aluminio en concentraciones menores a 1.0 mg L⁻¹ estimula el crecimiento y la síntesis de clorofila. Se utilizó un diseño experimental completamente al azar con siete repeticiones en condiciones de laboratorio. Los tratamientos consistieron en concentraciones de 0, 0.5, 1.0 y 2.0 mg L⁻¹ de Al³⁺. Se obtuvo el porcentaje de germinación y a los 10 d se midió altura del vástago, diámetro del tallo, porcentaje de plántulas con hojas, área foliar, cantidad de raíces por vástago, biomasa acumulada en el vástago y las raíces, y contenido de clorofila. Los datos se analizaron con análisis de varianza y las medias se compararon con la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$). La germinación se redujo en los tratamientos con aluminio hasta 3.94 y 12.8 % con 1.0 y 2.0 mg L⁻¹, respectivamente, con respecto al testigo. El número de raíces por plántulas aumentó 55.5 % con el tratamiento de 2.0 mg L⁻¹ con respecto al testigo y la altura de la planta fue mayor en todos los tratamientos con Al³⁺. La germinación y la acumulación de biomasa en las raíces fueron las variables más sensibles al Al³⁺, y concentraciones superiores a 1.0 mg L⁻¹ inhibieron el crecimiento foliar y el contenido de clorofila.

Palabras clave: *Zea mays* L., acumulación de biomasa, aluminio, área foliar, crecimiento.

SUMMARY

Aluminum is the most limiting element for plant growth in acidic soils. Studying the effect of this element on plants helps to improve agricultural practices. The objective of this study was to evaluate the effect of aluminum in maize seedlings, under the hypothesis that aluminum in concentrations lower than 1.0 mg L⁻¹ stimulates growth and chlorophyll synthesis. A completely randomized experimental design was used with seven replications under laboratory conditions. Treatments consisted in concentrations of 0, 0.5, 1.0, and 2.0 mg L⁻¹ of Al³⁺. Germination percentage was accounted and at 10 d stem height, stem diameter, percentage of seedlings with leaves, leaf area, the number of roots per stem, biomass accumulated in the stem and roots, and chlorophyll content were measured. The data were analyzed with analysis of variance and the means were compared with the Tukey test ($P \leq 0.05$). Germination was reduced with aluminum treatments by 3.94 and 12.8 % with 1.0 and 2.0 mg L⁻¹, respectively, in relation to the control. The number of roots

per seedling increased by 55.5 % with the treatment of 2.0 mg L⁻¹ compared to the control, and the height of the plant was higher in all the treatments with Al³⁺. Germination and biomass accumulation in roots were the most sensitive traits to Al³⁺, and concentrations higher than 1.0 mg L⁻¹ inhibited leaf growth and chlorophyll content.

Index words: *Zea mays* L., aluminum, biomass accumulation, growth, leaf area.

INTRODUCCIÓN

El aluminio representa 7 % de la corteza terrestre y su abundancia es menor sólo a la del oxígeno y el silicio (Matsumoto y Motada, 2012; Matsumoto *et al.*, 2015); al igual que el selenio y el cobalto, no se considera elemento esencial para las plantas, aunque se puede acumular en los tejidos vegetales en concentraciones de 0.1 a 500 µg g⁻¹ de materia seca (Taiz *et al.*, 2015).

El aluminio es el factor limitante del crecimiento de las plantas en suelos ácidos, los cuales ocupan hasta el 70 % de la tierra potencialmente cultivable del mundo. El aluminio se solubiliza en suelos con pH menor a 5; en esas condiciones, la mayoría de aluminio existe como Al³⁺, que es la forma más tóxica para las plantas (Kochian *et al.*, 2005; Ma *et al.*, 2001).

El efecto del aluminio en las plantas cultivadas se ha estudiado en investigaciones fisiológicas (Mihailovic *et al.*, 2008; Moreno-Alvarado *et al.*, 2017; Rengel, 1996; Schmitt *et al.*, 2016). Las investigaciones de Darkó *et al.* (2004), Meriga *et al.* (2004), Chen, (2006) y He *et al.* (2014) coinciden en señalar su efecto tóxico en las plantas, sobre todo al inhibir el crecimiento de las raíces; sin embargo, existen evidencias que indican un efecto benéfico del aluminio en concentraciones menores a 2.0 mg L⁻¹ en ciertos procesos fisiológicos de plantas cultivadas. En

regiones tropicales, donde abundan los suelos ácidos, el aluminio estimula el crecimiento de las plantas, así como la absorción del fósforo, y se ha demostrado que la estimulación del crecimiento por la aplicación de aluminio en plantas adaptadas a suelos ácidos en regiones tropicales y templadas se debe al efecto en la absorción de nitrógeno, fósforo y potasio (Osaki *et al.*, 1997).

El cultivo de maíz es más sensible al efecto del aluminio que otros cereales (Wang *et al.*, 2015), pero las investigaciones referentes a su efecto benéfico no abundan o son muy variadas (Mihailovic *et al.*, 2008). Casierra-Posada y Cárdenas-Hernández (2009) investigaron el crecimiento de plantas de maíz crecidas en soluciones nutritivas con baja relación Ca + K + Mg/Al y demostraron que el área foliar, peso seco y longitud de la raíz no mostraron diferencias estadísticas entre los tratamientos con relaciones (Ca + Mg + K)/Al de 0.5 a 1.0; sin embargo, todos los tratamientos con aluminio fueron estadísticamente diferentes al testigo. Los valores de la relación raíz/vástago mostraron una tendencia inversa a la relación (Ca + Mg + K)/Al; estos resultados sugieren que la variedad de maíz estudiada fue sensible al aluminio, independientemente de si la relación bases/aluminio fuese baja o en balance.

En el caso de México, particularmente, en la región Frailesca de Chiapas, México, 40 % de los suelos son ácidos y con porcentaje de saturación de Al³⁺ superior al 40 % (López *et al.*, 2016; van Nieuwkoop *et al.*, 1994), de ahí que cobren interés las investigaciones sobre su efecto en el crecimiento del cultivo de maíz.

El objetivo de esta investigación fue determinar el efecto fisiológico de Al³⁺ en la germinación, el crecimiento inicial y el contenido de clorofila en plántulas de maíz. La hipótesis planteada es que plántulas de maíz crecen más y acumulan más clorofila cuando las semillas son embebidas con bajas concentraciones de aluminio.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material vegetal y acondicionamiento de la semilla

Semillas de maíz híbrido Pioneer P4083W se mantuvieron en hipoclorito de sodio al 1 % durante 10 min, se lavaron inmediatamente con agua destilada y se secaron a temperatura ambiente de 28 °C.

Tratamientos, diseño y unidad experimental

Para establecer los tratamientos experimentales, las semillas fueron embebidas 24 h en soluciones acuosas de Al₃(SO₄)₂ · 14H₂O, pH 4.5, a concentraciones de 0 (agua

destilada), 0.5, 1.0 y 2.0 mg L⁻¹ de Al³⁺. El diseño experimental fue completamente al azar con siete repeticiones. La unidad experimental estuvo conformada por 25 semillas colocadas en contenedores de poliestireno expandido, de 21.00 × 14.03 × 2.00 cm, cubiertos con papel filtro. Las semillas se humedecieron diariamente con 25 mL de agua por cada contenedor. Los contenedores se lavaron con solución de hipoclorito de sodio al 10 % y se dispusieron al azar en mesas del Laboratorio de Ciencias del Campus Villa Corzo, de la Facultad de Ingeniería de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, México. Las condiciones en el laboratorio fueron temperatura media diurna de 28.86 ± 0.25 °C, 65.86 ± 0.38 % de humedad relativa y 7.66 ± 0.18 μmol m⁻² s⁻¹ de flujo fotónico fotosintético.

Variables de crecimiento de las plántulas

Desde el segundo día de establecido el experimento se contaron diariamente las semillas germinadas y se calculó el porcentaje de germinación (PG). A los 10 d se seleccionaron cinco plántulas al azar por cada repetición, a las cuales se determinó el área foliar por plántula (AFP) en cm² con un medidor portátil de área foliar (CI-202 Bio-Science®, Camas, WA, EUA), se calculó el porcentaje de plántulas con hojas (PCH), el diámetro del vástago (DV) en mm a 0.5 cm de la base, la cantidad de raíces por plántula (RP), así como la masa seca de la raíz (MSR) y del vástago (MSV) en g, definida como la suma de la masa seca foliar y del tallo. Con estas dos últimas variables se calculó la relación raíz/vástago (RRV). Para determinar la masa seca se colocaron las muestras vegetales en una estufa de aire forzado a 80 °C hasta peso constante y pesadas en una balanza analítica (Sartorius®, Bohemia, NY, EUA).

Contenido de clorofila

El contenido de clorofila total (*a* + *b*) se determinó con un medidor portátil de contenido de clorofila (MC-100, Apogee Instruments®, Logan, Utah, EUA) en las cinco plantas seleccionadas para el análisis del crecimiento. Los valores de clorofilas se expresaron en μmol cm⁻² de área foliar.

Análisis estadístico

Los datos se sometieron a análisis de varianza de una sola vía, previa comparación de los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza. Las diferencias entre las medias se determinaron con la prueba de Tukey (*P* ≤ 0.05). Se realizaron análisis de regresión (*P* ≤ 0.05) para determinar las concentraciones máximas de Al³⁺ a partir de las cuales se inhibe la síntesis de clorofilas y el crecimiento inicial de las plántulas.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Crecimiento de raíces, tallos y hojas

Concentraciones de aluminio superiores a 0.5 mg L⁻¹ redujeron la germinación. Se registró 12.8 % de imbibición en el tratamiento con 1.0 mg L⁻¹ en relación con el testigo (Figura 1). No se observaron diferencias entre el tratamiento testigo y las concentraciones de 0, 0.5 y 1.0 mg L⁻¹ Al³⁺. Los resultados coincidieron con los de Casierra-Posada *et al.* (2008), quienes encontraron que en variedades de trigo (*Triticum aestivum*) y maíz se observaron reducciones significativas de la germinación a concentraciones de aluminio de 0.5 a 2.0 mg L⁻¹. Estos autores mostraron que las reducciones en la germinación de semillas de maíz y trigo dependen de las variedades utilizadas y que se afectó más la germinación en trigo que en maíz.

Iqbal y Shafiq (2003) reportaron reducciones significativas de la germinación de semillas de trigo cv. Blue Silver y Faisalabad 85 a concentraciones de 20 y 25 mg L⁻¹ de Al³⁺, respectivamente, lo cual indica que el efecto del Al³⁺ no sólo depende de las concentraciones de Al, sino de la variedad estudiada, y lo atribuyeron a la acelerada degradación de las reservas alimenticias almacenadas en las semillas (Baccouch *et al.*, 2001; Pandey y Sharma, 2002).

La cantidad de raíces por planta fue mayor en los tratamientos con Al³⁺ que en el testigo; a partir de 0.5 mg L⁻¹ de Al³⁺ se duplicó la cantidad de raíces (Figura 2A). Al respecto, Nasr (2013) demostró que el tratamiento con

aluminio de 50 a 200 mg L⁻¹ afectó la longitud de la raíz de plantas de maíz. Liu *et al.* (1993) encontraron efectos variables de Al³⁺ en el crecimiento radicular de *Allium sativum* L., la tasa de crecimiento de las raíces disminuyó con concentraciones de Al³⁺ de 10⁻³ M, y a mayores concentraciones (10⁻² 10⁻¹ M de Al³⁺) el efecto inhibitorio fue severo y las raíces no crecieron en las primeras 24 h, lo cual se relacionó con las afectaciones del índice mitótico, el cual mide la frecuencia de la división celular y se considera como un parámetro importante para evaluar la tasa de crecimiento de las raíces (Liu *et al.*, 1993).

La altura de plántula (Figura 2B) y el diámetro del tallo (Figura 2C) fueron significativamente mayores ($P \leq 0.01$) en los tratamientos con 1.0 y 2.0 mg L⁻¹ de Al³⁺. En la altura de la planta no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos con 1.0 y 2.0 mg L⁻¹ de Al³⁺, pero sí con el tratamiento testigo y con el de 0.5 mg L⁻¹. Los resultados fueron similares a los de Nhan y Hai (2013) en plantas de arroz (*Oryza sativa*), quienes observaron aumento del 35 % en la altura de los brotes en las plantas expuestas a 400 µM de Al durante 8 d.

El diámetro del tallo de las plántulas no se modificó en los tratamientos testigo y 0.5 mg L⁻¹; los mayores valores se observaron a concentraciones de 1.0 y 2.0 mg L⁻¹ de Al³⁺. El área foliar de las plántulas (Figura 2D) fue mayor a concentraciones de 0.5 y 1.0 mg L⁻¹, para luego disminuir significativamente en el tratamiento de 2.0 mg L⁻¹ de Al³⁺, sin diferencias significativas con el tratamiento testigo.

El análisis de regresión entre el área foliar y las

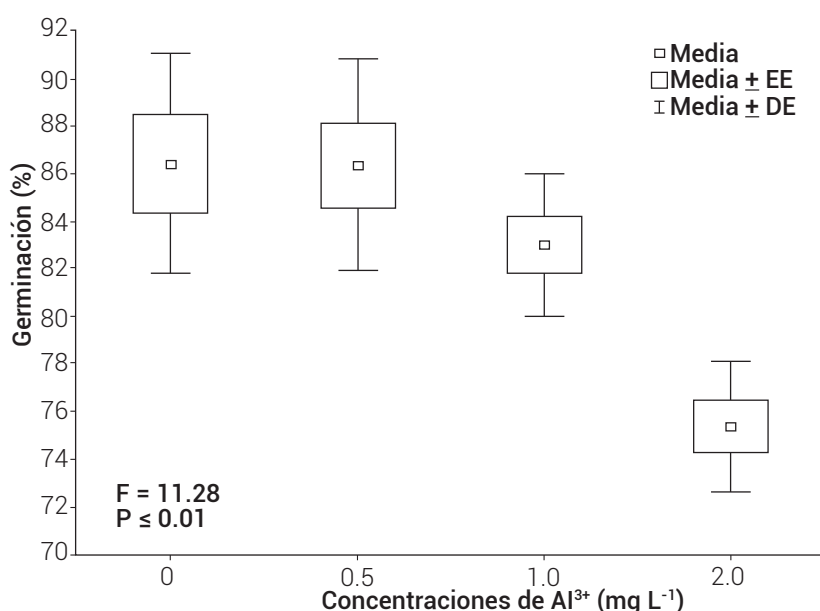


Figura 1. Efecto de concentraciones de aluminio sobre la germinación de semillas de maíz. EE: error estándar; DE: desviación estándar.

concentraciones de Al^{3+} corroboró una respuesta a un máximo de crecimiento a la concentración de 1.2 mg L^{-1} de Al^{3+} , por encima del cual se inhibió el crecimiento foliar. Resultados similares se observaron en el porcentaje de plantas con hojas, con máximo a 1.1 mg L^{-1} de Al^{3+} , lo cual demuestra que la emisión de hojas y el crecimiento foliar se inhiben a concentraciones de aluminio superiores a $1.1-1.2 \text{ mg L}^{-1}$. Esta respuesta de las plántulas de maíz a las bajas concentraciones de aluminio se debe, según Carreño y Chaparro-Giraldo (2013), a la estimulación de reacciones de defensa de la planta ante la presencia de aluminio, que llevan a la activación general del metabolismo.

Los resultados del presente estudio son similares a los de Casierra-Posada y Cárdenas-Hernández (2009), quienes encontraron que en maíz la proporción de aluminio con respecto a las bases en la solución nutritiva redujo el área foliar en proporciones que oscilaron entre 38.6, 39,1 y 41.7 % para las relaciones $(Ca + Mg + K)/Al$. En plantas de abedul (*Betula pendula*), concentraciones menores de 5 ppm de Al incrementaron significativamente la expansión foliar, concentraciones mayores de 25 ppm provocaron

un efecto contrario en las hojas (Kidd y Proctor, 2000). Symeonidis *et al.* (2004) observaron disminución estadísticamente significativa en el área foliar, equivalente a 52 % en plantas de melón (*Cucumis melo*) expuestas a Al^{3+} , en comparación con plantas testigo sin la presencia del elemento, lo cual, como lo afirman Casierra-Posada *et al.* (2008), es un índice de la toxicidad producida como consecuencia de la liberación de los protones en presencia de Al^{3+} (Andersson y Brunet, 1993; Kinraide, 1993; 1997; Llugany *et al.*, 1995).

Acumulación de biomasa

La acumulación de biomasa en hojas y tallos (Figura 3A) incrementó con la concentración de Al^{3+} ; sin embargo, no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos con las mayores concentraciones, ni entre el testigo y el tratamiento de 0.5 mg L^{-1} .

La biomasa seca de las raíces fue significativamente mayor en los tratamientos testigo y 0.5 mg L^{-1} , sin diferencias entre ellos, pero sí con los tratamientos de 1.0

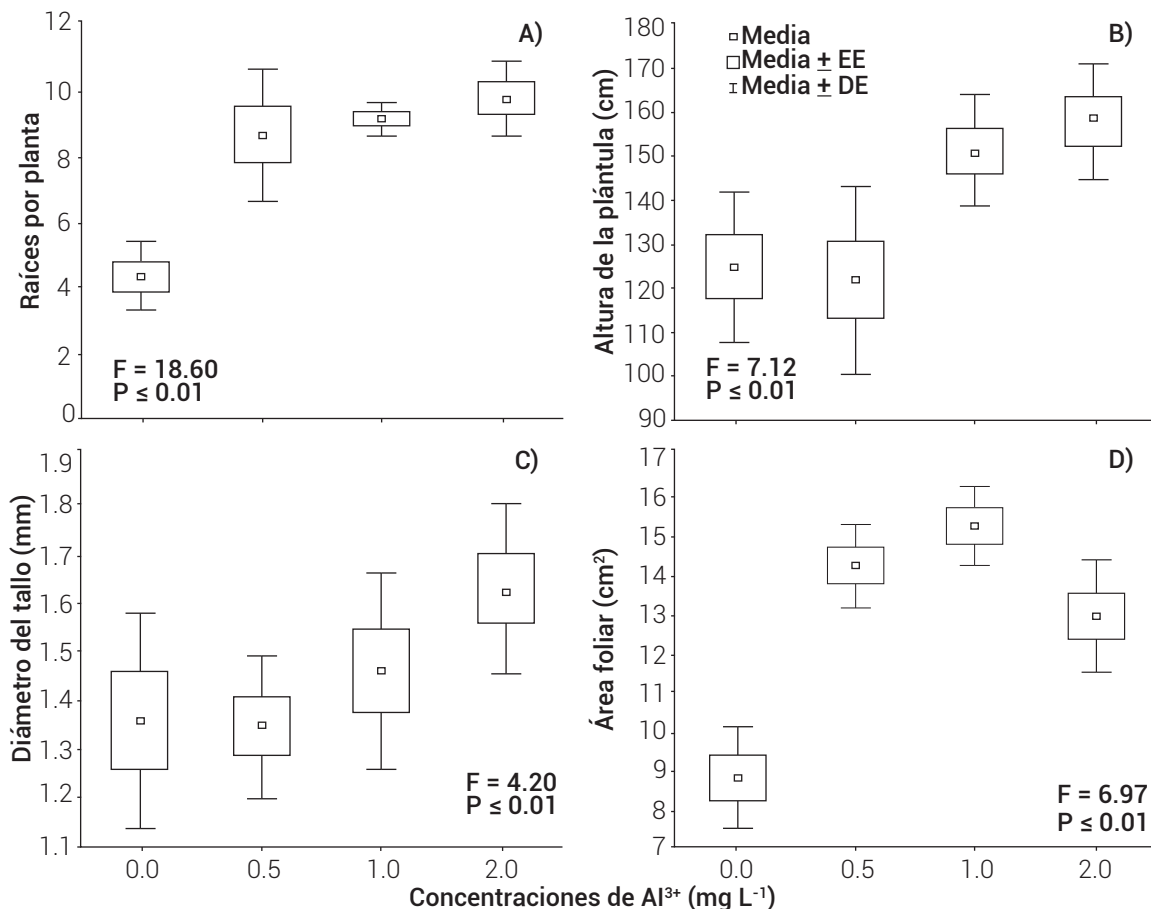


Figura 2. A) Efecto del aluminio sobre la cantidad de raíces, B) altura de la planta, C) diámetro del tallo y D) área foliar de plántulas de maíz. EE: error estándar, DE: desviación estándar.

y 2.0 mg L⁻¹ de Al³⁺. Estas evidencias corroboran que la acumulación de biomasa en la raíz es sensible al efecto tóxico del aluminio, como consecuencia de la alteración de la arquitectura de la raíz y la interrupción de los procesos que influyen en el crecimiento radicular (Pilon-Smits *et al.*, 2009), aunque el mayor número de raíces por planta observado en el tratamiento de 2.0 mg L⁻¹ de Al³⁺ indica que más que la formación de raíces, el aluminio provocó afectaciones en el crecimiento, tal como lo indicaron Chico *et al.* (2016), quienes observaron que en plantas de frijol (*Phaseolus vulgaris*) el crecimiento relativo de la raíz se redujo con la concentración de 100 µM de aluminio y las raíces secundarias y las auxiliares nuevas fueron las más afectadas, las cuales comenzaron a crecer en mayor número, pero no fueron capaces de desarrollar de manera notoria (Figura 3).

El efecto inhibitorio del crecimiento de la raíz se evidenció mediante la relación de peso seco raíz/tallo (Figura 3B). Se observó una disminución significativa ($P \leq 0.01$) de la relación raíz/tallo en los tratamientos con 1.0 y 2.0 mg L⁻¹, y con diferencias significativas entre éstos y los tratamientos testigo y 0.5 mg L⁻¹ de Al³⁺, lo cual corrobora la sensibilidad de este órgano a la presencia de Al³⁺, tal como ha sido reportada por diversos autores.

Contenido de clorofilas

El mayor contenido de ambos tipos de clorofila se registró en el tratamiento con 0.5 mg L⁻¹ Al³⁺, sin diferencias significativas con los tratamientos con 1.0 y 2.0 mg L⁻¹ Al³⁺ y el menor valor se registró en el tratamiento testigo, este último con diferencias significativas con el resto de los tratamientos (Cuadro 1). Al respecto, Moreno-Alvarado *et al.* (2017) reportaron que los contenidos de clorofila *a*, *b* y total en plantas de arroz incrementaron como consecuencia de la aplicación de bajas concentraciones de Al.

En plantas de té (*Camellia sinensis*), Hajiboland *et al.* (2013) reportaron que la aplicación de 300 µM de Al estimuló la biosíntesis de clorofila en las hojas jóvenes, pero no en las hojas maduras. Moreno-Alvarado *et al.* (2017) demostraron que las concentraciones de clorofila aumentaron en hojas jóvenes de las variedades de arroz Cotaxtla, Huimanguillo y Temporalero tratadas con Al; estos resultados coinciden con los reportados por Nhan y Hai (2013) en plantas de arroz cultivar OM4900, ya que tanto la clorofila *a* como la *b* fueron significativamente más altas en las plantas tratadas con 200, 300, 400 y 500 µM de AlCl₃, en comparación con el testigo.

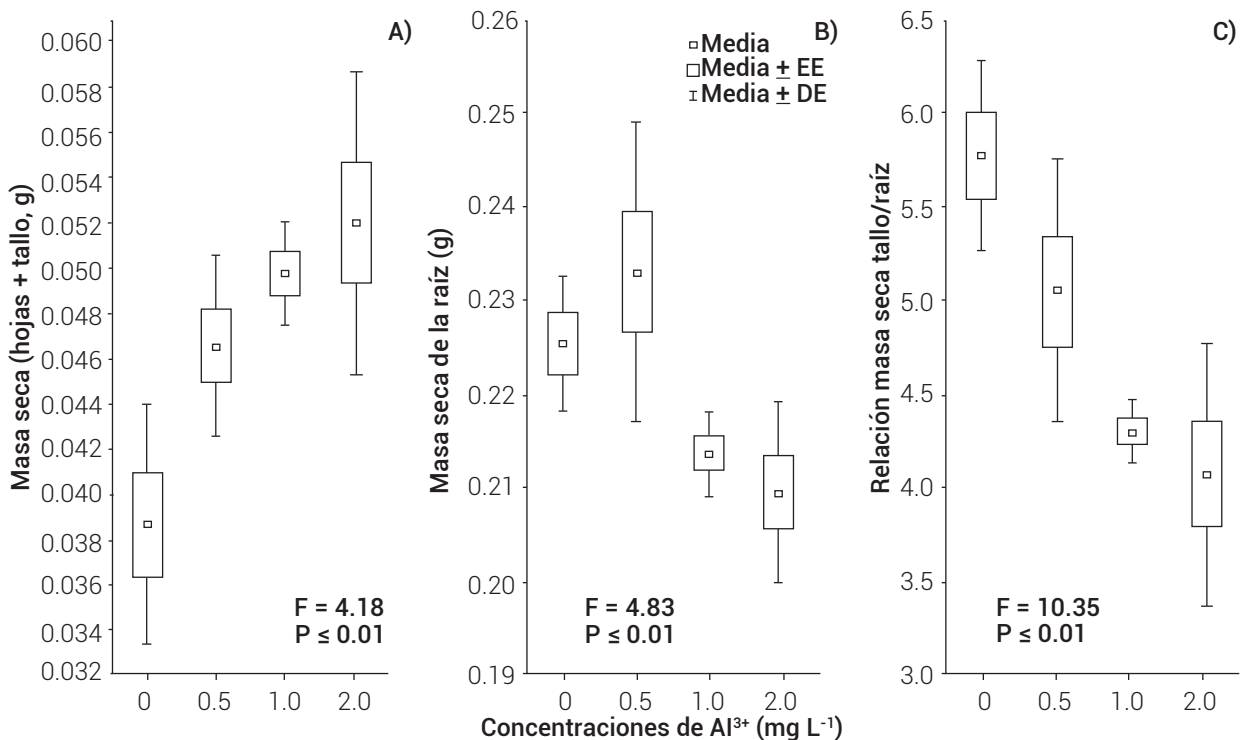


Figura 3. Efecto de concentraciones de aluminio sobre la acumulación de biomasa en plántulas de maíz. A) hoja y tallo, B) raíz, C) tallo/raíz.

Cuadro 1. Efecto de concentraciones de Al en el contenido de clorofilas a + b en plantas de maíz.

Tratamientos de Al ³⁺ (mg L ⁻¹)	Contenido de clorofilas a + b (µmol cm ⁻²) [†]
0	0.016 b
0.5	0.019 a
1.0	0.018 a
2.0	0.018 a
DSH (0.05)	0.0018

[†]Letras iguales indican ausencia de diferencias significativas (Tukey, P ≤ 0.05).

Cuadro 2. Análisis de regresión entre las variables de crecimiento, contenido de clorofilas a + b y las concentraciones de aluminio y valores máximos de Al³⁺ en plántulas de maíz.

Variable	Parámetros del modelo			r	R ²	Valores máximos de Al ³⁺
	a	b	c			
Raíces por planta	4.66	7.54	-2.47	0.97	0.94	1.5
Plantas con hojas (%)	29.75	47.18	-21.42	0.90	0.80	1.10
Área foliar por planta (cm ²)	9.07	11.50	-4.79	0.98	0.97	1.20
Contenido de clorofilas a + b (µmol cm ⁻²)	0.017	0.0026	-0.0011	0.74	0.54	1.18
Masa seca de la planta (g)	0.268	0.0047	-0.0047	0.69	0.45	0.50

Las variables respuesta que caracterizan el crecimiento foliar y el contenido de clorofilas a + b en función de las concentraciones de Al³⁺ estudiadas se ajustaron a ecuaciones de regresión polinómicas de segundo grado (Cuadro 2). Los coeficientes de determinación oscilaron entre 0.45 y 0.97 en todas las variables, mayores para el área foliar y porcentaje de plantas con hojas verdaderas.

Las concentraciones de Al³⁺ por encima de las cuales se afecta la emisión de hojas y el área foliar oscilaron entre 1.10 y 1.20 mg L⁻¹ de Al³⁺, similar al máximo detectado para el contenido de clorofilas (1.18 mg L⁻¹). La materia seca de la planta resultó ser un indicador más sensible al Al³⁺, reflejado en la baja concentración detectada como inhibitoria para el cultivo del maíz, al menos en la fase de crecimiento temprano (Cuadro 2).

Trejo-Téllez y Gómez-Merino (2007) reportaron que concentraciones de aluminio en el medio nutritivo superiores a 50 µM redujeron la cantidad de hojas emitidas en plantas de tabaco (*Nicotiana tabacum* L.). Estos autores encontraron que en las plantas tratadas con la solución nutritiva con 100 mM de Al registraron decremento en el área foliar, altura de planta y peso fresco del orden de 4, 13 y 27 %, respectivamente, en comparación con las plantas del tratamiento testigo.

CONCLUSIONES

La respuesta de las plántulas de maíz al aluminio en las fases tempranas de crecimiento es diferente en función de los órganos de la planta estudiados. La germinación y la acumulación de biomasa en las raíces fueron más sensibles al Al³⁺. Concentraciones superiores a 1.0 mg L⁻¹ inhibieron la formación de hojas y la expansión del área foliar. La síntesis de clorofilas se inhibió con concentraciones superiores a 1.18 mg L⁻¹ de aluminio.

BIBLIOGRAFÍA

- Andersson M. E. and J. Brunet (1993) Sensivity to H- and Al ions limiting growth and distribution of the woodland grass *Bromus benekenii*. *Plant and Soil* 153:243-254, <https://doi.org/10.1007/BF00012997>
- Baccouch S., A. Chaoui and E. El Ferjani (2001) Nickel toxicity induces oxidative damage in *Zea mays* root. *Journal of Plant Nutrition* 24:1085-1097, <https://doi.org/10.1081/PLN-100103805>
- Carreño A. y A. Chaparro-Giraldo (2013) Tolerancia al aluminio en especies vegetales: mecanismos y genes. *Universitas Scientiarum* 18:283-310, <https://doi.org/10.11144/Javeriana.SC18-3.taev>
- Casierra-Posada F. y J. Cárdenas-Hernández (2009) Crecimiento de plántulas de maíz (*Zea mays* L. var. Porva) en solución nutritiva con baja relación (Ca+Mg+K)/Al. *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica* 12:91-100.
- Casierra-Posada F., J. F. Cárdenas-Hernández y H. A. Roa (2008) Efecto del aluminio sobre la germinación de semillas de trigo (*Triticum aestivum* L.) y de maíz (*Zea mays* L.). *Orinoquia* 12:45-56.
- Chen L. S. (2006) Physiological responses and tolerance of plant shoot to aluminum toxicity. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology* 32:143-155.

- Chico R. J., L. Cerna-Rebaza, K. Hernández-Villalobos, L. Silva-Pereda y F. Vasqueéz-Cunya (2016) Efecto del aluminio y el pH en el crecimiento de raíces de *Phaseolus vulgaris* var. Caballero en condiciones de laboratorio. *REBIOL* 36:4-15.
- Darkó E., H. Ambrus, E. Stefanovits-Bányai, J. Fodor, F. Bakos and B. Barnabás (2004) Aluminium toxicity, Al tolerance and oxidative stress in an Al-sensitive wheat genotype and in Al-tolerant lines developed by *in vitro* microspore selection. *Plant Science* 166:583-591, <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2003.10.023>
- Hajiboland R., S. Bahrami Rad, J. Barceló and C. Poschenrieder (2013) Mechanisms of aluminum-induced growth stimulation in tea (*Camellia sinensis*). *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 176:616-625, <https://doi.org/10.1002/jpln.201200311>
- He H., L. He and M. Gu (2014) Role of microRNAs in aluminum stress in plants. *Plant Cell Reports* 33:831-836, <https://doi.org/10.1007/s00299-014-1565-z>
- Iqbal M. Z. and M. Shafiq (2003) Effects of aluminium on germination and growth of two different wheat cultivars. *Acta Botanica Hungarica* 45:315-321, <https://doi.org/10.1556/abot.45.2003.3-4.6>
- Kidd P. S. and J. Proctor (2000) Effects of aluminium on the growth and mineral composition of *Betula pendula* Roth. *Journal of Experimental Botany* 51:1057-1066, <https://doi.org/10.1093/jxb/51.347.1057>
- Kinraide T. B. (1993) Aluminum enhancement of plant growth in acid rooting media. A case of reciprocal alleviation of toxicity by two toxic cations. *Physiologia Plantarum* 88:619-625, <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1993.tb01380.x>
- Kinraide T. B. (1997) Reconsidering the rhizotoxicity of hydroxyl, sulphate and fluoride complexes of aluminium. *Journal of Experimental Botany* 48:1115-1124, <https://doi.org/10.1093/jxb/48.5.1115>
- Kochian L. V., M. A. Piñeros and O. A. Hoekenga (2005) The physiology, genetics and molecular biology of plant aluminum resistance and toxicity. *Plant and Soil* 274:175-195, <https://doi.org/10.1007/s11104-004-1158-7>
- Liu D., W. Jiang and D. Li (1993) Effects of aluminium ion on root growth, cell division, and nucleoli of garlic (*Allium sativum* L.). *Environmental Pollution* 82:295-299, [https://doi.org/10.1016/0269-7491\(93\)90132-8](https://doi.org/10.1016/0269-7491(93)90132-8)
- Llugany M., C. Poschenrieder and J. Barceló (1995) Monitoring of aluminium-induced inhibition of root elongation in four maize cultivars differing in tolerance to aluminium and proton toxicity. *Physiologia Plantarum* 93:265-271, <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1995.tb02227.x>
- López B. W., I. Castro M., E. Salinas C., R. Reynoso S. y J. López M. (2016) Propiedades de los suelos cafetaleros en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 7:607-618, <https://doi.org/10.29312/remexca.v7i3.320>
- Ma J. F., P. R. Ryan and E. Delhaize (2001) Aluminum tolerance in plants and the complexing role of organic acids. *Trends in Plant Science* 6:273-278, [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(01\)01961-6](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(01)01961-6)
- Matsumoto H. and H. Motoda (2012) Aluminum toxicity recovery processes in root apices. Possible association with oxidative stress. *Plant Science* 185-186:1-8, <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2011.07.019>
- Matsumoto H., D. E. Riechers, A. V. Lygin, F. Baluška and M. Sivaguru (2015) Aluminum signaling and potential links with safener-induced detoxification in plants. In: Aluminum Stress Adaptation in Plants. Vol. 24. Signaling and Communication in Plants. S. K. Panda and F. Baluška (eds.). Springer International Publishing, Cham, Switzerland. pp:1-35, https://doi.org/10.1007/978-3-319-19968-9_1
- Meriga B., B. K. Reddy, K. R. Rao, L. A. Reddy and P. B. K. Kishor (2004) Aluminium-induced production of oxygen radicals, lipid peroxidation and DNA damage in seedlings of rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Plant Physiology* 161:63-68, <https://doi.org/10.1078/0176-1617-01156>
- Mihailovic N., G. Drazic and Z. Vucinic (2008) Effects of aluminum on photosynthetic performance in Al-sensitive and Al-tolerant maize inbred lines. *Photosynthetica* 46:476-480, <https://doi.org/10.1007/s11099-008-0082-0>
- Moreno-Alvarado M., S. García-Morales, L. I. Trejo-Téllez, J. V. Hidalgo-Contreras and F. C. Gómez-Merino (2017) Aluminum enhances growth and sugar concentration, alters macronutrient status and regulates the expression of NAC transcription factors in rice. *Frontiers in Plant Science* 8:73, <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00073>
- Nasr N. (2013) Germination and seedling growth of maize (*Zea mays* L.) seeds in toxicity of aluminum and nickel. *Merit Research Journal of Environmental Science and Toxicology* 1:110-113.
- Nhan P. P. and N. T. Hai (2013) Amelioration of aluminum toxicity on OM4900 rice seedlings by sodium silicate. *African Journal of Plant Science* 7:208-2012, <https://doi.org/10.5897/AJPS11.306>
- Osaki M., T. Watanabe and T. Tadano (1997) Beneficial effect of aluminum on growth of plants adapted to low pH soils. *Soil Science and Plant Nutrition* 43:551-563, <https://doi.org/10.1080/00380768.1997.10414782>
- Pandey N. and C. P. Sharma (2002) Effect of heavy metals Co²⁺, Ni²⁺ and Cd²⁺ on growth and metabolism of cabbage. *Plant Science* 163:753-758, [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(02\)00210-8](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(02)00210-8)
- Pilon-Smits E. A. H., C. F. Quinn, W. Tapken, M. Malagoli and M. Schiavon (2009) Physiological functions of beneficial elements. *Current Opinion in Plant Biology* 12:267-274, <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2009.04.009>
- Rengel Z. (1996) Uptake of aluminum by plant cells. *New Phytologist* 134:389-406, <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1996.tb04356.x>
- Schmitt M., T. Watanabe and S. Jansen (2016) The effects of aluminium on plant growth in a temperate and deciduous aluminium accumulating species. *AoB Plants* 8:plw065, <https://doi.org/10.1093/aobpla/plw065>
- Symeonidis L., M. M. Abou Auda and T. Yupsanis (2004) Aluminium toxicity effects on *Cucumis melo* and response of diphosphonucleoside kinases. *Biologia, Bratislava* 59:133-139.
- Taiz L., E. Zeiger, I. M. Møller and A. Murphy (2015) Plant Physiology and Development. Sixth edition. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, MA, USA. 761 p.
- Trejo-Téllez L. I. y F. C. Gómez-Merino (2007) Respuestas fisiológicas y bioquímicas de plantas de tabaco a concentraciones de aluminio en invernadero. *Terra Latinoamericana* 25:251-259.
- van Nieuwkoop M., W. López B., A. Zamarripa M., R. de la Piedra C., F. J. Cruz C., R. Camas G. y J. López M. (1994) La adopción de tecnologías de labranza de conservación en La Fraylesca, Chiapas. INIFAP-CIMMYT. México, D. F. 93 p.
- Wang L., X. W. Fan, J. L. Pan, Z. B. Huang and Y. Z. Li (2015) Physiological characterization of maize tolerance to low dose of aluminum, highlighted by promoted leaf growth. *Planta* 242:1391-1403, <https://doi.org/10.1007/s00425-015-2376-3>

